

DE TANDLIJSTEN

EN DE EIWRAT BIJ VOGELS.

H. D. TJEENK WILLINK.







O V E R

DE

TANDLIJSTEN EN DE EIWRAT BIJ VOGELS.

---

BOEKDRUKKERIJ VAN P. W. M. TRAP, TE LEIDEN.

AL  
697  
W67  
Birds

O V E R

DE

TANDLIJSTEN EN DE EIWRAT BIJ VOGELS.

---

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. COSIJN,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSEBEGEERTE,

VOOR DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN

op Maandag 3 Juli 1899, des namiddags om 3 uur

DOOR

HERMAN DIEDERIK TJEENK WILLINK,

GEBOREN TE BORCULO.

---

LEIDEN,  
P. W. M. TRAP.  
1899.







Met genoegen grijp ik deze gelegenheid aan, om aan allen, die mij behulpzaam zijn geweest bij het samenstellen van mijn proefschrift, mijn oprechten dank te betuigen.

Voor al aan u, Hooggeachte Promotor, Professor HOFFMANN, breng ik mijn dank voor de hulp, die gij mij verleend hebt, en voor de groote bereidwilligheid, waarmede gij mij uw kostbaar materiaal ter beschikking hebt gesteld.



# I N H O U D.

	Bladz.
Inleiding en historisch overzicht . . . . .	1
Over het Materiaal en de Praeparaten . . . . .	17
HOOFDSTUK I.	
Tand- en Liplijsten bij <i>Gallinula chloropus</i> . . . . .	20
"    "    "    " <i>Sterna hirundo</i> en <i>cantiaca</i> . . . . .	33
"    "    "    " <i>Haematopus ostralegus</i> . . . . .	35
"    "    "    " <i>Oedinenus crepitans</i> . . . . .	38
"    "    "    " <i>Numenius</i> . . . . .	41
"    "    "    " <i>Limosa aegocephala</i> . . . . .	43
Bespreking der uitkomsten . . . . .	44
HOOFDSTUK II.	
Overige Epitheellijsten . . . . .	49
Klieren . . . . .	61
Opmerking . . . . .	64
HOOFDSTUK III.	
De Eiwrat . . . . .	66
Tabellen . . . . .	77
Literatuur-opgave. . . . .	83
Platen.	
Stellingen.	



## INLEIDING EN HISTORISCH OVERZICHT.

---

Overtuigd als hij was van de veranderlijkheid der soorten en van de verwantschap, die tusschen de verschillende geslachten, familiën en klassen van het dierenrijk bestaat, heeft ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE reeds in den aanvang van deze eeuw de meening uitgesproken, dat sommige soorten van vogels waarschijnlijk tanden bezitten of althans de rudimenten daarvan.

De ideeën van dezen voorlooper der evolutie-leer zijn, tegelijk met die van zijn bekenden tijdgenoot LAMARCK, wat hoofdzaken aangaat, op schitterende wijs gewaarmerkt door DARWIN'S onderzoekingen en hetgeen andere natuurvorschers daaraan toegevoegd hebben. Bij tal van dieren heeft men de rudimentaire organen, waarvan men het bestaan vermoedde, gevonden; bij vele andere meent men ze nog te kunnen aantoonen. Er pleit dus a priori niets tegen de veronderstelling van GEOFFROY SAINT-HILAIRE, welke wij hierboven hebben aangehaald. M. a. w. het is zeer waarschijnlijk, dat ook bij de vogels hetzij werkelijke, hetzij rudimentaire tanden voorkomen of voorgekomen zijn of wel dat sporen van den aanleg van tanden bij de tegenwoordige vogelsoorten er op wijzen, dat de voorouders dier soorten in 't grijs verleden een werkelijk gebit gehad hebben.

Immers, indien het te bewijzen ware, dat bij de stamvormen der vogels geenerlei spoor van tanden voorkwam, dan zouden wij voor het onbegrijpelijke geval staan, dat de vogels een orgaan misten, dat zoowel bij de hooger als bij de lager ontwikkelde diersoorten voorkomt in ongeveer gelijken vorm. En dat is niet aannemelijk.

Een orgaan, dat homoloog voorkomt bij verschillende, ver van elkander staande soorten, moet ook aanwezig geweest zijn bij den gemeenschappelijken stamvorm. Wanneer sommige klassen, die blijkbaar tot denzelfden stam behooren, oogen-schijnlijk dit orgaan ontberen, mag men juist op grond van hunne afstamming, veronderstellen, dat zij daarvan althans de rudimenten bezitten. En waar wij mogen aannemen, dat alle gewervelde dieren afstammen van dezelfde voorouders, kan het bijna niet anders of het orgaan der tanden, dat bij zeer verschillende klassen voorkomt, moet — zij het dan ook slechts in rudimentairen aanleg — ook bestaan bij die klasse, welke het schijnbaar mist.

Het is niet te verwonderen, dat men, eenmaal opmerkzaam geworden op het voorkomen van papillen in den snavel van sommige vogelsoorten, al spoedig op het vermoeden kwam, dat deze homoloog konden zijn met de tanden, wier aanwezigheid men veronderstelde. ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE is volgens BLANCHARD de eerste geweest, die de aandacht der geleerde wereld op deze zaak vestigde. Deze beroemde pionier van het Darwinisme schreef reeds in 1821, dat hij papillen gevonden had bij *Palaeornis torquatus* en wel 17 in de boven- en 13 in de onderkaak, onder welke papillen een groot aantal zenuwen en bloedvaten gelegen waren. Hij beschouwde ze dus als rudimenten van tanden. Dezelfde onderzoeker vond in de onderkaak nog een tweede reeks van papillen, welke hij vergeleek met de tandkiemen van een menschelijk embryo van de derde maand.

CUVIER wees er later op, dat deze papillen bedekt zouden zijn met eene hoornlaag, overeenkomende met het email der tanden.

ISIDORE GEOFFROY SAINT-HILAIRE was het, die eenige jaren later aantoonde, dat het ontbreken van wortel en alveole bij deze papillen niet mocht beschouwd worden als een afdoend bewijs tegen de meening van zijn vader. Immers, die deelen ontbreken ook dikwerf bij de tanden der visschen — de tanden der haaien staan volgens hem in het tandvleesch — ja zelfs bij die der zoogdieren.

BLANCHARD (2) verzekert verder, dat Prof. MEYER uit Bonn in 1841 het bestaan (la présence) aantoonde „de deux petites dents d'apparence cristalline situées à l'extrémité de la mandibule supérieure chez de jeunes poulets arrivés presque au terme de l'incubation.”

Het is echter niet onmogelijk, dat BLANCHARD zich vergist heeft, en dat Prof. MEYER met de „kleine tanden” niets bedoelde dan hetgeen men tegenwoordig de eiwrat der vogels noemt.

BLANCHARD deelde ook de uitkomsten van zijne eigen onderzoekingen mede. Hij schreef n. l. in 1860, dat hij, na de snavels van papegaaien van verschillende soorten van het hoornbkleedsel ontdaan te hebben, kleine verhevenheden bemerkte op de randen der beide kaken. Hij zag, dat bij *Cacatua rosea* en *Cacatua Philippinarum* deze papillen samenhangen met de kaken, een waarneming, die later bevestigd werd doordien hetzelfde verschijnsel bij *Melopsittacus undulatus* voorkomt. Op de kaakranden dezer vogels vond hij scherpe plaatjes, die soms met elkander verbonden zijn, en naar hij meende uit *dentin* bestaan. Bij eene vergrooting van 300 tot 350 malen ontdekte hij er evenwijdige of weinig divergeerende kanaaltjes in. Doch bij de papillen van de bovenkaak was dit alles minder duidelijk dan bij die van de onderkaak.

Het verschijnsel, dat deze plaatjes één geheel uitmaken met de kaak vergelijkt hij met de algeheele versmelting van tanden en kraakbeen bij het kameleon.

Hij wees er verder nog op, dat het hoornachtige bekleedsel der kaken niets met het tandstelsel heeft uit te staan en dat de papillen op ouderen leeftijd onregelmatiger worden en

eindelijk, door de verdere ontwikkeling van het been, geheel verdwijnen.

Volgens BRONN'S „Klassen und Ordnungen des Thierreichs" (4) verzekerde MARSHALL, dat hij in de onder- en bovenkaak van *Nymphicus Novae Hollandiae* zeven holten heeft waargenomen, waarin bloedvaten uitmondde. In de wanden tusschen deze ruimten zaten eigenaardige witte korreltjes, terwijl de kaak nog kraakbeenig was. In elk der holten lag een SAINT-HILAIRE'sche papil, die gedeeltelijk boven de wanden uitstak. Deze papillen hadden een bekleedsel zonder bepaalde structuur, doch uit een stof bestaande, welke niet door alkaliën werd aangetast. MARSHALL schijnt echter niet op de gedachte te zijn gekomen, dat deze papillen misschien homoloog waren met tanden en alveolen.

BRAUNN (3) opperde later twijfel aan de bewering van BLANCHARD, dat hij op de kaken der papegaaien plaatjes *dentin* zou gevonden hebben, en meent dat zij slechts uit verkalkt hoorn bestaan. Hij erkent echter het voorkomen van papillen bij *Melopsittacus undulatus*, die eerst na het uitkomen van het jonge dier verdwijnen en volgens hem te vergelijken zijn met de gekorven kaakranden van verschillende zwemvogels.

FRAISSE heeft in de jaren 1880 (9) en '81 (10) verschillende studiën aan dit onderwerp gewijd. Hij deelt daarin mede, dat hij, na de hoornlaag van de kaken bij een exemplaar van *Melopsittacus* verwijderd te hebben, „ganz deutliche Zähne" bemerkte. De verwijdering van het hoorn ging in dit geval zeer gemakkelijk in zijn werk, aangezien het bedoelde exemplaar, door slechte conservatie, eenigszins gemassereerd was — een feit, dat de betrouwbaarheid van de resultaten, waartoe hij kwam, stellig niet vermeerdert. In de bovenkaak trof hij drie, in de onderkaak tien duidelijk zichtbare papillen aan, terwijl er in beide kaken meerdere voorkwamen, die niet zoo duidelijk te onderscheiden waren. Deze papillen waren rijk in bloedvaten, doch de plaatjes, die volgens BLANCHARD'S meening uit *dentin* bestonden — waarop de stof bij oppervlakkige



beschouwing dan ook zeer veel leek — bezitten volgens FRAISSE, die ze nader onderzocht, een cellige structuur en bestaan volgens hem uit niets anders dan eene bijzondere soort van hoornweefsel.

Men ziet, dat zijne meeningen althans in sommige opzichten met die van BRAUNN overeenstemmen.

FRAISSE verzekert verder, dat bij de papillen het rete Malpighii ontbreekt, en gladwandige cellen direct op het mesoderm liggen; dat deze cellen eene luchtblaas hebben op de plaats waar anders de kern gelegen is, en dat hij overgangsvormen tusschen deze cellen en die van het rete Malpighii bij de kleinere papillen meent gevonden te hebben. Voor aan de onderkaak staan kleine, oogenschijnlijk scherp afscheiden papillen, die echter door het onderliggende weefsel met elkaar verbonden zijn. Het ontstaan dezer pseudotanden verklaart FRAISSE wat de bovenkaak betreft aldus: de cutislijsten bij deze vogels, die door epidermis plooiën van elkander gescheiden zijn en op de lamellen van den eendensnavel gelijken, krijgen insnijdingen, waardoor ze de gedaante van tanden aannemen. De papillen zijn ook volgens hem vaatrijk en worden later met het — door BLANCHARD voor dentin gehouden — hoornweefsel bedekt. Hij voegt er nog bij, dat in de onderkaak de papillen korter bijeen staan en op vele plaatsen met het been samenhangen. „Es sind also,” zegt hij, „kleine Alveolen vorhanden, und deshalb sagt BLANCHARD nicht zuviel, wenn er von eingekeilten Papillen spricht.”

Bij andere papegaaiensoorten (Amazona en Psittacus) bevond hij de papillen lang en week. Zij schenen daar niet met het periost verbonden te zijn. Hij vergelijkt deze papillen bij de lamellen der Lamellirostri, maar bij deze laatste blijven ze scherp en puntig en fungeeren gedurende het geheele leven als echte hoorntanden, doordien ze niet door een tweede, gladde hoornlaag bedekt worden.

FRAISSE brengt zijne waarnemingen in verband met de tanden, bij de door MARSH (15) ontdekte voorwereldlijke vogels gevonden. Hij vestigt er de aandacht op, dat de hoorntanden bij

twee ver uiteenstaande groepen, n.l. bij de Moeras- en bij de Klimvogels voorkomen, en vergelijkt nu de hoorntanden van deze groepen met die van Ichthyornis en Hesperornis.

Omtrent de wording der tanden van deze beide voorwereldlijke vormen zegt FRAISSE: „die Cutis-papillen brauchen nur an ihrem auseren Theile zu verkalken,” waar dus uit volgt, dat hij deze tanden als verkalkte papillen beschouwt, die morphologisch niet met de in follikelen gevormde tanden te vergelijken zijn. Aan de mededeeling, dat zij email bezitten, twijfelt hij. „Jedenfalls”, zoo besluit hij zijn betoog, „Jedenfalls kommen bei den lebenden Vögelarten echte Zähne oder auch nur Zahnanlagen nicht vor; es ware darum leichter möglich dass fossile Vögel verkalkte Hornzähne besessen hätten, als dass wirkliche in Follikeln gebildete Zähne in einer Thierklasse vorkommen sollten, die dieselben sonst nicht besitzt.”

In 1881 bracht FRAISSE (10) de hoorntanden der papegaaien in eene bijeenkomst van het „Naturwissenschaftliche Gesellschaft” te Leipzig opnieuw ter sprake. Naar hij toen beweerde; zouden echte tanden bij vogels niet voorkomen, terwijl hij echter erkende, dat de tanddragende vogels uit de krijtformatie echte tanden met dentin en email bezeten hebben. Dus nam hij zijne vroegere bewering omtrent de verkalkte cutispapillen terug.

De uitkomsten waartoe FRAISSE geraakt was werden door DAMES (6) besproken. Uitgaande van de veronderstelling, dat de tegenwoordige Anodontornithen afstammen van de fossiele Odontornithen, redeneert hij ongeveer aldus: Zijn de tanden der Odontornithen werkelijk in follikelen gevormd en van dentin en email voorzien, en de tandachtige papillen der Anodontornithen niet anders dan op eigenaardige wijze vervormde hoornzellen, dan zou men moeten aannemen, dat „die Vorläufer der jetzigen Vögel Organe besessen hätten, welche diese verloren haben; dass aber bei letzteren genetisch und morphologisch völlig anders aufzufassende Gebilde entstanden wären, welche zwar einer ähnlichen Function hätten ausüben können, thatsächlich dies aber nicht gethan haben.”

In dat geval, zegt DAMES, zou men moeten aannemen dat er een tusschenstadium bestaan heeft, waarin de echte tanden verdwenen, de hoorntanden daarentegen nog niet aanwezig waren. Dit scheen hem echter niet aannemelijk. Steunende op eene mededeeling van Professor FRITSCH nam hij liever aan, dat de hoornpapillen werkelijk tanden, of ten minste iets als een aanleg van tanden zijn. Dr. GUSTAV FRITSCH schreef hem namelijk: daar de tanden der vogels niet in follikelen, maar als papilachtige woekeringen van de tandlijst in de kaak ontstaan, en de vorming van dentin en email eerst later plaats heeft, moeten de papillen van de kaakranden tot de tandvormingen gerekend worden. En, zegt hij verder, „die Trennung von Hornzähnen und Schmelzzähnen bezeichnet also nur einen differenten Entwicklungsgang einer ursprünglich gleichen Anlage.”

DAMES acht zich daardoor gerechtigd te beweren, dat de verhevenheden en papillen der tegenwoordige vogels op de echte tanden der fossiele vogels terug te brengen zijn.

FÜHRBRINGER (12) deed onderzoekingen bij vele Laridae en Limicolae en kwam tot het resultaat, dat bij de embryonen der tegenwoordige vogels papillen, gelijkend op tandpapillen, aanwezig zijn. Daarbij zou volgens hem geen vorming van email, van epitheliën en van dentincellen voorkomen, maar worden de papillen later met een hoornachtige laag bedekt.

„In BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs” (4) wordt medegedeeld, dat bij *Cacatua Cristata* aan het einde van den bovensnavel, onder de hoornlaag zes papillen voorkomen, gevormd door de cutis en het stratum mucosum; in den ondersnavel vindt men er tien. Zij worden daar vergeleken met de cutispapillen in den hoof van het paard en in den hoorn van den rhinoceros. Zij dienen voor de vorming en de voeding van het hoorn, doch hebben met tandkiemen of restes van tandpapillen niets te maken. Bij de meeste vogels schijnen dergelijke cutispapillen niet voor te komen, wat tegen de meening pleit, dat wij er tandrestes in te zien hebben.

In zijn academisch proefschrift, in 1884 te Leipzig verschenen, erkent E. G. GARDINER (13), dat FRAISSE's mededeelingen in het algemeen zeer juist zijn; doch hij ontkent de aanwezigheid van alveolen. Hij beweert, dat het verhemelte even goed als de kaak eenige papillen bezit; de cutis onder de papillen bezit wel eene grootere mate van vastheid, maar bestaat toch niet uit beenweefsel voor zoover hij kon nagaan. Betreffende de verhemelte-papillen zegt hij: „Wenn zuerst auf dem Gaumen Hornsubstanz auftritt, hat der Schnabel die gekrummte Form noch nicht angenommen, welche den Papagei Schnabel charakterisirt. Später biegt sich der Schnabel nach unten und dadurch wird die Epidermis des Gaumens eingefaltet. Ich halte es für wahrscheinlich dass die Erhebungen auf dem Gaumen durch diese Formveränderung verursacht worden sind.”

Na medegedeeld te hebben, dat alleen bij de embryonen van *Melopsittacus* de kaakpapillen boven den wand, waarin zij besloten zijn, uitsteken, geeft hij er eene nauwkeurige beschrijving van en vervolgt dan: „Wir sind jetzt im Stande die Wucherung des Schnabels mit derjenigen des Hufes zu vergleichen, da meiner Meinung nach die Papillen auf den Rändern des Kiefers genau wie die Papillen in der Krone des Hufes funktioniren. Bei dem Huf wird durch die Bildung neuer Hornzellen aus den Papillen und der interpapillären Raumen die Hornschicht nach vorn über die Fleischwand hinaus geschoben; auch beim Schnabel an welchem der grösste Theil der Hornscheide hinter den Papillen liegt bewirken sie die Bildung neuerer Zellen und schieben diese weiter nach vorn, während zugleich der dahinter liegende Theil des Hornes nach gezogen wird.”

CARL RÖSE (21), beweert, dat GARDINER de papillen op de kaakranden der papegaaien door plooiing van het verhoorde epitheel bij de kromming van den snavel laat ontstaan, ofschoon GARDINER toch volgens het zoeven medegedeelde deze papillen schijnt te vergelijken met die, welke in den hoef voorkomen.

Noch GARDINER, noch RÖSE schijnt er ook maar een oogenblik aan gedacht te hebben die papillen als rudimentaire tanden te beschouwen, en dat volkomen terecht.

Terwijl alzoo de nieuwere onderzoekers de meening der oudere, die de hoorntanden der vogels met echte tanden vergeleken, niet meer toegedaan waren, kwamen er, door de ontdekkingen van MARSH op palaeontologisch gebied, nieuwe feiten aan den dag, waardoor de meening der oudere natuurvorschers, dat de vogels rudimentaire tanden zouden kunnen bezitten, weder in waarschijnlijkheid won.

MARSH (15) maakte n.l. bekend, dat hij overblijfselen van eenige voorwereldlijke vogels, met een gebit gelijkend op dat van de krokodillen gevonden had. Hij liet zich daardoor verleiden, alle tanddragende vogels tot eene onderklasse, de „Odontornithes” te vereenigen, eene indeeling, die echter weldra verworpen werd, daar men begreep, dat er geen al te groote waarde aan het al of niet voorkomen van tanden mocht gehecht worden. 't Moet erkend worden, dat MARSH zelf zeer goed het groote onderscheid tusschen de verschillende soorten van Odontornithes inzag. Zoo zegt hij b. v. met betrekking tot Ichthyornis en Hesperornis: „the Contrast in their principal characters is as striking as it is unexpected.” En omtrent Archaeopteryx zegt hij: „Archaeopteryx is clearly separated much more widely from both Ichthyornis and Hesperornis than are these two genera from each other.”

Tegenwoordig brengt men dan ook Archaeopteryx tot de orde der Saururae, welke staat tegenover de beide andere orden, n.l. die der Ratitae — waartoe Hesperornis behoort — en die der Carinatae, waaronder Ichthyornis gebracht wordt. In alle drie orden, waarin men gewoon is de voorwereldlijke vogels te verdeelen, komen alzoo soorten met een goed ontwikkeld gebit voor.

Immers Archaeopteryx onderscheidt zich van alle andere tanddragende vogels door den langen, uit afzonderlijke wervels bestaanden staart, door de niet vergroeide metacarpaliën. Bovendien draagt elke staartwervel een paar stuurpennen en

vertoont het dier in vele opzichten overeenkomst met de reptielen.

Ook Ichthyornis en Hesperornis verschillen te veel om tot eene enkele orde vereenigd te kunnen worden.

Hesperornis toch heeft tanden welke in eene gleuf staan; wervels met zadelvormige gewrichtsvlakten, slecht ontwikkelde vleugels, geene metacarpaliën, sternum zonder crista, korten staart, krachtig ontwikkelde achterste ledematen met zwempooten, geen pygostiel.

Ichthyornis daarentegen heeft tanden welke in alveolen staan, biconcave wervels, groote vleugels, vergroeide metacarpaliën, sternum met crista, korten staart tot een pygostiel vergroeid, zwakke pooten.

Redenen te over, waarom deze drie soorten van tanddragende vogels niet tot ééne orde kunnen vereenigd worden, maar elke soort tot eene der drie bestaande orden der voorwereldlijke vogels gerekend moet worden.

Trouwens, de groote verscheidenheid in gebit bij diersoorten, die na met elkander verwant zijn, bewijst afdoende, dat eene indeeling, die berust op 't al of niet bezitten van tanden niet bijzonder betrouwbaar is.

Daar de bekende tanddragende vogels behooren tot de drie hoofd-orden, mag men verwachten, dat voortgezette nasporingen en toevallige ontdekkingen op palaeontologisch gebied, nog meerdere tanddragende soorten aan het licht zullen brengen.

Volgens DAMES (6) bestond het gebit van Archaeopteryx uit 13 kleine tanden, welke op de tusschen- en de bovenkaak gezeten waren. Zij waren 1 mM. lang, alle van bijna gelijke grootte en gelijken vorm en op gelijke afstanden in alveolen geplaatst. Zij waren cilindervormig, met eene plotseling toegespitste scherpe punt, welke naar achteren gebogen was. Vermoedelijk stonden 6 dier tanden in de tusschen- en 7 in de bovenkaak.

De onderkaak is nog niet volledig bekend. Tot nu toe heeft men daarin 3 tanden gevonden, in het voorste en het mid-

delste gedeelte gezeten. Het zal waarschijnlijk blijken, dat er in de onderkaak meer gestaan hebben. De hier bedoelde vogel is de *Archaeopteryx lithografica*, een vorm uit de boven-Jura formatie, die in de schiefer van Eichstätt aangetroffen werd.

*Hesperornis regalis* werd door MARSH (15) in de boven krijtformatie van Kansas ontdekt. Bij dezen vogel vond hij 14 tanden in de bovenkaak; de tusschenkaak was tandeloos, terwijl de onderkaak er 33 bezat. De lange gleuf, waarin de tanden stonden, had aan de zijkanten uitsteeksels, die tusschen de tanden indrongen, en als het ware eene aanduiding van alveolen vormden. De tanden waren conisch van vorm, bezaten dentin en email, benevens eene groote pulpaholte; maar cement werd niet aangetroffen. Zij waren naar achteren gebogen en hadden in plaats van een wortel slechts een verdikt voetstuk. De tandwisseling vond plaats als bij de reptielen: de nieuwe tanden werden onder aan de binnenzijde der ouden gevormd en verdrongen deze.

Ook *Ichthyornis*, een echte luchtvogel, werd door MARSH (15) in het krijt van Kansas gevonden. Deze vogel had wezenlijke alveolen; 13 tanden in de bovenkaak, 21 in de onderkaak. De eerste waren iets grooter dan de laatste. De tusschenkaak was ook hier tandeloos. De tanden waren scherp gepunt, eenigszins samengedrukt en geribd. De alveolen in de onderkaak waren elleptisch, vrij diep, en stonden verder van elkander dan die der bovenkaak. De tandwisseling geschiedde als bij de krokodillen en Dinosauriërs: de wisseltand ontstond onder den ouden en drukte dezen verticaal uit de kaak. De nieuwe tanden, boven de kaakoppervlakte uitkomende, bogen zich eenigszins naar achteren.

Behalve de reeds genoemde zijn nog andere soorten bekend geworden, als b. v. *Apatornis*, *Baptornis*, *Laornis*, enz.

De ontdekking van (wezenlijk) tanddragende vogels in de fauna der voorwereld versterkte het vermoeden, dat ook bij de tegenwoordig levende soorten werkelijke of rudimentaire tanden, of in elk geval sporen van den aanleg van tanden, te vinden zijn.

Zoolang men rudimentaire tandjes of vrij boven de epidermis uitstekende papillen beschouwde als de eenig mogelijke rudimenten van een tandstelsel, hadden de onderzoekingen geen resultaat. Nadat echter de diepere studie van de ontwikkeling der tanden de groote beteekenis van de doorloopende tandlijst in het licht had gesteld; nadat men had ingezien, dat deze tandlijst het eigenlijke moederorgaan is; nadat eindelijk bewezen was, dat zij ook voorkomt bij dieren met onvolkomen gebit en wel op de plaats, waar de tanden ontbreken, mocht men ten slotte besluiten, dat, indien er sporen van tanden of tandaanleg bij vogels te vinden waren, deze in eene rudimentaire tandlijst zouden bestaan.

CARL RÖSE (21), die reeds zooveel voor de kennis der tanden en vooral van de tandontwikkeling gedaan heeft, mogen wij ook dank weten voor het feit, dat hij 't bestaan van zulk eene rudimentaire tandlijst bij vogels en schildpadden heeft aangetoond. De studie, waarin hij deze zaak behandelde, verscheen in de Anatomische Anzeiger, Bnd. VII S. 748 (1892).

Voor zijne onderzoekingen beschikte hij over eene serie embryonen van *Sterna Wilsonii*, over een bijna volwassen embryo van *Struthio Camelus*, alsmede over drie embryonen van *Chelone Midas*. Na opgemerkt te hebben, dat men eigenlijk niet meer dan het bestaan van iets als eene aanduiding der tandlijst vermoeden mag, zegt RÖSE: „Sollten überhaupt jemals wirkliche rudimentairen Dentinzähnchen gefunden werden, so konnten dies voraussichtlich nur jene primitiven Selachierähnlichen Zähnen sein, welche ich bei Krokodillen auffand.“ Een overzicht van de resultaten, waartoe hij kwam, moge hier volgen.

Bij een embryo van *Sterna Wilsonii*, waarvan de kop  $8\frac{1}{2}$  mM. lang was, constateerde hij slechts eene verdikking van het epitheel. Bij een individu, waarvan de kop 11 mM. lang was, verhief die verdikking zich hier en daar boven de oppervlakte, terwijl zij bij een derde, waarvan de kop 15 mM. mat, zich als eene ingestulpte lijst vertoonde. Naar zijne meening



bereikte de tandlijst in deze periode haar hoogsten ontwikkelingsgraad. Betreffende de vraag of deze rudimenten bij andere vogels nog in hoogere ontwikkelingsfasen voorkomen, zegt hij: „Eine Umwachsung von Zahnpapillen findet weder bei Sterna, noch, aller Voraussicht nach, bei irgend einer lebenden Vogel mehr statt.”

Bij een embryo, waarvan de kop 25 mM. lang was, vond RÖSE, behalve de beide tandlijsten, wier ontwikkeling reeds afgenomen was, twee andere epitheellijsten. Waar GARDINER (13) volgens de lezing van RÖSE, meent, dat de vorming van papillen bij *Melopsittacus* een gevolg is van de kromming van den snavel, verklaart RÖSE deze vorming van epitheellijsten op eenigszins overeenkomstige wijze: zij zouden nl. veroorzaakt worden door den smallen vorm van den snavel en de daardoor ontstaande drukking.

Een zelfde rudiment van tandaanleg vond hij bij *Struthio Camelus* en bij *Chelone Midas*, doch de ploovorming van het epitheel ontbrak bij *Struthio Camelus*, wat volgens zijn beweren, niet anders te verwachten was, wegens de groote breedte van den snavel.

Het is niet onmogelijk, dat andere onderzoekers de rudimentaire tandlijst reeds hebben waargenomen, vóór RÖSE zijne desbetreffende mededeelingen openbaar maakte, zonder haar echter bepaaldelijk te erkennen voor 't geen zij was. Immers reeds GARDINER — en volgens zijne mededeeling, ook JEFFRIES — heeft aan den bovensnavel een tweetal gleuven waargenomen. Meer bepaaldelijk verzekert GARDINER aan het genoemde lichaamsdeel van *Melopsittacus* en *Gallus* eene epidermis-instulping en eene gleuf opgemerkt te hebben. Afgaande op zijne teekening zou men deze voor de tandlijst en de lipgleuf houden. En aan den ondersnavel vond hij, buiten de mondholte „eine Einsenkung der Epidermis, welche verschwindet durch das Strecken der Epidermis, aber nicht durch das Zusammenschmelzen der Ränder.”

Aangezien hij de gleuf van den bovensnavel hier met eene versmelting der randen vergelijkt, beschouwt hij deze

vorming van den ondersnavel vermoedelijk als overeenkomstig met de „Epidermaleinsenkung” der bovenkaak, d. w. z. de tandlijst.

Verder zegt hij: „Was diese Rinnen eigentlich bedeuten, ist schwer zu entscheiden. Wenn dieselben der Ueberrest einer Zahnfurche wären dann dürfte man wohl auch Zahnfollikel darin zu finden erwarten, doch das stets negative Ergebniss meiner Untersuchungen hat mich überzeugt, dass solche nicht vorhanden sind. Mir scheint es unter solchen Umständen wahrscheinlicher, dass die Rinne der Lippenfurche zu vergleichen ist, doch gestehe ich dabei offen dass meine Gründe nicht ausreichen die Homologie ausser Zweifel zu stellen.”

Wat hij hier eigenlijk bedoelt, is niet recht duidelijk. Dat hij in zijne laatste verklaring beide gleuven op het oog heeft, m. a. w. dat er aan weerszijden van den bovensnavel twee lipgleuven voorkomen, is niet aannemelijk. Of hij nu eens een en dezelfde gleuf voor de tandlijst, dan weer voor de lipgleuf houdt, of wel, dat hij daarmede twee verschillende gleuven bedoelt, duidelijk blijkt het niet — al beweert RÖSE, dat GARDINER duidelijk en onderscheidenlijk de homologie van de eene „Rinne” met de tand-, van de andere met de lipgleuf heeft aangetoond. Waarmede hij verder de gleuven aan den ondersnavel vergelijken wil, is alweder niet helder.

Omtrent MILVUS en BUTIO deelt GARDINER mede, dat zij eene gleuf aan den bovensnavel binnen in de mondholte hebben, waarin hij echter te vergeefs zocht naar sporen van tandrudimenten. „Ich glaube jedoch,” voegt hij er aan toe, „dass sie bei der Hornbildung des Schnabels eine Rolle spielt.” Bij de duif heeft hij eene bijzondere instulping der Epidermis, aan de spits van den snavel gevonden, terwijl de eenden volgens zijn beweren alle instulping aan den snavel missen. Over ’t geheel zijn de mededeelingen van GARDINER niet zeer duidelijk.

RÖSE nam bij *Struthio Camelus* en bij *Chelone Midas* zoowel eene tandlijst als eene gleuf waar, welke laatste hij met de

lipgleuf der andere vertebraten vergelijkt; bij *Sterna Wilsonii* ontbreekt deze lipgleuf naar hij wil.

De mededeelingen van RÖSE gaven Mej. ALBERTINA CARLSON (5) te Stockholm aanleiding een onderzoek in te stellen bij *Sterna hirundo*, aangaande die tandlijst-rudimenten. Zij had zeven embryonen ter harer beschikking, die haar in staat stelden RÖSE's onderzoekingen te bevestigen; bovendien eene bovenkaak van *Sterna Cantiaca*.

In den Anatomischen Anzeiger, Bnd. XII. S. 72 (1896) deelt zij het volgende mede:

Bij een embryo, waarvan de kop 10 m.M. lang was, werd aan de punt van den snavel, aan de laterale zijde van de bovenkaak, eene breede, vlakke ektodermlijst aangetroffen, waarvan de meer naar binnen gelegen cellen langer en duidelijker cilindervormig waren dan de andere. Meer achterwaarts naar den schedel toe lag deze lijst in eene gleuf, doch stak, voor zoover zij kon nagaan, niet boven het epitheel uit. De gleuf verdween ter hoogte van de uitwendige neusopeningen. De tandlijst bereikte haar toppunt van ontwikkeling bij een embryo, waarvan de kop 23 m.M. lengte had. Oudere embryonen vertoonden sterke verhoorning der bovenkaak en achteruitgang der tandlijsten.

Aangaande de onderkaak deed zij overeenkomstige opgaven. De tandlijst zou hier echter iets korter zijn. Een rudimentairen aanleg van eigenlijke tanden vond zij niet.

Ten bewijze, dat men hier werkelijk met eene tandlijst te doen heeft, beroept zij zich op de volgende feiten:

- 1°. dat deze lijst op dezelfde plaats ligt, waar bij andere dieren de tandlijst wordt gevonden;
- 2°. dat deze lijst hare hoogste ontwikkelingsgraad bereikt in het embryonale leven;
- 3°. dat er geen ander orgaan uit te voorschijn komt;
- 4°. dat het bestaan van eene rudimentaire tandlijst bij de tegenwoordige vogels waarschijnlijk geworden is door het vinden van werkelijk tanddragende voorwereldlijke vogels.

Ook de ektodermlijsten, mediaal van de tandlijsten, heeft zij aangetroffen. Zij bestrijdt echter Röse's bewering betreffende het ontstaan dezer lijsten door samendrukking van den snavel. De lijsten eindigen, naar zij meent, bij een embryo waarvan de kop 15 m.M. lengte heeft, met eene instulping, die als een soliede streng verder onder het epitheel doorloopt, en waaruit later de glandula palatina ontstaat. In de onderkaak vond zij, mediaal van de tandlijst, een epitheellijst van dezelfde lengte; deze was echter dieper gelegen, en zou ontstaan door de plooien, welke zich vormen, wanneer de tong zich bij hare wording boven den bodem der mondholte begint te verheffen.

---

## OVER HET MATERIAAL EN DE PRAEPARATEN.

---

Voor onze onderzoekingen konden wij beschikken over een aantal embryonen van vogels, behoorende tot de volgende soorten en familiën:

11 embryonen van *Gallinula chloropus* (Waterhoentje), behoorende tot de familie der Rallidae, wier koppen respectievelijk 9, 11, 12, 15, 16, 18, 22, 24, 26, 27 en 29 m.M. lang waren.

3 embryonen van *Sterna hirundo* (Vischdiefje), behoorende tot de familie der Laridae, waarvan de koppen resp. 10, 13, en 16 m.M. lengte hadden, alsmede 2 embryonen van *Sterna cantiaca* (Groote Stern), tot dezelfde familie behoorende, waarvan de koppen 9 en 11 m.M. lang waren.

7 embryonen van *Haematopus ostralegus* (Scholekster), behoorende tot de familie der Charadriadae, waarvan de koppen respect. 11, 15, 16, 19, 23, 24 en 26 m.M. lang waren, en

4 embryonen van *Oedinenus crepitans* (Griel), behoorende tot dezelfde familie, wier koppen achtereenvolgens 14, 20, 23 en 28 m.M. lengte hadden.

5 embryonen van *Numenius* (Wulp), behoorende tot de familie der Scolopacidae, wier koppen respect. 16, 19, 21, 24 en 37 m.M. lang waren; en eindelijk

6 embryonen van *Limosa aegocephala* (Grutto, Marel), tot dezelfde familie behoorend, wier koppen achtereenvolgens 15, 20, 25, 31, 31, en 30 m.M. lang waren.

Wat den ouderdom der verschillende embryonen aangaat, wij

meenden dezen te mogen schatten naar de lengte, welke de kop bereikt had, in vergelijking natuurlijk met die van andere exemplaren denzelfde soort. Het bleek echter, dat deze maatstaf niet altijd even betrouwbaar is: zoo waren b. v. de beide embryonen van *Limosa aegocephala*, wier koppen 31 m.M. lang waren, toch van verschillende ouderdom, te oordeelen naar hun uiterlijk, de verschillende ontwikkeling der vederen en de eveneens verschillende verhouding tusschen de grootte van den snavel en die van den kop. Nog duidelijker kwam dit uit bij het embryo van dezelfde soort, waarvan de kop slechts 30 m.M. lang was. Klaarblijkelijk was dit laatste ouder dan de beide vorige, wijl de snavel in een veel verder stadium van verhoorning verkeerde.

De snavel werd altijd zóó van den kop afgesneden, dat boven- en ondersnavel aaneen bleven zitten. Bij de vervaardiging der doorsneden werden dus steeds beiden getroffen. Het meeste materiaal werd in alcohol van 96 % gehard en bewaard. Enkele embryonen echter werden in chroomzuur, in pikropalladium of pikrozwavelzuur gehard en vervolgens in alcohol bewaard.

Het materiaal, dat met chroomzuur of met pikropalladium behandeld was leverde de slechtste resultaten.

Waar ontkalking noodig was, werd deze verkregen met behulp van Zenkenske vloeistof. Voor kleurmiddel werd nu eens aluinkarmijn, dan weer pikrokarmijn gebezigd. De voorwerpen werden in paraffine gebed en meestal frontaal gesneden. Drie snavels van *Gallinula*, waarvan de koppen respectievelijk 11, 15 en 22 m.M. lang waren, werden voor sagittale doorsneden gebezigd. Daar het echter bleek, dat de sagittaalcoupe minder duidelijke beelden gaf dan de dwarssneden, werd de vervaardiging der eerstgenoemde gestaakt.

De dikte der doorsneden bedroeg gemiddeld 20  $\mu$ , doch op verschillende plaatsen werden doorsneden van 10 en 15  $\mu$  vervaardigd, om de structuur-verhoudingen beter te leeren kennen. Dit laatste kon echter niet geschieden met de snavels van de oudere individuen, bij welke de verhoorning reeds te

ver gevorderd was. Dan toch was de serie moeielijk ongeschonden te behouden.

De doorsneden werden met gedistilleerd water opgeplakt; droog geworden, werd de paraffine door middel van benzine of xylol verwijderd, waarna de praeparaten in canadabalsem werden ingesloten.

Bij het maken van eene serie werd steeds aan de punt van den snavel begonnen, zoodat de eerste doorsneden door de punt gaan en de volgende voortdurend verder achterwaarts naar den schedel toe gelegen zijn. Bij de beschrijving zal dezelfde volgorde in acht genomen worden.

De afmetingen werden bepaald met behulp van een oculair-mikrometer van ZEISS, met eene tubuslengte van 16 c.M., oculair N<sup>o</sup>. 2, objectief D.

Enkele afmetingen zijn in den tekst reeds opgegeven; deze zijn met de andere opgaven betreffende de dikte der tandlijsten in de tabellen vereenigd.

Bij de beschouwing der praeparaten bleek reeds dadelijk, dat er niet één paar lijsten in den bek voorkomt, maar meerdere.

Eerst zullen dus die lijsten beschreven worden, welke met de tandlijsten der overige vertebrata homoloog zouden kunnen zijn; tegelijk daarmede een paar andere lijsten, welke hier met den naam van liplijsten bestempeld zijn, terwijl eindelijk het een en ander omtrent de overige epidermisverdikkingen in de mondholtte wordt medegedeeld. Voor elk embryo afzonderlijk zullen eerst de tandlijsten van den bovensnavel, daarna die van den ondersnavel behandeld worden; indien echter volkomen overeenstemming tusschen beide heerscht, worden ze tegelijkertijd besproken.

---

# HOOFDSTUK I.

## Tand- en Liplijsten.

---

Aangezien de snaveldoorsneden der embryonen van *Gallinula chloropus* in verschillende opzichten de duidelijkste beelden gaven, werd van de snavels van deze soort een grooter aantal praeparaten vervaardigd dan van die der andere vogelsoorten. Daarom ook schijnt het ons het best bij de beschrijving der tand- en liplijsten met deze soort te beginnen.

Bij het jongste der onderzochte embryonen was de kop 9 mM., het lichaam 17 mM. lang. In verhouding tot het lichaam was bij dit individu de kop zeer groot, terwijl de bovensnavel veel langer dan de ondersnavel was. De snavel zelf bezat niet alleen den aanleg van het kraakbeenige septum praenasale, maar ook reeds het Meckelsche kraakbeen; de op dezen leeftijd soliede traanbuizen waren aanwezig, terwijl daarentegen de klierstrengen — de aanleg van de klieren in de mondholte — in boven- en ondersnavel ontbraken.

Zooals uit hetgeen boven gezegd is noodzakelijk volgt, troffen de eerste sneden der serie, dus die, welke het dichtst bij de punt van den bek zijn genomen, alleen den bovensnavel; zij vertoonen een ongedifferentieerd mesoderm omgeven door de epidermis.

Deze epidermis bestaat uit eene laag cilindervormige cellen, reeds eenigszins in eene rij gerangschikt, welke den aanleg van het stratum Malpighii vormt; daarop liggen eenige lagen



van ronde en polygonale cellen, terwijl het geheel overdekt wordt door ééne enkelvoudige laag van platte, eenigszins gerekte cellen, wier kernen duidelijk gekleurd zijn. (Fig. 1 en 2).

Onder de epidermis is de basaal-membraan, de scheiding tusschen mesoderm en epitheel, duidelijk waarneembaar. Deze basaal-membraan komt geregeld voor; waar zij mocht ontbreken zal daarvan, zoo het noodig is, melding gemaakt worden.

Terwijl in de eerste 15 doorsneden van den bovensnavel het mesoderm ongedifferentieerd is gebleven, verschijnt in de 16e gelijktijdig de aanleg van het kraakbeenige septum praenasale en aan de onderzijde van dien snavel twee paar ondiepe gleuven. Het middelste gleuvenpaar heeft eene, al is het slechts weinig verdikte epidermis, waardoor lijsten ontstaan, die ter onderscheiding van de tandlijsten „zijlijsten” genoemd zijn, en met welke wij ons later zullen bezig houden. Na in een 14 tal doorsneden zichtbaar te zijn geweest, verdwijnen deze gleuven, benevens de daarin gelegen lijsten.

Het andere gleuvenpaar, dat meer aan de zijkanten in de mondholte ligt, vertoont eveneens eene tegen het mesoderm verdikte epidermis (Fig. 1), waardoor dus ook lijsten gevormd worden, welke wij „tandlijsten” zullen noemen, omdat zij, zooals later blijken zal, misschien als homoloog met de tandlijsten der overige vertebraten beschouwd moeten worden. De epidermis heeft in die tandlijsten geen bijzondere structuur. Opmerkelijk is het, dat deze lijsten, welke in den beginne in de ondiepe gleuven gelegen zijn, daar later — meer achterwaarts — naast komen te liggen. In fig. 1, vervaardigd naar eene doorsnede, die niet volkomen loodrecht op de lengte-as staat, ziet men dan ook de tandlijst (t.) aan de linkerzijde nog in de gleuf, terwijl zij er aan de rechterzijde reeds eenigszins naast ligt. Een 40 tal doorsneden, elk van 15  $\mu$ , van de punt des bovensnavels af, liggen de tandlijsten dan ook geheel en al naast de gleuven, terwijl bovendien de verdikking van de epidermis niet meer naar het mesoderm toe, maar naar de buitenzijde plaats heeft, zoodat dus aan beide zijden lijsten gevormd worden, die eenigszins boven de

oppervlakte uitsteken. (t. Fig. 2). Uit het voorgaande blijkt reeds, dat de tandlijsten vermoedelijk met de bedoelde gleuven niet in oorzakelijk verband staan, welk vermoeden door verschijnselen, welke later besproken zullen worden, bevestigd wordt.

De dikte van de epidermis bedraagt in fig. 2  $20 \mu$  lateraal van de tandlijst,  $28 \mu$  in de tandlijst en  $16 \mu$  mediaal daarvan, welke plaatsen in de figuur (2) door de lijntjes 1, 2 en 3 zijn aangewezen.

Na 55 doorsneden, d. w. z. ongeveer in het midden tusschen de punt des snavels en de inwendige neusopening, zijn de tandlijsten geheel en al verdwenen, terwijl de gleuven naast die lijsten eerst later ophouden.

In den ondersnavel zijn noch bij de punt, noch meer achterwaarts gleuven of lijsten te vinden, welke overeenkomen met die welke de bovensnavel bezit. De epidermis bestaat in den ondersnavel uit eenige lagen van ronde en polygonale cellen, waarop wederom een enkelvoudige laag van platte, van donker gekleurde kernen voorziene cellen gelegen is.

Bij een ander embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 12 en het lichaam 23 mM. lang was, had de snavel eene grootte en gedaante, welke meer, dan bij het vorige embryo het geval was, in overeenstemming waren met de verhoudingen, zooals die bij volwassen dieren voorkomen.

Aan de kanten van den bovensnavel van dit exemplaar vinden we in de mondholte epitheelverdikkingen, waardoor lijsten ontstaan, die, wegens hunne overeenkomst met die, welke bij het vorige embryo behandeld zijn, als tandlijsten moeten beschouwd worden. Mediaal van deze lijsten bevindt zich, in het voorste gedeelte van den snavel, weder een paar ondiepe gleuven, die meer naar achteren toe op dezelfde wijze naast de tandlijsten verlopen als bij het vorige embryo. De vorming der tandlijsten berust op verdikking der epidermis, zonder dat eenige structuur-verandering in de cellen, waaruit deze bestaat, waarneembaar is. Bij de punt van den snavel geschiedt de verdikking naar het mesoderm toe, terwijl de

lijsten verder naar achteren meer naar buiten uitsteken. De structuur van de epidermis, en dus ook die van de tandlijsten, wijkt in zooverre af van die, welke bij het vorige embryo werd waargenomen, dat de cellen van het stratum Malpighii, welke cilindervormig zijn, als palissaden naast elkander staan, terwijl het opperhuidje, bestaande uit één enkelvoudige laag van platte cellen, nog duidelijker waarneembaar is.

Terwijl bij het eerst behandelde embryo geen spoor van epitheelverdikkingen in den ondersnavel te vinden was, was dit bij het hier besprokene wèl het geval; ook hier zullen wij ze met den naam van tandlijsten bestempelen. De structuur van de epidermis in den ondersnavel verschilt niet van die in den bovensnavel. Ook in den ondersnavel worden de tandlijsten, zonder structuur-verandering van het epitheelweefsel, door verdikking van de epidermis gevormd. (t. Fig. 3). Direct bij de punt van den ondersnavel verheffen zich die lijsten eenigszins boven de epidermis, welke verheffing naar achteren toe steeds sterker wordt. In figuur 3 bedraagt de dikte van de epidermis in de tandlijst 40  $\mu$ , lateraal ervan 28  $\mu$  en mediaal 24  $\mu$ .

Was bij het embryo, welks kop 9 mM. lang was, de tandlijst voor in den bovensnavel *in* eene gleuf gelegen, waar ze, meer achterwaarts, naast kwam te liggen, terwijl ze eenigszins boven de oppervlakte der epidermis uitstak: bij embryonen van *Gallinula chloropus*, wier koppen 16 mM. lang waren, verloopt eene zeer ondiepe gleuf geheel *naast* de tandlijst, terwijl hier, evenmin als bij het embryo, welks kop 12 mM. lengte had, eenig verband tusschen die gleuf en de tandlijst te bespeuren was.

In dit stadium (lengte van den kop 16 mM.) worden de tandlijsten gevormd door verdikking der epidermis, die, in het mesoderm gedrongen, lijsten doet ontstaan, welke in de eerste — bij de punt van den snavel genomen — doorsneden, niet in den bek, maar aan de zijkanten van den snavel gelegen zijn (t. Fig. 4), zich later naar de mondholte verplaatsen om vervolgens aan de binnenzijde van den snavel,

evenwijdig met de randen te verloop. Al lager wordende verdwijnen zij eindelijk iets voorbij de plaats waar zich de klierstrengen in den bovensnavel afsnoeren (Fig 5), hetgeen ongeveer midden tusschen de punt des snavels en het begin van de inwendige neusopening plaats heeft. Bij de punt van den snavel vereenigen zich de tandlijsten van beide zijden, zooals bij de sagittaal-doorsneden duidelijk valt waar te nemen.

Ook begint in dit ontwikkelingsstadium op de bovenvlakte van de tandlijst eene sleuf zichtbaar te worden, die men met den naam van „tandsleuf” kan bestempelen, doch die slechts een zeer tijdelijk bestaan heeft, daar zij reeds lang verdwenen is vóór nog de tandlijst geheel verloopt.

De epidermis van de lijsten is op dezelfde wijze gevormd als daarnaast: de palissadecellen van het stratum Malpighii liggen tegen het mesoderm aan; daarboven liggen eenige lagen van ronde en polygonale cellen, waarvan die, welke tegen het opperhuidje aan liggen, en het stratum corneum vormen, evenwijdig met de oppervlakte gerekt zijn; aan de buitenzijde ligt nog eene laag platte cellen, het opperhuidje vormend.

De punt van den bovensnavel is aan den buitenkant door het epitrichium bedekt, wat eveneens met de eiwrat het geval is (Fig. 4). Onder epitrichium verstaan wij die laag van cellen, welke gelegen is tusschen de ronde of polygonale cellen, die het stratum corneum vormen, en de platte cellen van het opperhuidje, zoolang dit aanwezig is. Dit epitrichium, waarover later breder zal gehandeld worden, wanneer de eiwrat ter sprake komt, strekt zich bij de punt van den snavel tot kort bij de zijwaarts gelegen tandlijsten uit. Daar, waar het epitrichiale weefsel eenige dikte heeft en duidelijk waarneembaar is, ontbreekt het opperhuidje; doch waar het, aan de zijranden, slechts uit eene dunne laag bestaat, wordt het nog door het opperhuidje bedekt, ofschoon de sterk gekleurde kernen van de platte cellen, uit welke dit laagje bestaat, dan ver uiteen liggen.

In dit zelfde stadium van ontwikkeling (lengte van den kop 16 mM.) komen ook in den ondersnavel tandlijsten voor,

welke in bijna alle opzichten overeenkomen met die, welke wij in den bovensnavel hebben aangetroffen. Zij komen echter bij de punt van den ondersnavel niet geheel samen. Ook hier beginnen zij aan de zijvlakten van den snavel (t. Fig. 6), loopen verder naar achteren meer middenwaarts, tot zij eindelijk geheel in den bek komen te liggen (t. Fig. 7), om ten slotte iets vóór de plaats, waar de klierstrengen zich in den ondersnavel afsnoeren, te verdwijnen. Ook hunne bovenvlakte is zwak ingestulpt en vormt eene tand sleuf, die — evenals in den bovensnavel — verdwijnt, voor de tandlijst zelf onzichtbaar wordt.

De structuur van de epidermis in den ondersnavel komt geheel overeen met die in den bovensnavel. Het epitrichium strekt zich aan de punt van den ondersnavel niet tot *kort bij*, maar *tot aan* de tandlijsten uit.

In den bovensnavel vinden we aan de zijkant, boven de tandlijsten, nog een paar andere verdikkingen van de epidermis, die, evenals de tandlijsten diep in het mesoderm dringen, en lijsten vormen, welke we voortaan „liplijsten” zullen noemen (t. Fig. 8) en dat wel, omdat zij liggen op de plaats, waar, volgens de mededeelingen van RÖSE (21) en GARDINER (13) bij andere vogels de lipgleuf gevonden wordt. Deze lijsten vertoonen een stratum Malpighii, waarvan de cilindervormige cellen minder dicht ineengedrongen zijn dan in de tandlijsten 't geval is, zoodat zij een zeer langzamen overgang tot de ronde cellen van het stratum corneum vormen, terwijl het opperhuidje verdwenen is, omdat hier het epitrichium, gevormd uit de eigenaardig gekorrelde cellen, sterk ontwikkeld is.

Wat de dikte van de epidermis op verschillende plaatsen van den bovensnavel aangaat, kunnen wij ons beperken tot die welke in Fig. 8 door lijntjes aangeduid worden. Lateraal van de liplijst is de dikte 102  $\mu$  (1 Fig. 8); in de liplijst 116  $\mu$  (2 Fig. 8); tusschen de liplijst en de tandlijst 28  $\mu$  (3 Fig. 8); in de tandlijst 76  $\mu$  (4 Fig. 8) terwijl de epidermis mediaal van de tandlijst 22  $\mu$  dik is (5 Fig. 8). Voor verdere

opgaven betreffende de dikte van de lijsten en de epidermis verwijzen wij naar de tabel.

Liplijsten zooals in den bovensnavel voorkomen worden in den ondersnavel niet aangetroffen.

Bij het embryo van *Gallinula chloropus* dat nu aan de beurt ligt, was de kop 18 mM. lang. Het vertoont zoowel in den boven- als in den ondersnavel tand- en liplijsten, overeenkomende met die van het vorige embryo (16 mM.) Alleen zijn de tandlijsten iets forscher, doch hunne structuur is dezelfde, terwijl zij nu niet alleen in den boven- maar ook in den ondersnavel van weerszijden samenkomen. In den bovensnavel verdwijnen zij even voorbij de klierstrengen, ongeveer midden tusschen de punt van den snavel en de inwendige neusopening; in den ondersnavel gebeurt ditzelfde iets voor de plaats waar de klierstrengen zich afsnoeren, zoodat zij hier dus blijkbaar verder achterwaarts loopen dan bij het vorige embryo. Ook hier ontbreken de liplijsten in den ondersnavel.

Bij het embryo van *Gallinula chloropus*, dat wij nu zouden moeten behandelen heeft de kop eene lengte van 24 mM. Doch daar dit, zooals uit de ontwikkeling der vederen en de gedaante van den kop te concludeeren viel, ouder was dan het volgende embryo, waarvan de kop eene lengte van 26 mM. bereikt had, is het beter eerst het laatstgenoemde te bespreken.

Bij dit embryo dan zijn de tand- en liplijsten in den bovensnavel sterk ontwikkeld. Zoowel tand- als liplijsten komen hier van weerszijden aan de punt samen. Tengevolge daarvan is, in de voorste dwarssneden door de punt van den snavel, het mesoderm in drie boven elkander gelegen, door het epitheel van de lip- en tandlijsten gescheiden deelen gesplitst, terwijl het gedeelte, dat onder de tandlijst ligt, nog weer door andere verticale lijsten — welke wij later bespreken zullen — wordt doorsneden. (Fig. 9 en 10).

De tandlijsten zijn bij de punt van den bovensnavel eerst aan de zijkanten gelegen, om zich meer achterwaarts naar de binnenzijde, in de mondholte te verplaatsen en te verdwijnen even voorbij de plaats, waar de kliergangen — de

klierstrengen zijn in dit stadium reeds gedeeltelijk tot buizen geworden — in den bek uitmondend.

In fig. 12, voorstellende eene doorsnede van den bovensnavel op ongeveer 0,86 mM. van de punt, bedraagt de dikte van de tandlijst 140  $\mu$ , terwijl de epidermis lateraal ervan 38  $\mu$  en mediaal ervan 28  $\mu$  meet. Op de bovenvlakte van de tandlijst vinden we hier de tandsleuf (t. s.) terug, die ook hier reeds lang verdwenen is, vóór de tandlijst geheel verloopt.

Evenals bij de voorste doorsneden van den bovensnavel het geval was, vinden we ook in die van den ondersnavel het mesoderm door epitheel in verschillende deelen gescheiden. (Fig. 13). De oorzaak van die verdeling is ook hier te zoeken in het samenkomen van de tandlijsten van beide zijden, en het feit, dat in het midden van den ondersnavel eene verticale lijst gelegen is, (Fig. 14 en 15), welke later uitvoeriger besproken wordt. De figuren 13, 14 en 15 doen zien, hoe de tandlijsten zich ook hier voordoen als epitheelverdichtingen, welke eerst aan de zijvlakken van den snavel gelegen zijn, om zich later naar de mondholte te verplaatsen (t. Fig. 16), en dan even voor de uitmonding van de klierbuizen te verdwijnen, waaruit blijkt, dat ze hier alweer langer zijn dan in het vorige stadium (18 mM.) De tandsleuf is hier wel aanwezig, doch zeer ondiep.

De tandlijsten worden aan de mediale zijde door mesodermwoekeringen ingestulpt. (Fig. 16). Doch niet alleen in de tandlijsten, maar ook in de andere verdichtingen van de epidermis in de mondholte, komen dergelijke instulpingen veelvuldig voor. Het zijn in beide gevallen de corpora papillaria, die zich daar, waar de epidermis in de mondholte dik en hoornachtig wordt, sterk ontwikkelen, zoowel om het voor de zenuwen mogelijk te maken, gevoelsindrukken te blijven waarnemen, als om — wegens de grootere uitgebreidheid, die het stratum Malpighii verkrijgt — de voeding van de epidermis gemakkelijk te maken.

Wat de structuur van de epidermis aangaat, het valt ttoersnd in het oog, dat het epitrichium eene grootere uitge-

breidheid en dikte verkregen heeft. Het stratum Malpighii en het stratum corneum bestaan weer uit dezelfde bestanddeelen (s. m. en s. c. Fig. 16), maar het opperhuidje vertoont zich minder duidelijk, en komt slechts dáár voor, waar het epitrichium ontbreekt of nog zeer dun is. Aan de punt van den snavel heeft het epitrichium dit opperhuidje in de tandlijsten en aan de binnenvlakte van de mondholte reeds verdrongen, maar dáár, waar die lijsten in de mondholte treden, reikt het epitrichium tot aan de tandlijsten, terwijl verder in den bek, onder het opperhuidje, collen voorkomen, die het karakter van het epitrichiaal-weefsel beginnen aan te nemen. (Fig. 16). In het midden van den bovensnavel, in de mondholte, is het opperhuidje het duidelijkst waarneembaar.

In jongere stadiën is het hoornweefsel, waaruit de hoornscheede van den snavel bestaat, alleen aan de zijkanten van den bek onder het epitrichium ontwikkeld. In dit stadium echter (lengte van den kop 26 mM.) strekt dat hoornweefsel zich ook over de binnenvlakte van den bek uit, en wel bij de punt over de geheele breedte, verder achterwaarts daarentegen alleen aan de kanten, niet in het midden.

De liplijsten komen in dit stadium zoowel in den bovenals in den ondersnavel voor, en komen, zoowel in den laatste als in den eerste, aan de punt samen. De lengte van deze lijsten blijft echter zeer gering, daar zij in den bovensnavel slechts in de eerste 35, in den ondersnavel slechts in de eerste 25 doorsneden waarneembaar zijn.

Het embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 24 mM. lang was — volgens hetgeen boven gemeld is, moet het als ouder beschouwd worden dan het voorgaande — heeft in den bovensnavel tandlijsten, die bij de punt van weerszijden samenkomen, eerst aan de zijkanten gelegen zijn (t. Fig. 17 en 18), doch spoedig daarop zich naar de mondholte verplaatsen (t. Fig. 19 en 20). Zij verdwijnen ongeveer in het midden tusschen de uitmonding van de klierbuizen en de inwendige neusopening, d. w. z. op  $\frac{2}{3}$  van den afstand tusschen de punt van den snavel en de inwendige neusopening. Zij



reiken dus verder achterwaarts dan bij de vroeger behandelde embryonen.

De dikte van de epidermis en van de tandlijst bedraagt op de plaatsen, welke in fig. 19 door de lijnen 1, 2 en 3 worden aangegeven: in de tandlijst 248  $\mu$ , lateraal daarvan 76  $\mu$  en mediaal ervan 20  $\mu$ .

Opmerkelijk is het, dat zoowel in deze serie als in die, welke van de snavels van oudere embryonen vervaardigd werden, het epitrichium slechts losjes met de daaronder gelegen hoornlaag samenhangt; dit is daaruit te verklaren dat het stratum corneum zich hier scherp gedifferentieerd heeft en verhoornd is, waardoor de hoornscheede is ontstaan. Tengevolge daarvan is in vele doorsneden het epitrichium verloren gegaan, zoodat het, in de teekeningen, die op dit embryo betrekking hebben, niet in de tandlijsten voorkomt; in andere doorsneden echter is het bewaard gebleven, maar los tegen de hoornscheede aan gelegen.

En juist hier heeft het epitrichium in de tandlijst eene belangrijke dikte en grootere uitgebreidheid verkregen, omdat de peripherische lagen van die tandlijst zich tot diep naar binnen toe in epitrichiaalcellen omgezet hebben.

Wordt dus het epitrichium afgestooten, dan ontstaat diengevolge in de tandlijst eene diepe sleuf, die voor aan den snavel het diepst is, doch verder naar achteren, waar de lijst lager wordt, onophoudelijk in diepte afneemt. (Vergelijk fig. 17, 18, 19 en 20). Doch niet alleen *in* de tandlijst is het epitrichium zeer sterk ontwikkeld, maar het strekt zich ook over de geheele oppervlakte van den bek uit, zoo is het b. v. nog waarneembaar ver voorbij de plaats waar de klierbuizen uitmonden (fig. 20).

In dit stadium is dus ook in de mondholte niets meer van een opperhuidje te bespeuren. Onder het epitrichium heeft zich echter, zoowel aan den buitenkant des snavels als in den bek, het hoornweefsel sterk ontwikkeld. (Fig. 20). De epidermis van den bovensnavel bestaat uit het stratum Malpighii en het stratum corneum, waarvan eenige lagen tot hoorn-

scheede en de daarboven liggende tot epitrichium geworden zijn. Terwijl in het stratum Malpighii aan de buitenzijde van den snavel pigmentkorreltjes voorkomen, vertoonen deze zich niet in de epidermis van de mondholte; daardoor ontstaat dus eene scherpe grens tusschen de integument-hoornscheede en de hoornscheede van de mondholte. (pig. Fig. 24).

Het deel van het stratum corneum, dat tusschen 't stratum Malpighii en de hoornscheede gelegen is, bestaat uit polygonale cellen, die, van het rete Malpighii af, langzaam in de lang gerekte, kernlooze en verhoorde cellen van de hoornscheede overgaan. De overeenkomstige deelen in den ondersnavel stemmen geheel overeen met die in den bovensnavel, alleen zijn daar de tandlijsten veel minder fors, terwijl de gleuven, door het wegvallen van het epitrichium gevormd, veel minder diep en hoekig zijn. De tandlijsten loopen er tot iets voorbij de plek, waar de klierbuizen in de mondholte uitmonden. (t. Fig. 23). De liplijsten, hoewel klein, waren gedurende dit stadium in den ondersnavel toch nog waarneembaar, terwijl zij in den bovensnavel ontbraken; bij de oudere embryonen werden zij noch in den boven-, noch in den ondersnavel teruggevonden.

De snavel, die nu voor het onderzoek aan de beurt kwamen, behoorden aan embryonen wier koppen respectievelijk 27 en 29 mM. lang waren. Zij komen in bijna alle opzichten met die van het vorige embryo overeen, uitgezonderd dit, dat het verhoorningsproces van de epidermis, zoowel innerlijk als wat uitgebreidheid aangaat, verder gevorderd is, zoodat dus de hoornscheede beter ontwikkeld is. Deze stadia behoeven dus niet verder besproken te worden.

Wij mogen dus uit het voorgaande besluiten, dat bij *Gallinula chloropus* zoowel in den boven- als in den ondersnavel epidermisverdikkingen in den vorm van lijsten voorkomen. Zonder nu op dit oogenblik reeds te willen beslissen of deze lijsten homoloog zijn met de tandlijsten der andere gewervelde dieren, mogen wij reeds nu als zeker aannemen, dat de buitenste lagen van deze lijsten op den duur in epitrichium veranderen, en dat, door het uitvallen van dit

weefsel diepe gleuven en scherpe snavelranden ontstaan.

Terwijl de tot hier toe behandelde snavel alle op frontale doorsneden onderzocht werden, zullen we nu het drietal snavel bespreken, die sagittaal gesneden waren. Zooals boven reeds werd aangestipt, bleef de vervaardiging van sagittaal-seriën tot dit drietal beperkt, wijl het bleek, dat de daarmee verkregen resultaten zeer gering waren en eigenlijk alleen de feiten, bij de frontaaldoorsneden waargenomen, bevestigden. Bovendien gaven zij niet zoo duidelijk de verhoudingen aan, dat het wenschelijk zou zijn meer dergelijke seriën te vervaardigen.

Bij het jongste embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de snavel voor sagittaaldoorsneden gebezigd werd, was de kop 11 mM. lang. In den bovensnavel waren de tandlijsten waarneembaar, in den ondersnavel echter niet. De structuur van de epidermis stemt overeen met die bij de embryonen, wier koppen resp. 9 en 12 mM. lang waren. Het opperhuidje is aanwezig, en op dat gedeelte, waaruit later de eiwrat ontstaat, is het epitrichium reeds gevormd.

De tweede sagittaal gesneden snavel behoorde aan een embryo, waarvan de kop 15 mM. lang was. De tandlijsten, die bij de punt van den bovensnavel niet geheel en al *in* de mondholte, maar aan de zijkanten van den snavel liggen, buigen zich voor aan de punt om, en elkaar van weerszijden ontmoetende, vormen zij eene doorlopende lijst. De axiale doorsneden vertoonen dus de tandlijst ook aan de punt. (t. Fig. 25). Van het midden naar de zijvlakke gaande, komt men eindelijk aan die doorsneden, waarin de lijst overlans getroffen is. Dit gebeurt echter slechts aan ééne zijde van den snavel, daar — wanneer men begonnen is de doorsneden evenwijdig met een der zijvlakken des snavel te maken — het andere zijvlak, door de kegelvormigheid van den snavel, steeds schuin getroffen wordt. Begint men daarentegen zuiver sagittaal, d. w. z. evenwijdig met de lengte-as, te snijden, dan zullen de tandlijsten aan geen van beide zijden in hare volle lengte getroffen worden, wijl nu geen der door-

sneden evenwijdig met een zijvlak van den snavel loopt.

Bij dit embryo eindigen de tandlijsten in den bovensnavel iets voorbij de klierstrengen, die hier, op ongeveer 1.2 mM. van de punt, afgesnoerd zijn (Fig. 25), terwijl de inwendige neusopening  $\pm$  2.8 mM. van de punt des snavels verwijderd is. In den ondersnavel komen deze lijsten nog niet geheel samen aan de punt, zoodat dan ook in de axiale doorsneden niets van de tandlijst te bespeuren valt. De klierstrengen snoeren zich hier af op ongeveer 1.1 mM. van de punt.

Aangaande de structuur van de epidermis valt niets bijzonders op te merken.

In den bovensnavel ligt, op ongeveer 1.9 mM. van de punt en op  $\pm$   $\frac{1}{4}$  van de breedte van den kant af, eene eigenaardige verdikking van de epidermis, die op het oog eene groote mate van overeenkomst heeft met de „vrije papil”, door RÖSE beschreven. In deze verhevenheid (fig. 26) zijn de cellen van het stratum Malpighii langer, dan in hare naaste omgeving. Hoe korter men bij den schedel komt, hoe minder duidelijk deze laag te onderscheiden valt. Het stratum corneum, dat naar de buitenzijde door een duidelijk waarneembaar opperhuidje, uit platte cellen bestaande, begrensd wordt, bestaat zelf uit groote cellen, waardoor de verhevenheid voornamelijk gevormd wordt. In de omgeving van deze verhevenheid wordt het opperhuidje veel minder duidelijk. De verhevenheid ligt te ver achter de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren en te ver van de kanten des snavels, dan dat ze in enig verband met de tandlijsten kan staan. Eene schuins doorsneden lijst kan het niet zijn, daar zij dan in meer dan vier opeenvolgende doorsneden moest zijn terug te vinden. Opmerkelijk is het ook, dat de epidermis vóór deze verhevenheid meer gedifferentieerd is, d.w.z. dat de lagen, waaruit zij bestaat, zich scherper van elkaar afscheiden, dan er achter. Ook vertoont deze papil groote overeenkomst met de vederpapil, welke DAVIES (7) in den vogelsnavel heeft aangetroffen, als wij ten minste op zijne beschrijving en teekening afgaan. Waartoe deze vrije papil dient en op welke wijze zij verklaard

moet worden, zijn vragen, waarop, bij gebrek aan meer dergelijke vormingen, voorloopig geen antwoord te geven valt.

De kop van het oudste embryo, waarvan de snavel sagittaal gesneden werd, had eene lengte van 22 mM. De axiale doorsneden geven zoowel in den boven- als in den ondersnavel tandlijsten te zien (Fig. 27), welke dus op beide plaatsen aan de punt samenkomen. Zij verdwijnen even voorbij de uitmonding der klierbuizen. Deze is in den bovensnavel  $\pm 2$  mM. van de punt verwijderd, in den ondersnavel  $\pm 2.2$  mM.

Het epitrichium, dat den snavel aan de buitenzijde omgeeft, bereikt op de eiwrat, zoowel van den boven- als van den ondersnavel, eene aanzienlijke dikte. Verder naar achteren wordt het hoe langer hoe dunner, om eindelijk door het dunne opperhuidje vervangen te worden, dat reeds de zoomen van het epitrichium bedekt. Bij de punt van den snavel zet zich het epitrichium *in* de mondholte over de geheele breedte van boven- en ondersnavel voort. Verder achterwaarts verdwijnt het, eerst in het midden van den snavel, terwijl het aan de kanten nog een tijdlang waarneembaar blijft.

In het stratum Malpighii van de epidermis aan de buitenzijde des snavels treft men pigment aan, dat in de gelijknamige laag *in* de mondholte ontbreekt. De hoornlaag is krachtig ontwikkeld en vormt de hoornscheede.

In de tandlijsten is het epitrichium dikker dan daarnaast; het verhoorningsproces is hier minder ver gevorderd. Op en rondom de eiwrat is het epitrichium het dikst; doch door de ontwikkeling dier wrat wordt het daar ook het eerst doorboord en verdrongen.

Aangaande de liplijsten zij hier aangestipt, dat ze zoowel in boven- als ondersnavel aanwezig zijn en in beide aan de punt van weerszijden samenkomen, zoodat ze dus doorlopende lijsten vormen.

---

De embryonen wier snavels nu behandeld moeten worden, behooren tot twee soorten van *zeezwaluwen*.

Het jongste, een embryo van *Sterna cantiaca*, had een kop van 9 mM. lengte.

Aan de kanten van de mondholte vertoonen zich in boven- en ondersnavel geringe epitheelverdikkingen welke lijsten vormen, die als tandlijsten moeten beschouwd worden. In den bovensnavel heeft deze lijst,  $\pm 450 \mu$  van de punt, eene dikte van  $24 \mu$ , terwijl de epidermis aan weerszijden ervan  $16 \mu$  meet. De tandlijst in den ondersnavel is  $28 \mu$  dik, terwijl de epidermis, lateraal van die lijst gelegen  $20$ , mediaal ervan  $18 \mu$  meet. Ook hier is de epidermis aan de buitenzijde bekleed met een opperhuidje, waarvan de cellen echter minder plat en gerekt zijn dan die, welke de gelijknamige laag vormen bij 't embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop dezelfde lengte (9 mM.) had.

De afscheiding tusschen stratum Malpighii en stratum corneum is nog niet duidelijk waarneembaar, daar de cellen, welke tegen het mesoderm aan liggen, nog vrij onregelmatig naast elkaar liggen, daar zij, in plaats van langwerpig, nog polygonaal of rond zijn.

Het embryo van *Sterna cantiaca*, waarvan de kop 11 mM. lang was, benevens de beide embryonen van *Sterna hirundo*, wier koppen respectievelijk 10 en 13 mM. lang waren, geven geen aanleiding tot bijzondere opmerkingen. Alleen beginnen bij deze de tandlijsten in den ondersnavel veel verder van de punt dan in den bovensnavel 't geval is.

Eerst bij een embryo van *Sterna hirundo*, welks kop 16 mM. lang was waren de lijsten duidelijk waarneembaar (t. fig. 28), zooals ook blijkt uit de cijfers betreffende de dikte van de lijst en de epidermis. De dikte van de tandlijst in den bovensnavel bedroeg  $64 \mu$ ; de dikte van de epidermis lateraal  $28$  en mediaal van de tandlijst  $32 \mu$ . In den ondersnavel had de tandlijst eene dikte van  $60 \mu$ , de epidermis lateraal van de lijst was  $36 \mu$ , mediaal ervan  $40 \mu$ .

Het epitheel, ook dat van de lijsten, heeft nog bijna dezelfde structuur als bij de jongere embryonen; alleen zijn stratum Malpighii en stratum corneum duidelijker te onder-

scheiden, doordat de cellen van het stratum Malpighii nu den palissadevorm aangenomen hebben. Bij geen dezer embryonen werd waargenomen, dat de lijsten boven het oppervlak van de epidermis uitstaken, zooals RÖSE verzekert dat het geval is (21), Mej. CARLSON (5) daarentegen bestrijdt. Sporen van liplijsten kwamen, voor zoover wij konden nagaan, niet voor; doch het is zeer wel mogelijk, dat deze bij oudere embryonen dan ons ten dienste stonden, wèl te vinden zijn.

De 7 embryonen van *Haematopus ostralegus* zullen niet alle even uitvoerig beschreven worden, daar zij in hoofdzaken met de vroeger behandelde overeenkomen. Wij kunnen daardoor volstaan met het vermelden der afwijkingen. Bovendien stemmen boven- en ondersnavel in die mate met elkaar overeen, dat, wat van den een geldt ook van toepassing is op den ander, tenzij uitdrukkelijk iets anders gemeld wordt.

Bij het jongste der onderzochte embryonen was de kop 11 mM. lang. Eene verdikking van het epitheel in den bovensnavel vormde de eerste aanleg van de tandlijst. Deze verdikking begint op eenigen afstand van de punt en ligt aan den onderkant van den bovensnavel, in de mondholte. Op  $\pm \frac{1}{5}$  van den afstand tusschen de punt en de choanen verdwijnt deze lijst. Lag, bij het jongste embryo van *Gallinula chloropus* (kop 9 mM.) de tandlijst in eene sleuf, bij het hier bedoelde is dat niet het geval. Wel valt ook hier in de oppervlakte der lijst eene sleuf waar te nemen, de vroeger besproken tandsleuf. Trouwens, het schijnt dat deze sleuf bij alle soorten voorkomt, maar van weinig beteekenis is. In den ondersnavel zijn geen epidermisverdichtingen gevonden, die als tandlijsten kunnen beschouwd worden. Het epitheel bestaat uit ronde, tamelijk gelijkvormige cellen, waarin nog geene verschillende lagen te onderscheiden zijn.

Wanneer de kop van *Haematopus ostralegus* eene lengte van 15 mM. bereikt heeft, zijn de tandlijsten niet alleen in dikte, maar ook in lengte aanzienlijk toegenomen. Zij beginnen

in den bovensnavel terstond achter de punt en liggen eerst aan de zijkanten om zich weldra naar de binnenzijde der mondholte te verplaatsen (fig. 29 en 30), waar zij op ongeveer  $\frac{1}{4}$  van den afstand tusschen de punt en de choanen verdwijnen. Ook in den ondersnavel komen dergelijke, goed ontwikkelde tandlijsten voor.

In dit stadium van ontwikkeling zijn nog geen klierstrengen in den snavel aanwezig. Het epitrichium echter bedekt niet alleen de reeds sterk ontwikkelde eiwrat van den bovensnavel en den onderkant van den benedensnavel, maar strekt zich tot aan de tandlijsten uit. De epidermis bestaat als naar gewoonte uit de duidelijk gescheiden lagen van stratum Malpighii, stratum corneum, en het opperhuidje, dat ook hier uit eene enkelvoudige laag van platte langgerekte cellen bestaat met donker gekleurde kernen. Ook hier breidt het zich óver de zoomen van het epitrichium uit, om te verdwijnen, waar dit weefsel dikker wordt.

In den bovensnavel komen liplijsten voor, welke gevormd worden door eene verdikking van het stratum Malpighii en het stratum corneum, terwijl het epitrichium er zonder eenige verdikking overheen gaat. Zij vereenigen zich van weerszijden aan de punt, doch zijn zeer kort, en hebben eene sleuf, de „lipsleuf.” (Fig. 29).

Wat de dikte der lijsten betreft kunnen we verwijzen naar de tabel.

De embryonen, wier koppen respectievelijk 16 en 19 mM. lang waren, komen over 't geheel met de vorige overeen. Alleen zijn hier de tandlijsten forscher, en strekken zich verder naar achteren uit, zoodat zij, bij het laatstgenoemde embryo (kop 19 mM.) eerst op ongeveer  $\frac{3}{8}$  van den afstand tusschen de punt en de choanen, of wel op  $\frac{2}{3}$  van den afstand tusschen de punt en de plaats waar de klierstrengen zich afsnoeren, verdwijnen.

Bij het embryo van *Haematopus ostralegus*, waarvan de kop 23 mM. lang was, zijn de tandlijsten in boven- en ondersnavel sterk ontwikkeld; doch zij komen niet aan de punt



samen, zooals dat bij de oudere embryonen van *Gallinula chloropus* het geval is. Zij beginnen hier aan de zijvlakken van den snavel om zich later naar de binnenzijde der mondholte te verplaatsen, en vertoonen nu mesoderminstulpingen, evenals bij de oudere embryonen van het waterhoentje het geval was.

Het epitrichium bekleedt niet alleen de buitenzijde van den snavel, doch strekt zich in de mondholte, bij de punt, over de geheele breedte van boven- en ondersnavel uit. Het vormt dus ook de oppervlakte der tandlijsten. (Fig. 31). Verder achterwaarts blijft het wel den buitenkant des snavels tot aan de snavelranden bedekken, doch in de mondholte verdwijnt het reeds, nog vóór de tandlijsten ophouden. Opmerkelijk is het, dat in het epitrichium dat de tandlijsten bedekt, kleine holtten voorkomen, welke wij later uitvoeriger zullen bespreken. Het opperhuidje is hier nog aanwezig, doch alleen daar, waar het epitrichium niet of slechts weinig ontwikkeld is. Het verhoorningsproces, dat van 't stratum corneum de hoornscheede maakt, is onder het epitrichium reeds over eene groote uitgestrektheid begonnen.

De platte cellen van het opperhuidje zijn van die, welke er onder liggen, duidelijk te onderscheiden, niet alleen door hun vorm en ligging, maar ook door de donkere kleur der kernen. Het blijkt hier zeer duidelijk, dat het opperhuidje zich over de zoomen van het epitrichium uitstrekt; doch dáár zijn de kernen verder uiteen gelegen en minder duidelijk, waaruit blijkt dat het later zal afgestooten worden; het gaat dus niet in epitrichium over, en evenmin is het aannemelijk, dat er absorptie zou plaats hebben, juist omdat de onder deze buitenste laag gelegen cellen in epitrichium en hoornscheede omgezet worden.

Naarmate de tandlijsten afnemen of onduidelijker worden, groeien de randen van den snavel verder uit en worden daardoor scherper (fig. 32), hetgeen bij de oudere embryonen nog beter valt waar te nemen (Fig. 33).

In boven- en ondersnavel komen goed ontwikkelde liplijsten voor.

De verschijnselen, waargenomen bij het onderzoek van de snavels van twee embryonen van *Haematopus ostralegus*, wier koppen achtereenvolgens 24 en 26 mM. lang waren, stemmen over het algemeen met hetgeen wij over het vorige embryo opmerkten overeen. Zooals van zelf spreekt is bij deze oudere embryonen de vorming van de hoornscheede verder gevorderd; van de platte cellen, waaruit het opperhuidje bestaat, werd hier geen spoor meer aangetroffen; de holten in het epitrichium der tandlijsten zijn hier grooter en talrijker, en de randen van boven- en ondersnavel achter de tandlijsten zijn sterker uitgegroeid. (Fig. 33). De tandlijsten zelve verdwijnen hier op ongeveer de helft van den afstand tusschen de punt en de choanen, d. w. z. op omstreeks  $\frac{3}{4}$  van den afstand van de punt tot de uitmonding der klierbuizen, welke hier in boven- en ondersnavel op dezelfde hoogte is gelegen. De hoornscheede is bij het oudste embryo sterk ontwikkeld.

---

Van *Oedinenemus crepitans*, de soort welke wij nu zullen behandelen, waren een viertal embryonen voorhanden, wier snavels in hoofdzaken met die der reeds behandelde embryonen overeenkwamen. Bij het jongste van dit viertal was de kop 14 mM. lang. De doorsneden van den snavel bewijzen, dat ook hier tandlijsten voorkomen, gevormd door verdikking van de epidermis, die zich hier nog niet duidelijk in verschillende lagen gedifferentieerd heeft.

Heeft de kop van het embryo eene lengte van 20 mM. bereikt, dan komen krachtig ontwikkelde tandlijsten voor, welke diep in het mesoderm dringen, en bij de punt van den snavel aan de buitenzijde gelegen zijn, om zich verder achterwaarts naar de binnenzijde der mondholte te verplaatsen. De verschillende epitheelagen zijn goed te onderscheiden; in het epitrichium der tandlijsten komen holten voor. De liplijsten ontbreken in den ondersnavel; in den bovensnavel daarentegen bereiken zij eene dikte van 96  $\mu$ , terwijl de epidermis aan de eene zijde van de lijst 80, aan de andere 32  $\mu$  dik is. Zij

komen niet — zooals bij *Haematopus ostralegus* het geval was — bij de punt van den snavel samen, en verdwijnen bovendien spoedig.

Bij het derde embryo van *Oedicnemus crepitans*, waarvan de kop 23 mM. lang was, zijn de tandlijsten zeer sterk ontwikkeld. Bij de punt van den snavel en aan de mediale zijde van deze lijsten vindt men talrijke mesoderm-instulpingen — corpora papillaria — zooals ook reeds bij *Gallinula chloropus* en *Haematopus ostralegus* beschreven zijn. Dergelijke instulpingen zijn ook in het verdere gedeelte van den bek te vinden: b. v. in het midden van den bovensnavel. (Fig. 37).

De dikte van de tandlijsten bedraagt in den bovensnavel 104  $\mu$ , terwijl de epidermis aan de laterale zijde van de lijst 24  $\mu$ , aan de mediale zijde 28  $\mu$  dik is (Fig. 34); de overeenkomstige afmetingen in den ondersnavel bedragen: 180, 20 en 20  $\mu$ . (Fig. 35). De getallen betreffende den bovensnavel werden verkregen op  $\pm 0.79$  mM. van de punt; ongeveer 1.89 mM. verder naar achteren zijn de afmetingen achtereenvolgens 48, 32 en 28  $\mu$ . De dikte der lijst in den ondersnavel is  $\pm 1.64$  mM. verder naar achteren niet meer 180, maar nog slechts 44  $\mu$ , terwijl de dikte van de epidermis aan de laterale zijde van de lijst tot 22  $\mu$  stijgt, aan de mediale zijde tot 18  $\mu$  afneemt.

De tandlijsten komen noch in den boven- noch in den ondersnavel bij de punt samen. In het voorste gedeelte van de mondholte zijn zoowel boven- als ondersnavel met epitrichium bekleed; in het midden van den bek bedekt het alleen het oppervlak der tandlijsten, terwijl het in het achterste gedeelte van den snavel *in* de mondholte ontbreekt, en alleen de buitenzijde bedekt.

De vorming van de hoornscheede uit het stratum corneum is ver gevorderd; het opperhuidje is dus natuurlijk verdwenen. De holten in het epitrichium van de tandlijsten zijn talrijk en groot.

Liplijsten komen alleen in den bovensnavel voor, doch ook daar verdwijnen zij spoedig. Ook komen zij bij de punt niet van weerszijden samen.

Het laatste embryo van *Oedinemus crepitans*, waarvan de kop 28 mM. lang was, heeft tandlijsten, welke met die van het laatstvoorgaande overeenkomen; zij zijn echter dikker en strekken zich verder achterwaarts uit, zooals blijken kan uit de getallen, welke in de tabel zijn opgenomen. De tandlijst neemt b.v. in den bovensnavel, over een afstand van  $\pm 2.18$  mM. van  $236 \mu$  (fig. 38) af tot  $68 \mu$  (fig. 41), terwijl zij in den ondersnavel over een afstand van  $\pm 1.14$  mM. van  $260 \mu$  (fig. 39) tot  $88 \mu$  (fig. 41) afneemt.

De liplijsten ontbreken hier geheel en al. Opmerkelijk is verder, dat het epitrichium zich in de mondholte voortzet tot voorbij de plaats, waar de tandlijsten ophouden. In het midden van de mondholte vormt het slechts eene dunne laag; doch aan de buitenzijde, en vooral op de oppervlakte der tandlijsten bereikt het eene aanzienlijke dikte. (Fig. 38 en 39). Hoe meer de tandlijst afneemt, hoe dunner ook de epitrichiumlaag wordt. Juist in het epitrichium, dat de oppervlakte van de tandlijsten vormt, komen vele grootere en kleinere holten voor. Het schijnt, dat uit eenige kleinere gemakkelijk eene grootere holte ontstaan kan, en wanneer dit veelvuldig plaats heeft, zal weldra het geheele epitrichium van het oppervlak der tandlijst verdwenen zijn. Daardoor ontstaan scherpe gleuven in die lijsten of m.a.w. scherpe snavelranden. De wijze, waarop deze holten ontstaan, is ons niet gebleken. Het vermoeden zou kunnen rijzen, dat deze holten misschien „kunstproducten” zijn, ontstaan bij de behandeling van het materiaal. Doch daar staat tegenover, dat die holten alleen in de tandlijsten en er vlak naast voorkomen, dus waar het epitrichium dik is, terwijl ze daarentegen in de eveneens dikke epitrichiumlaag, welke de eiwrat van dezelfde embryonen bedekt, ontbreken. Waren het werkelijk „kunstproducten”, dan zouden wij ze toch ook dáár moeten aantreffen. Daar ze echter in de oudere stadiën menigvuldiger worden, geven ze, zooals boven reeds werd aangestipt, aanleiding tot het ontstaan der scherpe kaakranden.

Alleen op die enkele plaatsen, waar het epitrichium dun

is, is het opperhuidje nog waarneembaar, overigens is het reeds verdwenen.

Het stratum corneum onder het epitrichium gaat in hoornweefsel over, dat, zoodra het epitrichium is afgevallen, aan de oppervlakte komt en de hoornscheede van den snavel vormt. Het epitrichium gaat dus het eerst in de tandlijsten en op de eiwrat — die er spoedig doorheen breekt — te niet.

---

Veel minder sterk waren de tandlijsten ontwikkeld bij de embryonen van *Numenius*, welke nu voor het onderzoek aan de beurt kwamen. Zooals vroeger reeds werd medegedeeld stond ons een vijftal van deze soort ter beschikking.

In den bovensnavel van het jongste embryo, waarvan de kop 16 mM. lang was, werden tandlijsten aangetroffen, (fig. 44), welke, op een afstand van  $\pm$  0.58 mM. van de punt, eene dikte van 76  $\mu$  bereiken; op 1.16 mM. afstand van de punt bedroeg deze nog slechts 36  $\mu$  (t. fig. 45). De lijsten komen in den bovensnavel van weerszijden bij de punt samen, en liggen, zooals gewoonlijk, eerst aan de zijvlakken van den snavel om zich weldra naar binnen te verplaatsen en te verdwijnen even voorbij de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren, (k. s. fig. 45).

Nadat de tandlijsten verdwenen zijn verloopt in hun ver- lengde, dus evenwijdig met de snavelranden, eene nieuwe gleuf, waarin de epidermis eenigszins verdikt is. Deze nieuwe vorming staat niet in het minste verband met de epidermis- verdikking, die als tandlijst moet beschouwd worden; zij is eigenlijk een gevolg van het naar beneden groeien en om- buigen van de snavelranden. In den ondersnavel nemen wij dezelfde feiten waar als in den bovensnavel, met dit verschil, dat de tandlijsten niet aan de punt samenkomen, en dat ze, even voor de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren, verdwijnen. In den bovensnavel komen ook nog liplijsten voor. (l. Fig. 44).

De epidermis bestaat, zoowel in den boven- als in den

ondersnavel uit de gewone lagen: stratum Malpighii, stratum corneum, epitrichium en opperhuidje. Het epitrichium breidt zich nog niet tot *in* de mondholte uit.

De twee volgende embryonen van Numenius, wier koppen respectievelijk 19 en 21 mM. lang waren, stemden in alle opzichten met elkaar overeen. De tandlijsten zijn slechts weinig ontwikkeld, veel minder dan bij het vorige individu. Zij komen, zoowel in den boven- als in den ondersnavel, doch slechts in een 6 tal doorsneden dicht bij de punt voor. Nadat de tandlijsten verdwenen zijn, komen er in de mondholte, doch op grooteren afstand van de zijkanten der snavels, gleuven te voorschijn, welke evenwijdig met de zijkanten loopen. Hun ontstaan staat ook hier waarschijnlijk in verband met het uitgroeien en ombuigen der snavelranden. Daar dit ombuigen bij deze embryonen sterker is, dan bij dat, waarvan de kop slechts 16 mM. lang was, liggen deze gleuven en de daarin voorkomende verdikkingen van de epidermis, niet meer in het verlengde der tandlijsten, maar meer naar het midden der mondholte. Het epitheel geeft geen aanleiding tot opmerkingen; alleen dient gezegd te worden, dat het epitrichium zich reeds in de mondholte begint uit te breiden.

Liplijsten kwamen bij deze beide embryonen niet voor.

Bij de twee nog oudere embryonen van Numenius welke onderzocht werden, wier koppen achtereenvolgens 24 en 37 mM. lang waren, werd geen spoor van tandlijsten gevonden. De verhoorning was, natuurlijk vooral bij het oudste van beide, zeer ver gevorderd; het epitrichium had zich sterk uitgebreid. Over de structuur van het epitheel vallen geen bepaalde bijzonderheden te melden.

De gleuf met geringe epidermisverdikking, waarvan bij de vorige embryonen reeds sprake was, treedt ook bij deze weder op; hier blijkt het duidelijk, dat de uitstekende randen van boven- en ondersnavel daarmede in verband staan, (fig. 46). Toch zijn deze randen hier niet scherp, maar rond, eenigszins gebogen.

Opgemerkt dient te worden, dat de eerste doorsneden,

zoowel van boven- als van ondersnavel, zich in de verschillende stadiën bij Numenius voordoen als *twee* mesodermstukken, omgeven door epitheel (fig. 47), welke stukken in de aller-eerste doorsneden zelfs geheel los van elkander kunnen liggen. Verder naar achteren verdwijnt het epitheel, dat beide stukken scheidde, zoodat zij dan één geheel vormen.

---

De embryonen, welke ons nu nog te behandelen resten, bezaten koppen, die achtereenvolgens 15, 20, 25, 31, 31 en 30 mM. lang waren. Allen behoorden tot de soort, die den naam *Limosa aegocephala* draagt. Afgaande op het uiterlijk van het geheele dier, zou men zeggen, dat de beide exemplaren, wier koppen 31 mM. lengte hadden, niet even oud waren, terwijl dat, waarvan de kop 30 mM. lang was, klaarblijkelijk nog ouder was dan de beide vorige.

In geen der zes snavels werden lijsten aangetroffen overeenkomende met de tandlijsten zooals we die bij de vroeger behandelde soorten reeds leerden kennen. Ook liplijsten kwamen niet voor. Wel verliepen ook hier, zoowel in den boven- als in den ondersnavel weder gleuven, zooals wij die bij de oudere stadiën van Numenius hebben aangetroffen. Evenals bij de vorige soort is ook bij deze de epidermis in de gleuf eenigszins verdikt en staat de gleuf in verband met het ontstaan der uitstekende snavelranden, welke ook bij deze soort niet scherp, maar rond zijn (k. r. Fig. 48), daar de gleuf te ver naar het midden ligt en te weinig diepte heeft.

Deze gleuven beginnen in alle stadiën eerst op eenigen afstand van de punt, en komen in alle opzichten overeen met die, welke bij *Gallinula chloropus*, *Sterna* en *Haematopus ostralegus* in den boven- en ondersnavel worden aangetroffen, nadat de tandlijsten verdwenen zijn. Daar, zoowel als hier, geven zij aanleiding tot het ontstaan der snavelranden in het achterste gedeelte van den bek.

De vorming en uitgebreidheid der verschillende epitheellagen van de epidermis stemt geheel overeen met hetgeen daar-

over bij de vroeger behandelde soorten is gezegd. Alleen dient aangestipt te worden, dat de eerste doorsneden van den boven- en den ondersnavel zich ook hier voordoen als verschillende mesodermstukken, welke in het eerst door epitheel van elkander gescheiden worden, later echter één geheel vormen.

---

### Bespreking der uitkomsten.

Wanneer we nu kortelijk samenvatten, wat ons het onderzoek van 38 vogelsnavels heeft geleerd, dan komen we tot het volgende:

Bij *Gallinula chloropus*, *Sterna cantiaca* en *-hirundo*, *Haematopus ostralegus*, *Oedinenus crepitans* en *Numenius* komen onder de verschillende epitheellijsten in de mondholte, zoowel in den boven- als in den ondersnavel, één paar epidermisverdikkingen voor, welke wij „tandlijsten” genoemd hebben. Zelfs bij *Numenius* kwam bij dat embryo, waarvan de kop 16 mM. lang was, eene duidelijke tandlijst voor. Bij embryonen van dezelfde soort, wier koppen 19 en 21 mM. lang waren, bleef nog een gering spoor van die tandlijst waarneembaar, dat echter bij nog oudere embryonen (lengte der koppen 24 en 37 mM.) geheel verdween.

Bij *Numenius* bestaat de tandlijst dus slechts gedurende eene korte poos van het embryonale leven. Op grond van hare vorming, ligging en verdwijning is men niet gerechtigd deze lijst eene embryonale functie toe te schrijven: men moet haar dus wel beschouwen als een rudimentair orgaan. Verder is zij gelegen op de plaats, waar bij andere gewervelde dieren de tandlijst gevonden wordt, en bestaat hier zoo goed als daar uit eene verdikking van het epitheel, welke bij enkele vogelsoorten, tijdelijk boven het oppervlak van de epidermis uitsteekt. Zóó b. v. bij de jongere embryonen van *Gallinula chloropus*, zoowel in den boven- als in den ondersnavel. Men kan haar dus moeilijk anders beschouwen dan als eene rudimentaire tandlijst.



Bij *Limosa aegocephala* werd in geen der onderzochte snavels eenig spoor van tandlijsten aangetroffen. Wel werden aan de zijden van den snavel, in de mondholte, epitheellijsten gevonden, maar deze staan met de tandlijsten in geen verband, daar zij ook voorkomen bij de embryonen van die soorten, bij welke de tandlijsten aanwezig zijn en men ze daar vindt achter in den bek, voorbij de plaats, waar de tandlijsten ophouden. Evenals elders dringt het mesoderm op verschillende plaatsen in de tandlijst, zoodat de sterk ontwikkelde corpora papillaria ontstaan.

Het epitrichium, dat bij de oudere exemplaren van *Gallinula*, *Haematopus* en *Oedicnemus* in de oppervlakte der tandlijsten zeer sterk ontwikkeld is, krijgt eerst tal van kleine holten, welke zich later tot grootere vereenigen, zoodat eindelijk het epitrichiale weefsel geheel te niet gaat en eene gleuf ontstaat in de tandlijst. De tandlijsten werken alzoo mede tot de vorming der scherpe snavelranden, welke na het rudimentair worden en verdwijnen der echte tanden bij voorwereldlijke vogels, eene hoogere beteekenis verkregen hebben. Door deze verandering van functie wordt de sterke ontwikkeling der tandlijsten, zoowel wat dikte als wat breedte aangaat, verklaarbaar. Bij de drie genoemde soorten immers zijn de tandlijsten te krachtig ontwikkeld, dan dat men ze slechts als rudimentaire organen beschouwen kan. En opmerkelijk is het, dat bij deze drie soorten op volwassen leeftijd scherpe snavelranden voorkomen, terwijl bij *Numenius* en *Limosa*, die slechts tijdelijk zeer kleine, of in 't geheel geene tandlijsten vertoonen, de snavelranden niet scherp, maar rond of geleidelijk naar binnen omgebogen zijn.

Bij de oudere embryonen komen de tandlijsten meestal bij de punt van den snavel van weerszijden samen, zoodat eene doorlopende lijst ontstaat. Bij de jongere heeft de oppervlakte der lijsten, voor dat zich daarin het epitrichiaalweefsel vormt, dikwijls eene ondiepe gleuf, — de tandsleuf — welke echter later verdwijnt.

De epidermis-verdikking, aan welke wij den naam van lip-

lijst gaven, omdat zij gelegen is op de plaats, waar elders de lipgleuf voorkomt, komt alleen bij de punt des snavels voor. Soms vertoont hare oppervlakte eene ondiepe sleuf (Fig. 29). Deze lijst is klaarblijkelijk van rudimentairen aard, daar ze alleen gedurende eene korte poos van het embryonale leven voorkomt. Immers, men vindt haar slechts in den bovensnavel van *Gallinula chloropus* bij embryonen, waarvan de kop 16, 18 of 26 mM. lang is, terwijl ze ontbreekt bij de embryonen, wier koppen 9, 12, 24 en 27 mM. lang zijn. Zooals reeds werd aangestipt moet het embryo, waarvan de kop 24 mM. lang was, als ouder beschouwd worden dan dat, waarbij het overeenkomstige lichaamsdeel 26 mM. lengte had.

In den ondersnavel werden de liplijsten alleen aangetroffen bij een embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 26 mM. lang was.

Bij *Haematopus ostralegus* komen de liplijsten in de jongere stadia voor, doch ontbreken bij het embryo, waarvan de kop 26 mM. lang was; bij *Oedinenus crepitans* zijn zij verdwenen, wanneer de kop eene lengte van 28 mM. heeft bereikt, terwijl ze bij *Numenius* alleen aanwezig zijn bij het embryo, waarvan de kop 16 mM. lang is. *Limosa aegocephala* bezit zoomin lip- als tandlijsten.

De liplijsten kunnen, evenals de tandlijsten, aan de punt van den snavel van weerszijden samenkomen, zooals b. v. duidelijk te zien is bij het embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 26 mM. lang was.

Het is dus op de volgende gronden, dat men de epitheelverdikkingen in de snavels van vogel-embryonen, welke wij met den naam van „tandlijsten” bestempeld hebben, als homolog met de tandlijsten der andere vertebraten beschouwen kan.

- 1°. De hierboven bedoelde lijsten komen in ligging overeen met de tandlijsten der andere vertebraten.
- 2°. In voorhistorische tijden hebben vogels geleefd, die goed ontwikkelde tanden bezaten; het voorkomen van eene rudimentaire tandlijst bij de hedendaagsche vogels wordt

daardoor verklaarbaar en zelfs hoogst waarschijnlijk gemaakt.

- 3°. De vorming der lijsten en het feit, dat zij tijdelijk boven de oppervlakte der epidermis uitsteken, om later in het mesoderm te dringen is overeenkomstig met hetgeen bij de tandlijsten der andere vertebraten voorkomt.

Wel is waar betwijfelt Mej. CARLSON (5) de mededeeling van Röse (21) omtrent het boven de epidermis uitsteken der lijsten bij *Sterna*; maar het verschijnsel werd ook door mij waargenomen in den bovensnavel van een embryo van *Gallinula chloropus* waarvan de kop 9 mM. lang was, alsmede in den ondersnavel van een soortgelijk embryo, waarvan de kop 12 mM. lengte had.

- 4°. Het slechts tijdelijk aanwezig zijn van de lijsten bij *Numenius* bewijst hun rudimentair karakter.

Deze gronden stemmen in hoofdzaak overeen met die, welke Mej. CARLSON aanvoert.

Andere bewijzen om de homologie van de tandlijsten der vogelembryonen met die der andere vertebrata aan te toonen, zijn er niet. Acht men deze homologie op dien grond niet aannemelijk, dan stuit men op de nieuwe moeielijkheid, dat dan de tandlijsten der vogels als geheel op zich zelf staande verschijnselen moeten beschouwd worden, want bij de overige vertebraten valt dan niets anders aan te wijzen, waarmede zij zouden kunnen overeenkomen. Men zou dan tot het besluit moeten komen, dat de bedoelde epidermis-verdikkingen in de snavels der onderzochte embryonen beschouwd moeten worden als nieuwe, eerst door de klasse der vogels verworven organen, welke de vorming der scherpe snavelranden ten doel hebben, die bij de vogels eenigszins de plaats van het gebit vervullen. In dat geval zou het dus mogelijk zijn, dat *Limosa aegocephala* en hare voorouders nooit deze lijsten bezeten hebben, waardoor dan zou blijken, dat zij tot een geheel verschillenden tak der familie behoort.

Neemt men daarentegen aan, dat de tandlijsten der vogels homoloog zijn met die der andere gewervelde dieren, dan

moet men besluiten, dat de stamvorm, waarvan *Limosa* afkomstig is, wel degelijk zulke rudimentaire tandlijsten bezeten heeft als nu nog voorkomen bij *Numenius*, en, met verandering van functie, bij *Gallinula chloropus*, *Haematopus ostralegus* en *Oedicnemus crepitans*. Het is daarom nog niet noodig aan te nemen, dat die verandering van functie ook bij de stamvormen van *Limosa aegocephala* voorgekomen is, waardoor dan die soort in 't grijs verleden de scherpe snavelranden zou gehad hebben welke zij tegenwoordig geheel mist. Niet onwaarschijnlijk echter is het dat onder de stamvormen van *Numenius* soorten zijn geweest, die de verandering van functie der tandlijsten meegemaakt hadden en dus scherpe snavelranden bezaten, omdat bij deze soorten de tandlijsten gedurende het embryonale leven te sterk ontwikkeld zijn, dan dat zij slechts rudimenten van het tandvormende orgaan zouden zijn.

---

## HOOFDSTUK II.

### Overige Epitheellijsten.

De tand- en liplijsten zijn niet de eenige epitheellijsten, welke in den bek van een vogel-embryo worden aangetroffen. Integendeel: de epidermis der mondholte vertoont bij verschillende soorten eene groote verscheidenheid van epitheellijsten en verdikkingen. Tot aan de plaats, waar in boven- en ondersnavel de klieren uitmonden, kan men nog gemakkelijk eene zekere regelmatigheid waarnemen. Achter die plaats echter levert de eene snavel een geheel anderen aanblik dan de andere, zoodat eenige overeenkomst bij verschillende soorten moeielijk meer aan te toonen valt.

In de eerste plaats dient er op gewezen te worden, dat de punten van den boven- en den ondersnavel in doorsnede niet altijd uit een enkel stuk mesoderm blijken te bestaan door epitheel omgeven, maar dat er dikwijls twee of meer afzonderlijke stukken mesoderm in voorkomen, omgeven en van elkaar gescheiden door epitheel. Meestal bestaat er ook in dit opzicht verschil tusschen den boven- en den ondersnavel.

Bij *Gallinula chloropus* vinden we bij het embryo, waarvan de kop 9 mM. lang was, bij de punt van den bovensnavel slechts één enkel stuk mesoderm; (Fig. 1) de ondersnavel daarentegen vertoont in de doorsneden twee mesodermstukken, doch het daartusschen gelegen epitheel verdwijnt spoedig, zoodat in latere doorsneden het mesoderm één geheel vormt,

hoewel het epitheel nog een tijdlang als een lijst zichtbaar blijft. Bij het embryo, waarvan de kop 16 mM. lang was, vindt men in alle opzichten hetzelfde; alleen blijft daar de lijst, die in den ondersnavel uit het tusschen de mesodermstukken gelegen epitheel ontstaat, langer in wezen (s. fig. 6), terwijl in de eerste doorsneden van den bovensnavel ook eene axiaal gelegen lijst valt waar te nemen, hoewel het mesoderm enkelvoudig is.

Bij het embryo, waarvan de kop 18 mM. lang is, zijn die lijsten in boven- en ondersnavel alleen wat grooter dan bij het vorige. Bij dat, waarvan de kop 26 mM. lang is, komen gelijk we reeds zagen, de tand- en liplijsten bij de punt van den bovensnavel samen, waardoor in de eerste doorsneden het mesoderm in drie boven elkaar gelegen deelen gescheiden wordt. Het onderste dezer stukken wordt nu niet alleen door eene epitheelstrook in het midden in twee helften verdeeld, maar wordt bovendien nog door andere epitheellijstjes in vier stukken gesplitst, welke lijstjes in volgende doorsneden te zien blijven. (Fig. 9, 10 en 11). Aan de punt van den ondersnavel komen de tandlijsten eveneens samen, zoodat er twee boven elkaar gelegen mesodermstukken ontstaan, welke beide door epitheel verticaal in tweeën gedeeld worden. Ook van dit epitheel blijft in de volgende sneden eene lijst over. (Fig. 13, 14 en 15). Bij de oudere embryonen welke onderzocht werden vonden we dezelfde toestanden (Fig. 21 en 17).

Bij *Haematopus ostralegus*, *Oedicnemus crepitans* en bij de embryonen van *Sterna hirundo* en *cantiaca*, welke behandeld werden, deed het mesoderm zich in de eerste doorsneden van boven- en ondersnavel steeds als een enkel stuk voor, terwijl er van epitheellijsten in de mondholte bij de punt van die snavels geen sprake was.

Bij *Numenius* werd bij die embryonen, wier koppen respectievelijk 16, 19, 21 en 24 mM. lang waren, het mesoderm in de eerste doorsneden van den bovensnavel enkelvoudig bevonden, ofschoon hier wel eene lijst, het begin eener latere splitsing, waarneembaar was. De eerste doorsneden van den

ondersnavel vertoonden twee mesodermstukken, gescheiden door epitheel, waaruit in volgende doorsneden eene epidermislijst overblijft.

Is de kop van het Numenius-embryo 37 mM. lang, dan is niet alleen het mesoderm in den ondersnavel, maar ook dat in den bovensnavel in twee afzonderlijke stukken gelegen, welke beide door epitheel zijn omgeven doch geheel los van elkaar liggen, om zich eerst later tot één te vereenigen (fig. 47), waarbij dan natuurlijk weer eene lijst overblijft.

In den boven- en ondersnavel der embryonen van *Limosa aegocephala*, waarvan de koppen 15 en 20 mM. lang zijn, is het mesoderm in tweeën verdeeld. Bij de oudere embryonen — wier koppen respect. 25, 31 en 30 mM. lang waren — vond men niet twee, maar meerdere mesodermstukken in de doorsneden, zoodat zoowel in den boven- als in den ondersnavel meerdere lijsten ontstonden, welke echter slechts eene geringe lengte hadden. (Fig. 49 en 50).

Het blijkt dus, dat bij *Gallinula chloropus*, *Numenius* en *Limosa aegocephala* in de mondholte bij de punt van beide snavels lijsten voorkomen; dat deze lijsten, door verticaal uit te groeien, het mesoderm voor aan de punt in twee gelijke deelen verdeelen, zoodat het schijnt, alsof de snavel met twee of meer punten naar voren groeide. Daar de eerste doorsneden van den snavel zelfs uit twee niet samenhangende deelen kunnen bestaan, (zooals bij *Numenius* het geval is, waarbij elk deel op zich zelf gevormd wordt door mesoderm omgeven door epiderm en epitrichium), die eerst later tot één geheel vergroeien, behoeft ons het voorkomen van abnormaal gevormde, b. v. ver naar achteren toe verticaal gespleten snavels, e. d. niet meer te verwonderen. Zij zijn te vergelijken met hazenlippen e. d. misvormingen. De beide helften kunnen zelfs naar buiten omgebogen en ver uiteen geweken zijn, zooals bij een paar exemplaren van *Gallinula chloropus* werd opgemerkt.

Wat de andere epidermislijsten aangaat, zullen we ons beperken tot enkele mededeelingen, naar aanleiding van het-

geen door RÖSE (21) over die lijsten te berde werd gebracht. Immers het zou ons te ver voeren hare ligging, dikte en lengte hier in bijzonderheden en embryo voor embryo te bespreken, vooral ook wijl de verschillende soorten in dit opzicht nog al sterk uiteenloopen.

Tot beter verstand van zaken zullen wij aan één paar lijsten, die geregeld voorkomen, den naam van „middenlijsten”, aan een ander paar, waarvan hetzelfde geldt, den naam van „zijlijsten” geven. De eerste komen meer in het midden der mondholte voor, de laatste zijn natuurlijk lateraal van de eerste gelegen. Daar de verhoudingen in den ondernavel veel minder ingewikkeld zijn dan in den bovensnavel, zullen we eerst alleen de lijsten van den bovensnavel behandelen.

Bij het eerste embryo van *Gallinula chloropus*, dat behandeld werd (kop 9 mM. lang) komen, zooals reeds werd aangestipt, in den bovensnavel behalve de gleuven, waarin de tandlijsten gedurende eenigen tijd gelegen waren, nog een tweetal andere gleuven voor, waarin de epidermis tot eene lijst verdikt is (z. Fig. 1), de „zijlijsten.” De structuur van de epidermis is overal in de mondholte en dus ook in al deze lijsten volkomen dezelfde; wij mogen daarover dus zwijgen. Eene uitzondering maakt alleen de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren; daarover zal dus ter gelegener tijd gehandeld worden.

Bij een embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 16 mM. lang is, vindt men in den bovensnavel, voor in de mondholte, de zijlijsten (z) en de middenlijsten (m); het mesoderm dringt tusschen die lijsten in, terwijl de epidermis daar ter plaatse dun is. (Fig. 4 en 8). In de volgende doorsneden zien we de beide middenlijsten zich met elkander vereenigen doordat het tusschen haar gelegen mesoderm verdwijnt, zoodat er eene zeer breede lijst of liever eene breede verdikking der epidermis ontstaat in het midden van den snavel. In die verdikking ligt axiaal eene reeks van papillen, waardoor zij af en toe in twee lijsten gescheiden wordt; doch in de doorsneden, welke tusschen de papillen vallen, blijven



beide lijsten één geheel vormen. Onder die papillen, welke bij verschillende soorten voorkomen, is er gewoonlijk één van bijzondere grootte (Fig. 25). Bij alle embryonen, welke wij onderzochten, is deze papillenreeks — en daarmee natuurlijk ook de middenlijsten — verdwenen, vóór de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren.

De zijlijsten (z) loopen evenwijdig met de middenlijsten, en hebben, evenals de middenlijsten eene sleuf in hunne oppervlakte, waardoor dus de epidermis van den bovensnavel in de mondholte op de doorsneden het aanzien krijgt van eene golvende lijn. (Fig. 8). De zijlijsten verdwijnen daar, waar iets verder naar het midden van den snavel de klierstrengen zich afsnoeren. (Fig. 5). Verder naar achteren toe zijn nog een groot aantal lijsten, papillen, gleuven, etc. te vinden, doch deze liggen buiten het bestek van deze studie.

Wanneer de kop van het embryo 18 mM. lang is komt het inwendig aanzien van den snavel nog geheel overeen met het boven beschrevene.

Bij het embryo, waarvan de kop 26 mM. lang is, vindt men in de eerste doorsneden van den bovensnavel verschillende mesodermstukken. Het horizontale epitheel blijkt dan tot de tand- en de liplijsten te behooren, terwijl uit het verticale de midden- en zijlijsten voortkomen. Van middenlijsten kan men spreken, omdat de verdikte epidermis, die eerst overblijft (Fig. 9, 10 en 11) door eene papil in tweeën wordt gescheiden. (Fig. 12). De middenlijsten verdwijnen spoedig, de zijlijsten daarentegen blijven tot in de streek, waar de klierbuizen uitmonden, bestaan.

Overeenkomstige resultaten leverde het onderzoek van de snavels der embryonen van *Gallinula chloropus*, wier koppen 24, 27 en 29 mM. lang waren. Het enig onderscheid is dit, dat de midden- en de zijlijsten hier nog breder zijn; daardoor, alsmede doordien het oppervlak der lijsten van eene gleuf voorzien is, vormt de doorsnede der epidermis in de mondholte een nog sprekender golvende lijn. (Fig. 19).

Enkele papillen, die schuin naar beneden, en naar den kop

toe gericht zijn, schijnen daardoor in de doorsneden geheel van het mesoderm afgesnoerd te zijn (Fig. 20), zoodat het den indruk maakt alsof midden in het epitheel een stuk mesoderm gelegen was.

Op de sagittaaldorsneden was het moeielijk de lijsten te onderscheiden, doch de achter elkander gelegen papillen waren duidelijk te herkennen. (Fig. 25).

Het onderzoek der snavels van de verschillende embryonen van *Sterna* leverde met betrekking tot de midden- en zijlijsten het volgende resultaat: de middenlijsten waren reeds terstond, vooraan in den bek aanwezig (Fig. 28); de zijlijsten echter treden eerst veel verder achterwaarts op, wanneer de tandlijsten reeds verdwenen zijn (Fig. 51) en loopen ver naar achter door.

In den bovensnavel van een embryo van *Haematopus ostralegus*, waarvan de kop 15 mM. lang was, komen zijlijsten voor, die eerst op eenigen afstand van de punt beginnen. (Fig. 30). Tusschen die lijsten is de epidermis zeer dik (Fig. 30); door het optreden van mesodermpapillen ontstaat uit dit verdikte gedeelte verder naar den schedel toe een tweetal lijsten.

Bij oudere embryonen blijven deze vier lijsten voorkomen; ze zijn dan sterker ontwikkeld. (Fig. 31). Ook hier vinden we eene reeks van papillen, ongeveer in de middellijn van den snavel (dus axiaal) gelegen, waarvan er zich één door hare grootte onderscheidt. Daar zij in schuine richting achterwaarts loopt en naar beneden gericht is, vertoont zij zich als een afgesnoerd schijfje mesoderm. (Fig. 32). Nadat de tandlijsten reeds verdwenen zijn, zetten zich de zijlijsten nog voort en werken er toe mede, dat de randen van den bovensnavel boven de oppervlakte gaan uitsteken. (Fig. 33). Veel later dan de tandlijsten verdwijnen de zijlijsten.

De resultaten, welke het onderzoek der embryonale snavels van *Oedinemus crepitans* (Fig. 33, 36 en 38) opleverde stemmen geheel overeen met de bij *Haematopus ostralegus* verkregene.

De middenlijsten vertoonen, vooral daar waar zij bijzonder dik zijn, mesoderm-instulpingen, zooals fig. 37 aangeeft. De groote papil vertoont aan het ondereind eene sterke opeenhooping van gekleurde kernen. (Fig. 37). Zij is het sterkst ontwikkeld bij het embryo, waarvan de kop 23 mM. lang was; bij dat, waarvan de kop 28 mM. lengte had, steekt zij bijna niet meer boven de oppervlakte der epidermis uit.

De zijlijsten zijn ook bij *Oedinemus crepitans* aanwezig (Fig. 34, 36 en 38), loopen ver naar achteren door (Fig. 40), maar verdwijnen toch nog voor de tandlijsten ophouden (Fig. 41). Hier dragen zij dus niet bij tot de vorming der uitstekende snavelranden, zooals bij *Haematopus ostralegus* het geval was. Hier dient opgemerkt te worden, dat de snavel bij *Oedinemus crepitans* kort is, en bij *Haematopus ostralegus* lang.

Bij *Numenius* kwamen ook zijlijsten in den bovensnavel voor. Bij de eerste der behandelde embryonen waren zij nog weinig ontwikkeld (Fig. 44 en 45), doch bij de oudere zijn zij duidelijker te onderscheiden. Bij de oudere ontbreken echter de tandlijsten. Middenlijsten komen ook bij *Numenius* voor, als naar gewoonte van elkander gescheiden door mesoderm-papillen; waar deze verdwijnen, vereenigen zich de lijsten.

Bij het embryo, waarvan de kop 37 mM. lang was, zijn de middenlijsten moeielijk te onderscheiden, wijl de daartusschen gelegen papillen weinig ontwikkeld zijn en de epidermis meer gelijkmatig verdikt is. Terwijl de tandlijsten in dit stadium ontbreken, zijn de zijlijsten hier sterk ontwikkeld; zij beginnen eerder, loopen verder naar achteren door en liggen dicht bij de randen van den snavel dan gewoonlijk het geval is. De ronde snavelranden (Fig. 46), die eenigszins naar binnen ombuigen, worden gevormd, doordien de zijlijsten, welke van eene sleuf voorzien zijn, diep in het mesoderm dringen.

De embryonen van *Limosa aegocephala* bezitten geene tand-, daarentegen wel zij- en middenlijsten. (Fig. 48). De zijlijsten liggen aan de kanten van de mondholte; de snavelranden zijn echter niet scherp, wijl de buitenvlakte van den

snavel zeer langzaam en geleidelijk in het binnenvlak overgaat. (Fig. 48).

Wat het bestaan van lijsten, papillen, enz. in de epidermis van den ondersnavel aangaat, wij wezen er reeds op, dat de stand van zaken hier veel eenvoudiger is dan in den bovensnavel. Middenlijsten vindt men er niet; wel blijft het epitheel, dat in de doorsneden tusschen de mesodermstukken gelegen is (bij *Gallinula*, fig. 14, 15 en 21; *Numenius*, fig. 47 en 48, en bij *Limosa* fig. 50) als eene lijst voortloopen, doch deze verdwijnt zeer spoedig en wordt niet door papillen in tweeën verdeeld. Bij *Sterna*, *Haematopus* en *Oedicnemus* ontbreekt zelfs dit restant van eene lijst, daar in de doorsneden van den ondersnavel slechts een enkel mesodermstuk te vinden is.

Bij *Gallinula* en *Oedicnemus* zijn in den ondersnavel geene lijsten te bespeuren, die met de zijlijsten van den bovensnavel overeenkomen. Dit was wel het geval bij *Haematopus*: na het eindigen der tandlijsten, treft men daar in den ondersnavel nog een paar lijsten aan, die homoloog zijn met de zijlijsten van den bovensnavel, doch eerst verder achterwaarts een aanvang nemen. Zij staan dan ook in verband met de vorming der sterk uitgegroeide ronde snavelranden. (Fig. 33). Ook *Sterna* heeft zijlijsten in den ondersnavel, doch deze vertoonen zich eerst na het verdwijnen der tandlijsten. (Fig. 28 en 51). Bij *Numenius* en *Limosa* vindt men in den ondersnavel zijlijsten, welke geheel overeenkomen met die van den bovensnavel en dus eveneens bijdragen tot het doen ontstaan van de weinig uitstekende, rond omgebogen snavelranden. (Fig. 46 en 48).

Overigens is het epitheel in de mondholte alleen op de plaats, waar de klierstrengen zich afsnoeren, eenigszins veranderd, doch verder is de epidermis bij alle behandelde embryonen gelijkmatig sterk verdikt, zonder papillen of lijsten.

De uitkomst onzer onderzoekingen is dus ongeveer als volgt:

De epidermis van de mondholte vertoont in den ondersnavel een veel eenvoudiger karakter dan in den bovensnavel. In het midden van de mondholte liggen in den bovensnavel een tweetal

lijsten, door mesodermpapillen van elkander gescheiden; op de plaatsen waar geen papillen voorkomen, vormen de lijsten één geheel. Deze papillen zijn in de jongere stadiën talrijker en grooter dan in de oudere, wijl in oudere stadiën de epidermis overal dezelfde dikte heeft en door eene hoorlaag bedekt wordt. 't Spreekt dus van zelf, dat de middenlijsten bij de jongere embryonen duidelijker te onderscheiden zijn dan bij de oudere.

Evenwijdig met de snavelranden loopen, mediaal van de tandlijsten — zoo deze tenminste aanwezig zijn — de zijlijsten; deze werken mede tot de vorming der snavelranden op die plaatsen, waar de tandlijsten ontbreken, hetzij dan, dat deze bij het bedoelde embryo in 't geheel niet voorkomen, hetzij dat deze korter bij de punt van den snavel reeds verdwenen zijn.

De oppervlakte van de epidermis vertoont over 't geheel, en vooral in die doorsneden, welke genomen zijn achter de plaats waar de klierstrengen zich afsnoeren, eene golvende lijn.

Wat den ondersnavel aangaat: deze bezit alleen zijlijsten, welke vooral dáár voorkomen, waar de tandlijsten ontbreken, hetzij deze bij 't bedoelde embryo in 't geheel niet te vinden zijn, hetzij ze reeds korter bij de punt des snavels verdwenen.

RÖSE (21) en Mej. CARLSSON (5) hebben getracht den oorsprong en het voortbestaan dezer lijsten — welke dus geen tand- of liplijsten zijn — eenigszins te verklaren. RÖSE n.l. beweert, dat de epitheellijsten bij *Sterna*, uitgezonderd die, welke hij als tandlijsten beschouwt, waarschijnlijk ontstaan zijn tengevolge van de samendrukking, veroorzaakt door het smaller worden van den vogelbek. Tegen deze verklaring, die er op het oog reeds niet bijzonder aannemelijk uitziet, valt nog al wat in te brengen.

Indien de samendrukking, die de oorzaak is van de plooi-vorming in de epidermis, werkelijk bestaat, zou zij moeten uitgaan van de harde hoornscheede van den snavel. Immers men mag niet aannemen, dat eene drukking of spanning, waarvan de oorzaak in het weefsel zelf te zoeken is, aanleiding geven kan tot plooi-vorming in datzelfde weefsel. En wat

is nu het geval? De epitheellijsten komen juist voor op een leeftijd, waarop noch de hoornscheede, noch eenige andere harde substantie in den snavel te vinden is, uitgezonderd het Meckelsche kraakbeen en dat van het septum praenasale. Op die wijze valt de bedoelde drukking dus niet te verklaren. Het verschil in tijd tusschen het eerste optreden der epitheellijsten en dat van de hoornschede is daarenboven te groot, dan dat aan eene verschuiving van den phylogenetischen- en ontogenetischen ontwikkelingstijd kan gedacht worden.

Was RÖSE's bewering juist, dan zouden ook in den ondersnavel lijsten voorkomen, daar toch het onderste gedeelte van den bek ongeveer dezelfde vormverandering doormaakte als het bovenste gedeelte. En terwijl een aantal lijsten te vinden is in het epitheel, dat den bovenkant van de mondholte bekleedt, ontbreken deze geheel of meerendeels in het epitheel van den onderkant der mondholte. De eenige lijsten n. l. die in den ondersnavel soms voorkomen, zijn de tand- en liplijsten, alsmede de korte lijst, die overblijft uit het epitheel, dat tusschen het mesodermweefsel gelegen is.

Had er, tengevolge van het smaller worden van den vogelbek, werkelijk samendrukking plaats, dan zou de ploovorming in smallere snavels sterker moeten zijn dan in bredere; m. a. w. dan zou men bij de vogels met de smalste snavels het grootste aantal en de best ontwikkelde lijsten aantreffen. *Limosa* en *Numenius* echter bezitten beide zeer lange en smalle bekken; toch hebben deze soorten in de ondersnavels geene andere lijsten, dan de korte lijst, die overblijft uit het epitheel tusschen de beide mesodermstukken gelegen en de zijlijsten, terwijl buitendien bij *Numenius* de tandlijsten even — voor zeer korten tijd — optreden. De bovensnavels van deze soorten vertoonen eveneens maar weinig goed ontwikkelde lijsten, terwijl bovendien de snavel bij het volwassen dier, vooral wat het eerste gedeelte van de binnenzijde aangaat, vlak, d. w. z. niet of weinig gewelfd is, zooals bij de andere soorten gewoonlijk het geval is.

De kortere en bredere snavels van *Gallinula chloropus* en

*Oedicnemus crepitans*, vertoonen de epitheellijsten het duidelijkst, hoewel hunne binnenzijde gewelfd is, zoodat men verwachten zou, dat de epidermis hier minder samengedrukt zou worden dan bij *Limosa* en *Numenius*, bij welke de binnenzijde vlak is, doch de lijsten ontbreken.

Opmerkelijk is het zeker ook, dat de lijsten alleen in het voorste gedeelte van den snavel gevonden worden, terwijl zij in het achterste gedeelte ontbreken — waar de contractie toch even goed gewerkt moet hebben als in het voorste gedeelte, en dus ook plooiën moesten ontstaan zijn. Toch dient er hier op gewezen te worden, dat juist in het achterste gedeelte van den bek vele papilachtige vormingen voorkomen, die daar dan misschien de lijsten zouden kunnen vervangen. Onverklaarbaar blijft het in dat geval, hoe voor in den snavel lijsten, achterin papillen zouden ontstaan, beide als onmiddellijke gevolgen van één en dezelfde oorzaak. Ook dient aangestipt te worden, dat de lijsten in de jongere stadiën betrekkelijk dikker en beter ontwikkeld zijn dan op den leeftijd, dat de dieren op het punt staan de schaal te verbreken. Op laatstbedoelden leeftijd is trouwens de epidermis, die de mondholte bekleedt, over 't geheel meer gelijkmatig verdikt.

Mej. CARLSSON verzekert, dat zich bij *Sterna hirundo* klieren vormen uit de epitheellijsten, en dat daarin de reden van 't bestaan dezer lijsten ligt. Nu zien we bij het embryo van *Sterna hirundo*, waarvan de kop 16 mM. lang was, werkelijk uit de epitheelverdikkingen in het midden van den boven-snavel klierstrengen ontstaan; doch in den ondersnavel, waarin een overeenkomstig lijstenpaar valt aan te wijzen, liggen de klierstrengen meer zijdelings, naast de lijsten (Fig. 54). En ook bij *Gallinula chloropus* (Fig. 5, 23, 25 en 27), bij *Limosa aegocephala* (Fig. 53) en *Numenius* (Fig. 45) ontstaan de klierbuizen noch in den boven- noch in den ondersnavel uit de bedoelde epitheelverdikkingen. Men heeft alleen recht te beweren, dat de klierbuizen zich dikwijls op den bodem van epitheelinstulpingen afsnoeren. Zoo blijkt reeds voldoende, dat het ontstaan der klierstrengen evenmin van de aanwezigheid der

lijsten afhankelijk is, als het bestaan der lijsten noodig zou zijn voor de vorming der klierstrengen.

Daar de vogels over het algemeen hun voedsel in groote, dikwijls harde stukken tot zich nemen, dient de mondholte, bij gebrek aan bepaald tandvormige organen, bedekt te zijn met eene stevige bekleeding, wier oppervlakte liefst rimpelig van aard moet zijn, opdat het voedsel beter kan worden vastgehouden of fijn gemaakt. Ziedaar waarschijnlijk de oorzaak, waaruit het ontstaan der verschillende epitheellijsten te verklaren valt. Een stevig bekleedsel ontstaat door eene, op alle punten van de mondholte even dikke en gelijkmatig sterke verhoorning van de epidermis; een rimpelig oppervlak door de vorming van stevige epitheellijsten, liefst van gleuven voorzien, waardoor het oppervlak nog oneffener wordt en dus beter tot vasthouden geschikt. Het mesoderm tusschen de lijsten is gewoonlijk door eene dunnere epidermis overdekt, zoodat ook gevoelsindrukken niet te loor gaan.

Nog meer geschikt tot vasthouden wordt de snavel, wanneer hij door toedoen van de tand- en zijlijsten uitstekende randen verkregeu heeft. Zulke scherpe randen ontstaan door toedoen der tandlijsten bij *Gallinula chloropus*, *Haematopus ostralegus* en *Oedicnemus crepitans*; bij die soorten echter, waar de tandlijsten slechts tijdelijk of in 't geheel niet voorkomen — *Numenius* en *Limosa* —, alsmede achter in den bek, waar de tandlijsten reeds verdwenen zijn, ontstaan de snavelranden door toedoen der zijlijsten. Doch dan zijn ze veel minder scherp en dikwijls naar binnen omgebogen. Opmerkelijk is het, dat bij die vogels, welke in volwassen staat scherpe snavelranden bezitten, n. l. *Gallinula*, *Oedicnemus* en *Haematopus*, de tandlijsten voorkomen, terwijl *Numenius* en *Limosa*, die in volwassen staat geene scherpe snavelranden bezitten, verstoken zijn van tandlijsten terwijl ze daarentegen wel zijlijsten hebben.

De overige lijsten en oneffenheden, ook die welke wij „middenlijsten” genoemd hebben, schijnen dus alleen aanwezig te zijn om de epidermis van de mondholte stevig en tevens



oneffen te maken, alsook om de opneming van gevoelsindrukken mogelijk te doen blijven. Zij zijn bij jongere embryonen duidelijk van elkaar gescheiden, terwijl ze bij de oudere ongemerkt in elkaar overgaan, of ten minste niet duidelijk meer van elkaar gescheiden zijn.

---

### Klieren.

Het komt ons wenschelijk voor, hier nog het een en ander mede te deelen over de klieren, welke ongeveer in het midden van den boven- en den ondersnavel in de mondholte uitmonden. Wel is waar staat dit niet in direct verband met het doel van onze onderzoekingen, doch het kan zijn nut hebben tot beter verstand van zaken.

De uitmonding der klierbuizen is gelegen in de mondholte, ongeveer ten hoogte van de uitwendige neusopeningen. Deze klierbuizen werden aangetroffen bij *Gallinula chloropus*, *Sterna hirundo*, *Haematopus ostralegus*, *Numenius* en *Limosa aegcephala*; hoe de staat van zaken in dit opzicht bij *Oedicnemus crepitans* is, kunnen wij niet meedeelen, wijl de serie snaveldoorsneden, vervaardigd met het oog op de studie der tandlijsten, bij deze soort niet ver genoeg werd doorgezet om ook de klierstrengen te omvatten.

Onze waarnemingen kwamen bij alle bovengenoemde soorten ongeveer op hetzelfde neer, zoodat wij meenen te kunnen volstaan met een algemeen overzicht.

Bij het embryo van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 12 mM. lang is, vertoont zich reeds het een en ander van datgene, wat mettertijd de klierstrengen moeten worden. Doch alles is hier nog klein en onduidelijk. Zeer goed te onderscheiden echter is dit alles reeds in den ondersnavel van het embryo, waarvan de kop 16 mM. lengte had. Daar toch vindt men in het midden van den ondersnavel, in de mondholte, ter plaatse waar de tandlijsten op het punt staan te

verdwijnen, eene sleuf, waarin het epitheel eene hoogst eigenaardige structuur aanneemt. De structuur van het stratum Malpighii en het stratum corneum wordt onregelmatiger. De cellen liggen minder regelmatig en zijn grooter; het geheel heeft een lossere voorkomen. Het opperhuidje blijft nog waarneembaar. De basaalmembraan is nog slechts ternauwernood — misschien is 't juist te zeggen, in 't geheel niet meer — te onderscheiden. (Fig. 52). Deze sleuf met haar eigenaardig epitheel zet zich een eind naar achteren voort; wanneer zij verloopt, houdt tegelijkertijd ook de eigenaardige structuur van de epidermis op. In het midden van die sleuf, waar het epitheel het dikst is, ontspringen twee epitheelstrengen, die in het mesoderm dringen en verder naar achteren toe voortwoekeren.

In den bovensnavel treft men overeenkomstige verschijnselen aan. Nadat daar de middenlijsten verdwenen zijn, treedt in de eenigszins golvende oppervlakte, waarin de zijlijsten bezig zijn te verlopen, mediaal van die lijsten, hetzelfde losse epitheelweefsel op, dat wij in den ondersnavel leerden kennen. Uit dit weefsel groeien wederom twee strengen in achterwaartsche richting. (Fig. 5). De klierstrengen, want deze strengen worden klieren, snoeren zich dus *naast* de bijna verlopen zijlijsten af.

Hetzelfde vinden we ook bij het embryo, waarvan de kop 15 mM. lengte had en welks snavel sagittaal gesneden werd. (Fig. 25). Het weefsel, dat uit lossere tegen elkaar liggende cellen bestaat, is nauwelijks begonnen, of het dringt in het mesoderm om tot klierstrengen uit te groeien.

Bij het embryo, waarvan de kop 18 mM. lang was, is de stand van zaken nog dezelfde, doch bij de oudere embryonen wier koppen respectievelijk 22, 26, 24 en 27 mM. lang waren, komt dat klierweefsel niet meer voor, daar bij deze de verhoorning ook daar ter plaatse ingetreden is. De klierstrengen zijn daar tot klierbuizen gedifferentieerd. (Fig. 20, 23, 27).

Zoo vinden we ook bij het embryo van *Sterna hirundo*, waarvan de kop eene lengte had van 16 mM., dat de klierstrengen in den ondersnavel uit den bodem eener gleuf uit-

groeien en niet uit een der bovengenoemde lijsten (Fig. 54). In den bovensnavel ontspringen zij eveneens uit een paar epidermisinstulpingen, doch de structuur van de epidermis blijft hier in beide snavels regelmatiger, zoodat de cellen dichter tegen elkaar liggen. Trouwens, in dit stadium is de epidermis nog niet duidelijk in stratum Malpighii en stratum corneum gescheiden.

Bij de embryonen van *Haematopus ostralegus* en *Limosa aegocephala* ontstaan de klierstrengen niet in gleuven, maar uit een verdikt gedeelte van de epidermis, dat zich boven haar niveau verheft; de cellen, waaruit het bestaat zijn evenals bij *Gallinula chloropus* losjes tegen elkaar gelegen. (Fig. 53). In oudere stadiën, wanneer de verhoorning ingetreden is, verdwijnt deze verdikking; de klierstrengen zijn dan tot buizen geworden.

Numenius bezit in het stadium, waarin de lengte van den kop 16 mM. bedraagt, klierstrengen, welke naast de middenlijsten uit de epidermis voortkomen (Fig. 45). In den ondersnavel heeft de afsnoering plaats op de basis van eene sleuf.

Men ziet dus, dat bij de jongere exemplaren van de onderzochte soorten de epidermis in 't midden van den boven- en den ondersnavel eene verandering ondergaat, waarbij de structuur van het epitheel losser, en dit zelf dikker wordt; dat stratum Malpighii en stratum corneum daar niet duidelijk meer gescheiden zijn; dat een gedeelte van dit epitheel uitgroeit, in 't mesoderm dringt, en eerst tot klierstrengen, later tot klierbuizen wordt. Bij de oudere exemplaren is dit losse epitheel verdwenen, wijl dan de verhoorning van de epidermis ook op die plaatsen ingetreden is.

Het is niet onmogelijk dat in dit losse epitheel nog lijsten voorkomen, maar deze staan in geen geval in verband met de vorming der klierstrengen. Uit het voorgaande blijkt alzoo, dat de bewering van Mej. CARLSSON, „dat de klierstrengen ontstaan uit de epitheellijsten” ten eenen male onhoudbaar is.

---

### Opmerking.

De volgende opmerking, ofschoon niet in direct verband staande met hetgeen vooraf gaat, vinde hier eene plaats.

Aan het eind van het voorste gedeelte der neusholte monden bij *Gallinula chloropus*, *Sterna hirundo*, *Numenius* en *Haematopus ostralegus* vier kliergangen uit. Van elk paar ligt één uitmonding mediaal en één lateraal. De beide mediale buizen liggen dus aan weerszijden van het septum nasale, terwijl de twee laterale aan de buitenzijde van het reukorgaan blijven. Nadat de mediale kliergang zich naar buiten heeft omgebogen loopt zij op korten afstand van de laterale, en evenwijdig met deze onder de ossa nasalia verder. In jongere stadiën zijn 't soliede strengen, welke zich uit het epitheel van de neusholte uitstulpen en naar achteren groeien; bij oudere embryonen worden zij hol. (Fig. 55 n. k. = aanleg kliergangen).

De mededeelingen, die men gewoonlijk betreffende de uitmonding van *glandula nasalis* in de mondholte der vogels aantreft, zijn dikwijls onduidelijk, daar men zelden of nooit het aantal der uitmondingen vermeld vindt.

Volgens RÖSE (24) zou *Crocodyllus porosus* vier afvoerbuizen voor de neusklieren hebben, alle mediaal gelegen, en zich spoedig twee aan twee vereenigend.

Bij ons onderzoek werd er eveneens op gelet of er mogelijk een rudiment van het Jacobsonsche orgaan aanwezig was. Immers het is waarschijnlijk, dat dit, zool niet bij alle vogelsoorten, dan toch bij enkele zal voorkomen.

RÖSE (24) nu heeft bij *Crocodyllus porosus* een epitheelinstulping, mediaal van den neusgang aangetroffen, welke zich een weinig naar voren ombuigt. Deze beschouwt hij als een rudimentair Jacobsonsch orgaan.

Deze ontdekking van RÖSE brengt ons op het vermoeden, dat men — gezien de vormen waarin het Jacobsonsche orgaan bij andere dieren voorkomt — bij vogels een rudiment van

dit orgaan zou kunnen aantreffen, bestaande uit eene instulping van het epitheel in de neusgangen, en wel aan de mediale zijde, met of zonder ombuiging van het voorste gedeelte. Werkelijk vertoont *Haematopus ostralegus* (t. w. het embryo welks kop 24 mM. lang was) eene kleine instulping, die mediaal tegen het septum nasale aan ligt, boven het vomer. (Fig. 56 i. n. = instulping).

Daarmede is echter niet in het minst gezegd, dat deze instulping een rudimentair Jacobsonsch orgaan is, ofschoon de mogelijkheid niet is buitengesloten.



## HOOFDSTUK III.

### De Eiwrat.

---

Als van zelf vestigde zich onze opmerkzaamheid ook op de eiwrat, en wel te sterker, toen het bleek, dat niet alleen de boven- maar ook de ondersnavel van een dergelijk uitwas voorzien was.

In 1826 heeft YARRELL (29) het eerst iets betreffende de eiwrat van het hoen medegedeeld. Hij wijdde zijne aandacht vooral aan de functiën, welke dit orgaan zou vervullen. Volgens hem is de ligging van het kuiken in de harde schaal van dien aard, dat de bovensnavel met behulp der eiwrat in staat is, enkele kleine openingen in de schaal te maken, waarna ze gemakkelijk te verbreken valt. Op den tweeden of derden dag na het uitkomen van het jonge dier is de plaats, waar de eiwrat gezeten heeft, op den snavel nog aan eene lichtgekleurde vlek te herkennen.

Volgens denzelfden onderzoeker hebben de duiven eene grootere en sterkere wrat, die zelfs nog 10 à 12 dagen na de geboorte bij het jonge dier voorkomt.

Bij de eenden en ganzen is de basis der wrat breed, in overeenstemming met den breeden vorm van den snavel.

Ziedaar het voornaamste van YARELL's onderzoekingen. (Hij spreekt alleen van de eiwrat aan den bovensnavel en schijnt

dus niet gemerkt te hebben, dat ook aan den ondersnavel iets dergelijks voorkwam.)

In 1841 deelde MÜLLER (16) mede, dat bij de slangen en hagedissen een eitand voorkomt, die in de tusschenkaak staat. Krokodillen en schildpadden zouden deze missen. MÜLLER vergelijkt dezen tand, wat zijne functie betreft, met de eiwrat der vogels, maar wijst er op, dat tusschen beiden een duidelijk morphologisch onderscheid is.

De eitand is volgens MÜLLER „ein wahres aus dem Munde hervorstehendes Zahngebilde;” van de eiwrat der vogels heet het: „die Schwiele hat keine Aehnlichkeit mit einem Zahn.” De beide benamingen zijn dus door hem duidelijk in verschillende beteekenissen gebruikt. Over eene eiwrat bij krokodillen en hagedissen spreekt hij niet.

In 1857 deelde WEINLAND (27) mede, dat hij bij *Tringa pusilla*, zoowel aan den onder- als aan den bovensnavel, eene eiwrat gevonden had. Die van den ondersnavel zou ten doel hebben om bij het doorbreken van de schaal te dienen tot steun van den zeer langen bovensnavel. Hij sprak reeds het vermoeden uit, dat alle leden van het geslacht *Tringa* eene eiwrat aan den ondersnavel bezitten. Bij de onderzochte exemplaren stemde de structuur van de eiwrat van den ondersnavel met die van den bovensnavel overeen; zij bestaat „of the same flat epidermidæ cells, which compose also the horny-skeath of the bill.”

GARDINER (13), die in 1884 het weefsel der eiwrat nauwkeuriger onderzocht, kwam tot het resultaat, dat het uit ronde cellen bestaat, die voortdurend verder van het rete Malpighii afgedrongen worden door de vorming van nieuwe cellen. De ronde cellen worden langzamerhand ovaal, doordat ze zich loodrecht op de oppervlakte vergrooten, dus niet afgeplat worden. De celwanden verdikken zich zoodanig, dat het den schijn heeft of tusschen de verschillende wanden eene stof wordt afgescheiden. Ondertusschen ontstaan om en ook in de kernen vele glanzende, lichtbrekende korreltjes. Ten laatste breekt de eiwrat door het epitrichium heen.

RÖSE (21) bevestigde in 1892 de meeste mededeelingen van GARDINER. Hij gelooft echter niet, dat de celwanden zich verdikken; integendeel, hij meent, dat er eene hoornachtige stof tusschen de cellen wordt afgescheiden. Als bewijs voor deze meening voert hij het bestaan van intercellulaire verbindingen aan; doch GARDINER wijst op hetzelfde verschijnsel ter verklaring van het verdikken der celwanden.

RÖSE verzekert verder, dat in de buitenste cellagen de kernen voortdurend moeilijker te onderscheiden zijn, wyl ze langzamerhand eene diffuse, gekorrelde, geelachtig-witte weefsel-massa vormen, die geen karmijnkleurstof meer opneemt. Eindelijk ontkent hij, dat er in de eiwrat kalk zou voorkomen, zooals GARDINER beweerde. Trouwens, GARDINER zelf verklaart, dat het hem zeer moeilijk viel 't bestaan van kalk in de eiwrat aan te toonen.

RÖSE beweert nog, dat de verdikking, die aan den onder- snavel voorkomt, slechts uit gewone hoorncellen bestaat en niet met de eiwrat te vergelijken is. Uitdrukkelijk wijst hij vervolgens op het onderscheid tusschen den eitand en de eiwrat, en zegt, dat men wel degelijk beide benamingen moet invoeren, aangezien zij volkomen verschillende zaken voorstellen. MÜLLER deed dit reeds, en terecht.

SLUITER, die in 1893 eene studie over dit onderwerp publiceerde (26) wijst er op, dat MÜLLER nergens verzekert, dat bij de krokodillen en schildpadden eene eiwrat voorkomt, doch alleen vermeldt, dat bij deze dieren geen eitand te vinden is. Ook bestrijdt SLUITER de meening, dat de *eiwrat* alleen zou voorkomen bij die dieren, welke eieren met harde kalkschalen leggen, de *eitand* daarentegen bij die, wier eieren eene taaie lederhuid hebben. Hij wijst daarbij op de zee-schildpadden, op Gecko-hemidactylus en Ptychozoon, welke deze meening logenstraffen. De levend-barende hagedissen zouden den eitand niet ontberen. Ook de krokodillen, wier eieren weliswaar eene dunne, broze schaal hebben, maar in stevige vliezen gehuld zijn, zouden volgens bovenstaanden regel geene eiwrat, maar een eitand moeten bezitten.



Dezelfde onderzoeker beweert, dat de eiwrat uit twee afzonderlijke deelen ontstaat. Bijzonder duidelijk is dit bij de eiwrat der embryonen van *Crocodylus porosus*, zoo zelfs, dat men het bij het volwassen orgaan nog aan eene gleuf kan waarnemen. SLUTER beschouwt dit verschijnsel als zeer gewoon. Zijne mededeelingen betreffende de structuur der eiwrat stemmen overeen met hetgeen RÖSE en GARDINER daaromtrent mededeelen; hij voegt er echter bij, dat aan de buitenzijde twee a drie lagen afgeplatte cellen liggen. De epitrichiumcellen noemt hij hoekig en groot. De glanzende korreltjes in het protoplasma vergelijkt hij met het keratohyalin van Waldeyer en het Eleidene van Ranvier. De cellen van het rete Malpighii zijn klein en afgerond, terwijl hij ook 't bestaan van intercellulaire verbindingen erkent. Eindelijk wijst hij er nog op, dat de cellen, die verder van het rete Malpighii af liggen, in grootte toenemen, terwijl hun omtrek voortdurend onduidelijker wordt.

---

Sprak WEINLAND (27) reeds in 1857 het vermoeden uit, dat niet alleen *Tringa pusilla*, maar alle *Tringae* eene eiwrat aan den ondersnavel zouden hebben: wij kunnen op grond van onze onderzoekingen verklaren, dat zijn vermoeden zeer waarschijnlijk is. Immers ook bij *Oedicnemus crepitans* (Fig. 41) en bij *Haematopus ostralegus* vindt men aan den ondersnavel goed ontwikkelde eiwratten. Ook *Gallinula chloropus* heeft gedurende den laatsten tijd van het embryonale leven eene kleine eiwrat aan den ondersnavel, doch deze blijft bij die van den bovensnavel verre in ontwikkeling ten achter. Terwijl n. l. de eiwrat aan den bovensnavel reeds zeer goed ontwikkeld is bij de embryonen, wier koppen eene lengte hebben van 16 en 18 mM., is ze aan den ondersnavel eerst duidelijk waarneembaar, wanneer de lengte van den kop 26 mM. bedraagt. Toch is twijfel aan haar bestaan ook bij deze soort niet mogelijk.

Terwijl bij het embryo van *Numenius*, waarvan de kop

19 mM. lang was, de eiwrat aan den bovensnavel reeds zichtbaar is, doch aan den ondersnavel nog ontbreekt, valt bij het embryo, waarvan de kop 37 mM. lengte had, ook aan den ondersnavel eene kleine doch duidelijke eiwrat waar te nemen. Ook bij *Limosa aegocephala* ontstond de eiwrat aan den bovensnavel eerder dan aan den ondersnavel.

Beide eiwratten hebben dikwijls meerdere punten, waarmede zij door het epitrichium dringen. Men zie b. v. de afbeeldingen 4 en 25, welke betrekking hebben op *Gallinula chloropus*. De aanleg bleek ons altijd enkelvoudig te zijn. De eiwrat van den ondersnavel was altijd kleiner, en verder achterwaarts geplaatst dan die van den bovensnavel.

Toen wij eenmaal gevonden hadden, dat ook aan den ondersnavel gedurende de embryonale periode bij enkele soorten eene eiwrat voorkwam, hebben wij onze waarnemingen voortgezet bij reeds uitgekomen individuen van verschillende soorten, bewaard in het Museum voor Natuurlijke Historie te Leiden.

Bij een exemplaar van *Otis afra*, waarvan de kop 40 mM. lang was, terwijl de afstand van de punt van den bovensnavel tot aan den snavelhoek 15 mM. bedroeg, werd aan den ondersnavel eene duidelijke eiwrat aangetroffen. Zij is kleiner dan die van den bovensnavel, doch beide zijn glanzend wit van kleur, scherp tegen de omgeving afgeteekend en liggen bijna als geheel afzonderlijke lichamen op de hoornscheede. Bij een ouder exemplaar van *Otis afra* is de plaats aan den ondersnavel, waar de eiwrat gezeten heeft, nog te onderscheiden, terwijl die van den bovensnavel nog niet is afgestooten.

Bij een exemplaar van *Haematopus ostralegus* (Scholekster) waarvan de kop 45 mM. lang was, en de afstand tusschen de punt van den snavel en den snavelhoek 19 mM. bedroeg, vonden wij de eiwrat eveneens aan den boven- en den ondersnavel. Zij was hier grauw van kleur, doch ook scherp afgeteekend van de omgeving. Ook bij eenige andere exemplaren was zij zoowel aan boven- als ondersnavel nog aan te wijzen.

Bij een exemplaar van *Sterna niger* (Zwarte Stern), waar-

van de kop 28 mM., de afstand tusschen snavelpunt en snavelhoek 12 mM. lang was, troffen wij aan den ondersnavel ook eene eiwrat aan, in den vorm van een glanzend witte verhevenheid, die echter ook hier weer kleiner was dan die aan den bovensnavel.

Ook *Recurvirostra avocetta* (Kluit) bezit op jeugdigen leeftijd eene eiwrat aan den ondersnavel.

Door deze vondsten wordt in de eerste plaats bevestigd, dat de eiwrat zoowel aan den boven- als aan den ondersnavel voorkomt, hetgeen reeds bij het onderzoek der verschillende embryonen gebleken was; in de tweede plaats wettigen zij het vermoeden, dat de eiwrat nog veel algemeener voorkomt, hetzij dan sterk ontwikkeld, hetzij kleiner, niet alleen bij de orde der Grallatores, maar ook bij de Natatores. Dit laatste wordt waarschijnlijk, doordat wij haar ook aantreffen bij *Sterna*. Mogelijk is zij nog algemeener, dan wij durven vermoeden.

Het feit, dat zij ook wordt aangetroffen aan den ondersnavel van soorten, die een betrekkelijk korten snavel hebben, spreekt niet ten gunste van de verklaring, die WEINLAND (27) van hare bestemming geeft, dat n.l. de eiwrat van den ondersnavel bij *Tringa pusilla* zou dienen tot ondersteuning van die van den bovensnavel, welke ondersteuning noodig zoude zijn wegens de groote lengte van den snavel.

Welke functiën door de eiwrat van den ondersnavel vervuld worden dient men bij levende dieren na te gaan.

Wat de structuur van de eiwrat en het epitrichium betreft, deze was bij alle onderzochte embryonen dezelfde. Men kan er zich eene voorstelling van vormen door afbeelding 42 en 43, die vervaardigd werden naar de eiwrat, welke aan den ondersnavel van *Oedicnemus crepitans* voorkomt. Figuur 42 stelt de geheele wrat voor, terwijl fig. 43 alleen het gedeelte tusschen de lijnen *a* en *b* terug geeft.

Zoodra in de epidermis van het embryo de verschillende lagen (*stratum Malpighii*, de aanleg van 't *stratum corneum* en het opperhuidje) zichtbaar worden, vormt zich ook aan

de punt van den snavel het epitrichium. Dit weefsel ontstaat uit cellen, welke terstond onder het opperhuidje gelegen zijn. Dit laatste vertoont zich reeds zeer spoedig en bestaat uit eene enkele laag van platte, gerekte cellen met sterk gekleurde kernen. De cellen, welke langzamerhand het epitrichium zullen vormen, worden grooter en korrelig, zoodat de kernen minder duidelijk te onderscheiden zijn. Door voortdurenden aanwas van nieuwe cellen wordt het epitrichium dikker; tegelijkertijd breidt het zich ook over eene grootere oppervlakte uit. Heeft het epitrichium eene bepaalde dikte bereikt, dan verdwijnt het daaropliggende opperhuidje. De donker gekleurde kernen liggen dan ver uiteen, zoodat het schijnt, dat dit laagje door den voortgroei van het epitrichium wordt uitgerekt en tot afsterven gedoemd, wijl de toevoer van voedsel is afgesneden. Hoe grooter uitbreiding het epitrichium verkrijgt, hoe kleiner het oppervlak wordt, dat nog door het opperhuidje wordt bedekt, daar het alleen op de zoomen van de epitrichiumlaag nog kan voortbestaan.

Het epitrichium bestaat uit polygonale cellen, die opgevuld zijn met korrels. Deze korrels zijn het dichtst bijeen gelegen in de buitenste cellen, zoo zelfs, dat men daarin de kernen niet meer onderscheiden kan. Vermoedelijk zijn deze ook met zulke korrels opgevuld en dus niet meer te onderscheiden van de korrelige omgeving. Bij jongere embryonen, b. v. bij het exemplaar van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 12 mM. lang was, zijn de korrels gelijkmatig door de geheele cel verspreid, bij oudere daarentegen, b. v. reeds bij het individu, waarvan de kop 16 mM. lang was, zijn ze of meer in 't midden, rondom de kern opeengehoopt, of aan den celwand, welke naar de binnenzijde gekeerd is. De omtrek der cellen blijft voortdurend moeielijk te onderscheiden.

Waar de cellen van het stratum corneum onder het epitrichium beginnen te verhoornen, houdt het dikker worden van het epitrichium spoedig op. Wel is waar behouden de onderste cellen van deze laag nog een tijdlang het vermogen zich te deelen, (zooals b. v. blijkt bij het epitrichium, dat de basis

der eiwrat bedekt bij een exemplaar van *Oedinemus crepitans*, waarvan de kop 28 mM. lang was, zie fig. 43), maar zoodra de verhoorning eenigen voortgang gemaakt heeft, komt ook hieraan een einde, en het dikker worden van de epitrichiumlaag, afgescheiden als zij nu van de moederlaag is, houdt op.

De cellen van het epitrichium, het stratum corneum en de eiwrat komen aan de basis van deze wrat samen (Fig. 43); daardoor is het van te voren onmogelijk te bepalen, welke cellen van het stratum corneum bij de voortgaande ontwikkeling zullen overgaan in epitrichium, welke in eiwratcellen. Overal elders vindt men eene scherpe afscheiding tusschen het epitrichium en de eiwrat.

Het epitrichium breidt zich van de punt van den snavel te beginnen, zoowel aan den boven- als aan den ondersnavel, verder uit, eerst alleen aan de buitenzijde, later ook in de mondholte. Vooral in de tandlijsten ontstaat een zeer dik epitrichiaalweefsel. Verder in de mondholte bereikt het epitrichium slechts eene zeer geringe dikte, en dat eerst in de oudste stadiën van het embryonale leven.

Op den top van de eiwrat, waar het epitrichium doorbroken zal worden, is het bij de oudere embryonen (Fig. 42) niet meer voor kleuring vatbaar, zoodat het zich daar van het overige epitrichium onderscheidt. De grens tusschen deze beide gedeelten is duidelijk zichtbaar, wat b. v. bij *Haematopus ostralegus* en *Oedinemus crepitans* in het oog valt. Bij jongere embryonen is dus het epitrichium regelmatig gekleurd, bij de oudere neemt het oudste gedeelte van die laag, boven de eiwrat gelegen, geen kleurstof meer aan.

Bij het exemplaar van *Haematopus ostralegus*, waarvan de kop 11 mM. lang is, is noch het epitrichium, noch de aanleg van eene eiwrat te bespeuren; dit is wel het geval, wanneer de kop eene lengte van 15 mM. bereikt heeft, doch dan alleen aan den bovensnavel. De eiwrat ontstaat uit die lagen van het stratum corneum, die direct onder het epitrichium zijn gelegen; deze lagen nemen, zoowel door deeling van de cellen, waaruit zij bestaan, alsook door toedoen van het

stratum Malpighii, voortdurend in dikte toe. De buitenste lagen van het epitrichium worden dus, reeds vóór de verhoorning van het stratum corneum, door de ontwikkeling der eiwrat van de moederlaag afgedrongen. Bij jeugdige embryonen begint de eiwrat zich reeds aan den bovensnavel te ontwikkelen: zoo b. v. bij een exemplaar van *Gallinula chloropus*, waarvan de kop 9 mM., en bij een van *Haematopus ostralegus*, waarvan de kop 15 mM. lang is. De eiwrat van den ondersnavel is bij deze embryonen nog niet waarneembaar; zij verschijnt eerst later en blijft altijd kleiner dan die van den bovensnavel.

Spoedig nadat de eiwrat zich heeft aangelegd begint het stratum corneum te verhoornen. Eerst worden de cellen van de eiwrat grooter, maar naarmate deze door het aangroeien aan de onderzijde hooger wordt, en de buitenste cellen dus verder van het stratum Malpighii af komen te liggen, worden deze laatste gerekter, en meer met hoornstof opgevuld. Daardoor worden zij minder geschikt om kleurstof op te nemen, totdat bij voortgaande ontwikkeling de buitenste lagen zich in 't geheel niet meer laten kleuren, en de kernen onzichtbaar worden. De cellen hebben zich dan evenwijdig met de oppervlakte afgeplat; hunne omtrekken zijn moeielijk of in 't geheel niet meer waarneembaar. Bij de jongere embryonen zijn dus, zooals reeds werd aangestipt, de buitenste cellen minder gerekt, en geschikter tot het opnemen van kleurstof.

Tusschen de cellen, die den aanleg van de hoornscheede vormen en die van de eiwrat bestaan overgangsvormen; eveneens tusschen die welke den aanleg van de hoornscheede vormen en die van het epitrichium; deze laatste zijn te vinden waar de eiwrat of het hoornweefsel nog niet sterk onder het epitrichium gevormd is. Het epitrichium is altijd scherp afgescheiden van de eiwrat en van de gevormde hoornscheede. (Fig. 42 en 43).

De hoornscheede begint zich het eerst onder de eiwrat te ontwikkelen. In de jongere stadiën is geen onderscheid te bemerken tusschen het weefsel, dat de eiwrat, en dat, het-

welk de daaronder gelegen hoornscheede zal vormen. De laag onder de eiwrat, die zich als hoornscheede over den snavel uitbreidt, is, door verschil in de opneming van kleurstof duidelijk van de eiwrat afgescheiden. Bij een embryo van *Gallinula chloropus* b. v., waarvan de kop 24 mM. lang was, vertoont zich de eiwrat als een scherp afgeteekende verhevenheid op de hoornscheede; 't zelfde is het geval bij een embryo van *Oedicnemus crepitans*, waarvan de kop 28 mM. lengte had. Daar, waar de hoornscheede zich ontwikkeld heeft, houdt de verdere groei van het epitrichium op.

De eiwrat is — evenals de hoornscheede — niets dan eene woekering van de epidermis, d. w. z. zij is een deel van het stratum corneum, dat zich langzamerhand vervormt, zich bij oudere embryonen van de daaronder ontstane hoornscheede afzondert, om spoedig na het uitkomen van den jongen vogel afgestooten te worden.

Naar aanleiding van hetgeen B. ROSENSTADT (25) in 1897 in het Archiv für mikrosk. Anatomie, Band 49, omtrent het epitrichium heeft medegedeeld, zij hier nog het volgende opgemerkt:

ROSENSTADT zegt: „Ich fasse also sämtliche Zellagen, die Keratohyalin enthalten als Epitrichium zusammen, da sie vollständig homolog sind denjenigen, die man bei höhern Wirbelthieren mit diesem Namen belegt.

In zweischichtigen Stadium der embryonalen Epidermis steht es ja fest, dass die äussere Schicht niemals zum Stratum corneum wird. Was aber die polygonalen Zellen anbetrifft, die zwischen beiden embryonalen Schichten auftreten, so lasst auch die Frage, was aus ihnen werden wird, ob sie verhornen oder zum Epitrichium sich umwandeln werden, sich schon dadurch beantworten, dass gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Zellen auch das Keratohyalin in ihnen auftaucht. Keratohyalinhältige Zellen werden nicht verhornt, sondern werden, nachdem sie die geschilderten Veränderungen durchgemacht haben, abgestossen. Die Zellen, die der Verhornung unter-

liegen, lassen sich schon auf den ersten Blick von den erwähnten polygonalen Zellen unterscheiden: sie sind kleiner als die letzteren, haben ein dichteres Protoplasma, welches sich stärker tingirt, und es fehlt ihnen überdies vollständig das Keratohyalin."

ROSENSTADT beschouwt dus het opperhuidje ook als epitrichium. Indien dit terecht geschiedt, dient men in het vervolg het epitrichium in twee afzonderlijke lagen: „het eigenlijke epitrichium" en „het opperhuidje," te splitsen. Maar daartegen bestaat bezwaar. Immers, er bestaat een te groot verschil tusschen deze beide lagen, zoowel wat het tijdstip van hun ontstaan, als wat den vorm der cellen aangaat, dan dat men ze voor volkomen gelijk kan houden. Dat er in het opperhuidje misschien Keratohyalin voorkomt bewijst al zeer weinig: het is niet meer dan een punt van overeenkomst tusschen beide lagen. Op grond van het voorgaande zal het wel 't best zijn beide lagen te onderscheiden, daar zij na elkander gevormd worden, en de vorming van de eene laag (het epitrichium) het te gronde gaan van de andere (het opperhuidje) ten gevolge heeft. Ook wordt de epitrichiumlaag onder het opperhuidje uit de ronde cellen van het stratum corneum gevormd. Ziedaar de redenen, waarom wij den naam „epitrichium" alleen gegeven hebben aan de keratohyalinhoudende cellen, welke gelegen zijn of gelegen hebben onder het opperhuidje.



## TABELLEN <sup>1)</sup>.

---

De afmetingen, in de tabellen opgegeven, zijn genomen op plaatsen, zooals die in de afbeeldingen n<sup>o</sup>. 2, 3, 7, 8, 19, en 46 door lijntjes zijn aangegeven. Kwam in eene lijst eene gleuf voor, dan werd de dikte aangegeven met inbegrip der gleuf: het cijfer geeft dus den afstand aan tusschen den top der lijst en de lijn die de beide randen der gleuf verbindt. De embryonen zijn gerangschikt naar hun vermoedelijken ouderdom, met dien verstande, dat b. v. het embryo van *Gallinula chloropus*, welks kop 26 mM. lang was, voorafgaat aan dat, welks kop slechts 24 mM. lengte had, omdat het laatste bij nauwkeurige beschouwing ouder bleek dan het eerste. Dit is ook het geval bij het embryo van *Limosa aegocephala*, waarvan de kop 31 mM. lang was, en dat desnietteenstaande in de tabel geplaatst werd vóór dat, waarvan de kop slechts 30 mM. lengte had.

Daar de bovensnavel gewoonlijk langer is dan de ondersnavel, zijn de afstanden van eene bepaalde doorsnede tot de punten der respectieve snavels niet even groot, ofschoon die doorsnede door boven- en ondersnavel in één en hetzelfde oogenblik vervaardigd werd. De doorsnede b. v. die in fig. 46 wordt voorgesteld, is genomen op 1.74 mM. van de punt van den bovensnavel, terwijl zij slechts op 0.76 mM. van de punt van den ondersnavel ligt. Hieruit blijkt alzoo, dat de bovensnavel 0.98 mM. voor den ondersnavel uitsteekt. Hetzelfde vindt men ook in de figuren 30, 40, 41, 45 en 48.

---

<sup>1)</sup> In deze tabellen zijn de opgaven, betreffende de dikte van de epidermis in de lip-, tand- en zijlijsten, vereenigd.

figuren van de doorsneden waarin de metingen zijn gedaan.	lengte van den kop in mM.	de afstand van de snijpunt tot de plaats waar de metingen zijn gedaan. ± mM.	dikte van de epidermis van den bovensnavel in $\mu$ .					
			lateraal van de liplijst.	in de liplijst.	tussen de lip- en de tandlijst in.	in de tandlijst.	mediaal van de tandlijst.	in de zijlijst.
<b>Gallinula chloropus.</b>								
Fig. 1	9	0,500	—	ontbreekt	20	28	14	16
Fig. 2	—	0,720	—	"	20	28	16	16
—	12	1,500	—	"	32	44	28	28
Fig. 4	16	0,440	—	"	36	72	22	32
Fig. 8	—	0,700	102	116	28	76	22	48
—	—	1,100	—	verstreken	32	44	24	52
—	—	2,000	—	"	32	36	20	36
—	26	0,360	—	ontbreekt	44	180	36	76
—	—	0,720	112	136	36	140	32	68
Fig. 12	—	0,860	—	verstreken	38	140	28	72
—	—	3,200	—	"	20	76	36	80
Fig. 18	24	0,420	—	ontbreekt	100	360	24	92
Fig. 19	—	1,480	—	"	76	248	20	140
Fig. 20	—	3,740	—	"	76	76	56	80
—	27	0,600	—	"	96	340	32	60
—	—	0,900	—	"	88	368	36	160
—	—	1,500	—	"	90	204	44	198
—	—	2,150	—	"	86	180	56	132
<b>Sterna.</b>								
St. cantiaca	9	0,450	—	—	16	24	16	—
—	—	0,700	—	—	16	20	16	—
St. cantiaca	11	0,600	—	—	16	28	20	—
—	—	0,900	—	—	18	20	17	—
St. hirundo	16	0,500	—	—	28	64	32	—
—	—	0,940	—	—	34	36	20	—
—	—	1,920	—	—	24	34	20	—

figuren van de doorsneden waarin de metingen zijn gedaan.	lengte van den kop in mM.	de afstand van de snaafpunt tot de plaats waar de metingen zijn gedaan. ± mM.	dikte van de epidermis van den bovensnavel in $\mu$ .					
			lateraal van de liplijst.	in de liplijst.	tusschen de lip- en de tandlijst in.	in de tandlijst.	mediaal van de tandlijst.	in de zijlijst.
<b>Haematopus ostralegus.</b>								
Fig. 29	15	0,280	96	102	34	86	30	ontbreekt
—	—	0,420	86	100	26	92	28	—
Fig. 30	—	0,760	76	82	36	84	24	68
—	—	1,300	—	verstreken	28	48	28	44
—	19	0,400	144	160	54	156	22	52
—	—	1,000	92	92	36	98	30	104
—	—	2,014	—	verstreken	32	44	32	40
—	23	0,620	196	236	44	228	20	68
—	—	1,160	—	verstreken	40	198	22	120
Fig. 32	—	2,200	—	”	34	104	24	96
—	—	2,680	—	”	32	44	28	40
—	26	0,860	120	120	48	180	28	100
—	—	1,500	—	ontbreekt	28	96	34	80
—	—	2,180	—	—	28	44	24	42
<b>Oedicnemus crepitans.</b>								
—	20	0,420	80	96	32	156	18	44
—	—	1,280	—	verstreken	32	116	36	140
—	—	2,140	—	”	36	64	40	42
—	23	0,700	62	80	28	168	20	92
Fig. 34	—	0,790	—	verstreken	24	104	28	88
—	—	1,880	—	”	20	84	18	88
Fig. 36	—	2,020	—	”	24	76	20	64
—	—	2,680	—	”	32	48	28	36
—	28	0,700	—	ontbreekt	50	284	24	96
Fig. 38	—	1,240	—	”	28	236	26	164
—	—	1,880	—	”	40	192	38	148
Fig. 40	—	2,320	—	”	32	136	36	140
Fig. 41	—	3,420	—	”	28	68	40	48

figuren van de doorsneden waarin de metingen zijn gedaan.	lengte van den kop in mM.	de afstand van de snavelpunt tot de plaats waar de metingen zijn gedaan. ± mM.	dikte van de epidermis van den bovensnavel in $\mu$ .					
			lateraal van de liplijst.	in de liplijst.	tusschen de lippen de tandlijst in.	in de tandlijst.	mediaal van de tandlijst.	in de zijlijst.
<b>Numenius.</b>								
—	16	0,360	—	ontbreekt	20	84	24	ontbreekt
Fig. 44	—	0,580	98	132	24	76	22	68
Fig. 45	—	1,160	—	verstreken	26	36	20	32
—	19	0,300	—	ontbreekt	—	ontbreekt	36	48
—	—	0,820	—	"	—	"	32	104
—	37	0,360	—	"	—	"	56	108
—	—	0,920	—	"	—	"	60	220
Fig. 46	—	1,740	—	"	—	"	64	204
—	—	2,780	—	"	—	"	56	132
<b>Limosa aegocephala.</b>								
—	15	—	—	ontbreekt	—	ontbreekt	20	34
—	25	0,400	—	"	—	"	24	44
—	—	1,300	—	"	—	"	36	64
—	—	2,220	—	"	—	"	32	48
—	—	3,200	—	"	—	"	26	40
—	31	0,600	—	"	—	"	40	112
—	—	1,180	—	"	—	"	46	144
—	—	1,800	—	"	—	"	40	116
Fig. 48	—	2,420	—	"	—	"	38	104
—	30	0,340	—	"	—	"	28	54
—	—	1,210	—	"	—	"	26	82
—	—	2,600	—	"	—	"	28	60

figuren van de doorsneden waarin de metingen zijn gedaan.	lengte van den kop in mM.		de afstand van de snarepunt tot de plaats waar de metingen zijn gedaan. ± mM.	dikte van de epidermis van den ondersnavel in $\mu$ .					
				lateraal van de liplijst.	in de liplijst.	tussen de lippen de tandlijst in.	in de tandlijst.	mediaal van de tandlijst.	in de zijlijst.
<b>Gallinula chloropus.</b>									
—	9	—	—	—	ontbreekt	—	ontbreekt	—	ontbreekt
Fig. 3	12	0,600	—	—	"	28	40	24	"
Fig. 6	16	0,160	—	—	"	40	64	28	"
Fig. 7	—	0,600	—	—	"	42	52	22	"
—	—	0,950	—	—	"	36	40	28	"
—	26	0,600	144	156	"	76	204	58	"
—	—	3,120	—	—	"	32	72	44	"
Fig. 22	24	0,820	—	—	"	50	252	42	"
Fig. 23	—	2,560	—	—	"	52	102	48	"
—	—	3,900	—	—	"	48	68	62	"
<b>Sterna.</b>									
St. cantiaca.	9	0,850	—	—	ontbreekt	20	28	18	ontbreekt
—	11	0,850	—	—	"	20	28	20	"
St. hirundo.	16	0,580	—	—	"	36	60	40	"
—	—	1,500	—	—	"	26	48	24	"
<b>Haematopus ostralegus.</b>									
Fig. 29	15	0,360	—	—	ontbreekt	32	120	28	ontbreekt
Fig. 30	—	0,640	—	—	"	36	64	28	"
—	—	1,200	—	—	"	34	44	28	"
—	23	0,720	—	—	"	64	256	24	"
—	—	1,720	—	—	"	28	92	26	"
—	—	2,940	—	—	"	24	46	24	"
—	26	0,900	—	—	—	36	176	22	—
—	—	1,560	—	—	—	24	52	20	—

figuren van de doorsnedes waarin de metingen zijn gedaan.	lengte van den kop in mM.	de afstand van de snavelpunt tot de plaats waar de metingen zijn gedaan. ± mM.	dikte van de epidermis van den ondersnavel in $\mu$ .					
			lateraal van de liplijst.	in de liplijst.	tusschen de lip- en de tandlijst in.	in de tandlijst.	mediaal van de tandlijst.	in de zijlijst
<b>Oedinetus crepitans.</b>								
—	20	0,440	—	ontbreekt	32	220	20	ontbreekt
—	—	0,900	—	"	34	184	20	"
—	—	2,260	—	"	32	56	28	"
—	23	0,740	—	"	24	224	20	"
—	—	1,040	—	"	22	204	28	"
Fig. 35	—	1,120	—	"	20	180	20	"
—	—	2,760	—	"	22	44	18	"
—	28	0,740	—	"	62	352	40	"
Fig. 39	—	1,160	—	"	58	260	44	"
—	—	1,660	—	"	48	156	38	"
Fig. 41	—	2,300	—	"	36	88	36	"
—	—	2,760	—	"	32	68	34	"
<b>Numenius.</b>								
—	16	0,200	—	ontbreekt	28	96	24	ontbreekt
—	—	0,500	—	"	24	56	22	"
Fig. 45	—	0,620	—	"	24	44	20	"
—	19	0,300	—	"	—	ontbreekt	32	46
—	—	0,820	—	"	—	"	26	100
—	37	0,380	—	"	—	"	96	156
Fig. 46	—	0,760	—	"	—	"	76	168
—	—	1,820	—	"	—	"	68	140
<b>Limonsa aegocephala.</b>								
—	31	0,480	—	ontbreekt	—	ontbreekt	62	100
Fig. 48	—	0,840	—	"	—	"	50	120
—	—	1,960	—	"	—	"	34	82
—	30	0,460	—	"	—	"	28	60
—	—	1,200	—	"	—	"	34	60
—	—	1,800	—	"	—	"	32	52

## LITERATUR-OPGAVE.

---

1. J. BEARD, The nose and Jacobson's Organ. Zool. Jahrbücher, Bd. III 1889 p. 753.
2. BLANCHARD, Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. Comp. Rendu de l'académie de Paris. Tom. 50, 1860, Vol. I p. 540.
3. M. BRAUNN, Die Entwicklung des Wellenpapagei's. Arbeiten des zool. zoot. Institut. Würzburg. Bd. V 1876 p. 162.
4. BRONN's, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Vögel, von DR. HANS GADOW.
5. Mej. A. CARLSSON. Ueber die Schmelzleiste bei Sterna hirundo. Anat. Anzeiger, Bd. XII 1896 p. 72.
6. W. DAMES, Ueber Archaeopteryx. Berlin, 1884.
7. DAVIES, Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilde. Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889. p. 560.
8. R. FLEISCHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jacobson'schen Organ und zur Anatomie der Nase. Sitzungsberichte d. phys. med. Societät zu Erlangen, 1877, p. 8.
9. P. FRAISSE, Ueber Zähne bei Vögeln. Vortrag physik. med. Gesellsch. Würzburg, 1880.
10. — Ueber Zähne und Zahnpapillen bei Vögeln. Sitzungsberichte d. naturw. Ges. zu Leipzig 1881, 1 März, p. 16.
11. — Embryonale Federn in der Mundhöhle der Vögel. Zoolog. Anzeiger 1881, p. 310.
12. MAX FÜHRBRINGER, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik, Amsterdam, 1888.
13. E. G. GARDINER, Beiträge zur Kenntniss des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Inaug. Diss. Leipzig, 1884. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV p. 303.
14. G. B. HOWES, On the probable existence of a Jacobson's organ among the Crocodilia. Proc. Zool. Soc. London, Febr. 1891, p. 148.

15. O. CH. MARSH, A Monograph on the extinct Toothed Birds of North America. Washington, 1880.
  16. MÜLLER, Ueber eine eigenthümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. — Müller's Archiv. für Anatomie 1841. p. 329.
  17. NITZSCH-GIEBEL, Ueber die Nasendrüse. — Zeitschr. f. d. ges. Naturw. 1866 p. 180.
  18. W. K. PARKER, On Remnants or Vestiges of Amphibian and Reptilian Structures found in the Skull of Birds both Carinatae and Ratitae. — Proc. Roy. Soc. Vol. 43, 1888 p. 397.
  19. T. JEFFREY PARKER, Observations on the anatomy and development of Apteryx. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1891 Vol. B p. 25; 1892 Vol. B p. 73.
  20. — — Observations on the anatomy and development of Apteryx. — Proceedings of the Royal Society. 1888 Vol. 43 p. 391 and p. 482; 1890 Vol. 47 p. 454.
  21. CARL RÖSE, Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. — Anat. Anz. 1892 Bd. VII p. 748.
  22. — — Ueber die erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen. — Anat. Anz. 1893 Bd. VIII p. 29.
  23. — — Ueber das rudimentäre Jacobson'sche Organ der Crocodile und des Menschen. Anat. Anz. 1893, Bd. VIII p. 458.
  24. — — Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüsen von *Crocodylus porosus*. — Anat. Anz. 1893 Bd. VIII p. 745.
  25. B. ROSENSTADT, Ueber das Epiteichium des Hühnchens. — Archiv. f. mikr. Anat. 1897 Bd. 49.
  26. C. PH. SLUITER, Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. — Morphol. Jahrb. Bd. XX 1893.
  27. WEINLAND, On the armature of the lower bill of *Tringa pusilla*. — Proc. Essex. Institute. 1857 p. 115.
  28. — — On the Egg-tooth of the Snakes and Lizards. — Proc. Essex Institute. 1857.
  29. W. YARRELL, On the small horny appendage to the upper mandible in very young chickens. — Zool. Journal II 1826 p. 433.
-







## VERKLARING VAN PLAAT I.

<i>b</i> = basaal- en boven-	<i>o</i> = oepelopening
<i>kl</i> = kloofgat	<i>s</i> = schiedingsputhoed
<i>ep</i> = epitelium	<i>st</i> = stratum cuticulae
<i>ew</i> = eiwit	<i>st</i> = stratum Malpighii
<i>sk</i> = skivstreng	<i>st</i> = stratum granulosum
<i>ml</i> = melklijst	<i>t</i> = tandlijst
<i>ms</i> = mesofolium	<i>z</i> = zijlijst

Fig. 1. Frontale snede door den bovenaxel van Gallmispeltop (lengte van den kop 0.6 mM)  $\pm$  0.5 mM van de punt des snijvels verwyderd. Vergrooting 54 maal.

Fig. 2. Frontale snede door het laatste gedeelte van de tandlijst in den bovenaxel van Gallmispeltop (lengte van den kop 0.6 mM)  $\pm$  0.72 mM van de punt verwyderd.

1, 2 en 3 stellen de plaats des *st* voor, waar de metingen gedaan zijn.

Fig. 3. Frontale snede door de tandlijst van den bovenaxel bij Gallmispeltop (lengte van den kop 1.2 mM)  $\pm$  0.6 mM van de punt verwyderd.

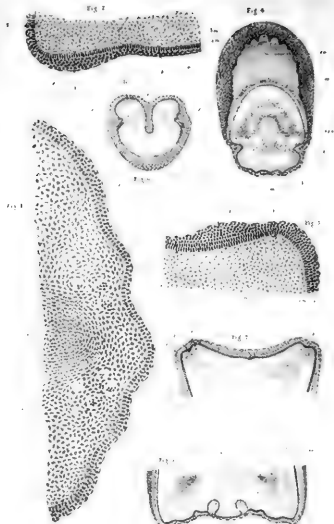
Fig. 4. Frontale snede door den bovenaxel van Gallmispeltop (lengte van den kop 1.6 mM)  $\pm$  0.44 mM van de punt verwyderd. Vergrooting 54 maal.

Fig. 5. Als vorigen maar 1.5 mM van den top verwyderd. Vergrooting 42 maal.

Fig. 6. Frontale snede door den bovenaxel van Gallmispeltop (lengte van den kop 1.6 mM)  $\pm$  0.6 mM van de punt verwyderd. Schiedingsputhoed en de cyathelijst, die overgebloeven is tot het egaalheid dat tusschen de beide mesofoliumstukken in heeft gezeten. Vergrooting 54 maal.

Fig. 7. Als de vorige maar  $\pm$  0.6 mM van de punt verwyderd. Vergrooting 54 maal.

1, 2 en 3 plaatsen, waar de metingen zijn gedaan.









## VERKLARING VAN PLAAT II.

<i>h</i> hoesvl.	<i>p</i> pupil
<i>z</i> zijten halm	<i>s</i> scheidingsgeptheel
<i>b</i> hoeswaaier	<i>c</i> stratum corneum
<i>l</i> lijflijst	<i>m</i> stratum Malpighii
<i>oo</i> ooglobijnst.	<i>p. n.</i> septum penaeusale
<i>max</i> maxillarium	<i>f</i> tandlijst
<i>u</i> opperlipje	<i>t</i> tandkleuf
	<i>z</i> zijlijst

Fig. 8. Frontale snede door den bovensnavel van *Galimula chloropus* (lengte van den kop 16  $\mu$ M) + 0,7  $\mu$ M van den kop verwijderd. Vergrooting 53 maal.

1, 2, 3, 4 en 5 geven de plaatsen aan, waar de dikte van de epidermis gemeten is. In de tandlijsten komen sleuven — de tand-sleuven — voor.

Fig. 9. Frontale snede door den bovensnavel van *Galimula chloropus* (lengte van den kop 29  $\mu$ M)  $\pm$  0,5  $\mu$ M van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal.

Fig. 10. als vooren, maar  $\pm$  0,14  $\mu$ M van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal.

Fig. 11. als vooren, maar  $\pm$  0,2  $\mu$ M van de punt verwijderd. Het scheidingsgeptheel is de middellijst overgebleven. Vergrooting 42 maal.

Fig. 12. als vooren, maar  $\pm$  0,86  $\mu$ M van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal.

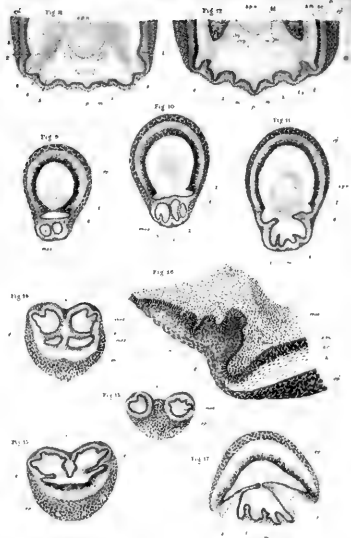
Fig. 13. Frontale snede door den ondersnavel van *Galimula chloropus* (lengte van den kop 26  $\mu$ M)  $\pm$  0,1  $\mu$ M van de punt verwijderd. Tusschen de beide muskermestakken is het zijptheel en 1/2 epitracheum, waarvan zich halven vertonen, gelegen. Vergrooting 42 maal.

Fig. 14. als vooren, maar  $\pm$  0,18  $\mu$ M van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal.

Fig. 15. als vooren, maar  $\pm$  0,25  $\mu$ M van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal.

Fig. 16. Frontale snede door de tandlijst in den bovensnavel van *Galimula chloropus* (lengte van den kop 26  $\mu$ M)  $\pm$  0,86  $\mu$ M van de punt verwijderd. In de tandlijst komen neeroorminstulpingen voor. Vergrooting 174 maal.

Fig. 17. Frontale snede door den bovensnavel van *Galimula chloropus* (lengte van den kop 25  $\mu$ M)  $\pm$  0,25  $\mu$ M van de punt verwijderd. In de tandlijst is het epitracheum uitgevallen. Vergrooting 51 maal.



















## VELKLARING VAN PLaat IV.

<i>ep</i> epitrichium	<i>o</i> opperlaagje
<i>sw</i> sward	<i>p</i> pijl
<i>k</i> <i>q</i> klieropening	<i>s</i> stratum corneum
<i>f</i> tandplaat	<i>a</i> <i>m</i> stratum Malpighii
<i>m</i> middenlaagje	<i>s</i> <i>p</i> <i>m</i> septum prae-nasale
	<i>t</i> tandplaat

Fig. 26. Staggats snede door de aperties van den bevensnavel in den lek van *Gallinula chloropus* (lange van den kop 15 n.M.) van de zijde. In naar de punt getrokken, a later de zijde die naar den scheitel gericht is.

Fig. 27. Staggats snede door den ondersnavel van *Gallinula chloropus* (lange van den kop 22 n.M.). Vergrooting 40 maal.

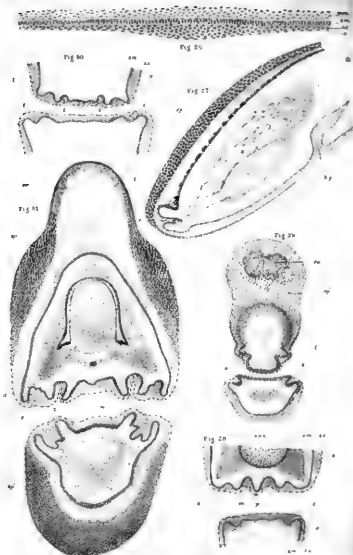
Fig. 28. Frontale snede door den boven- en ondersnavel van *Sterna hirsuta* (lange van den kop 16 n.M.)  $\pm$  0.4 n.M. van de punt verwijderd. Vergrooting 32 maal.

Fig. 29. Frontale snede door den boven- en ondersnavel van *Himantopus ostralegus* (lange van den kop 15 n.M.)  $\pm$  0.28 n.M. van de punt verwijderd. In de tandplaat verkipt een steel. Vergrooting 54 maal.

Fig. 30. Als Fig. 29, maar  $\pm$  0.70 n.M. van de punt verwijderd. Vergrooting 32 maal.

Fig. 31. Frontale snede door den boven- en den ondersnavel van *Himantopus ostralegus* (lange van den kop 23 n.M.)  $\pm$  1.15 n.M. van de punt des bevensnavels verwijderd. Vergrooting 54 maal.

In het waaier van de tandplaten van den ondersnavel komen eikels buiten voor.











## VERKLARING VAN PLAAT V.

<i>b</i> bloedvat	<i>M</i> & <i>M</i> Me. ketsch, kraakbeen
<i>ep</i> epitrichium	<i>p</i> papil
<i>ep</i> epitrichium dat geen klein-stel opneemt	<i>s</i> & <i>stratum</i> Malpighi
<i>en</i> , eiwat	<i>s</i> & <i>p</i> <i>n</i> septum prae nasale
<i>h</i> & <i>v</i> harscheeh	<i>t</i> tan-lijst
<i>k</i> & <i>r</i> kaakrand	<i>z</i> zijlijst
<i>m</i> , middenlijst	

Fig. 32 Frontale snede door den bovennavel van *Hemiatopus ostralegus* (lengte van den kop 23 mM)  $\pm$  2,2 mM van de punt verwijderd *p* een papil die achterwaarts gebogen, en daardoor geheel afgesnoord is. Vergrooting 42 maal

Fig. 33 Frontale snede door den boven- en ben-ben-nasale van *Hemiatopus ostralegus* (lengte van den kop 23 mM)  $\pm$  2,33 mM van de punt verwijderd. De tandlijsten zijn los verstreken, en tusschen zijn de zijlijsten loebter naar de kanten toe komen te liggen, direct tegen de uitgezwaarde kraakbeenen. Vergrooting 40 maal

Fig. 34 Frontale snede door den bovennavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 24 mM)  $\pm$  0,79 mM van de punt verwijderd. De middenlijsten verzamelen los door 'verdwijnen der papil tot een geheel. Vergrooting 51 maal

Fig. 35 Frontale snede door den ondersnavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 23 mM)  $\pm$  1,12 mM van de punt verwijderd. In het epitrichium van de tandlijst komen evenals in de figuren 38 en 39 hollen voor. Vergrooting 42 maal

Fig. 36 Frontale snede door den bovennavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 24 mM)  $\pm$  2,1 mM van de punt verwijderd. Vergrooting 32 maal

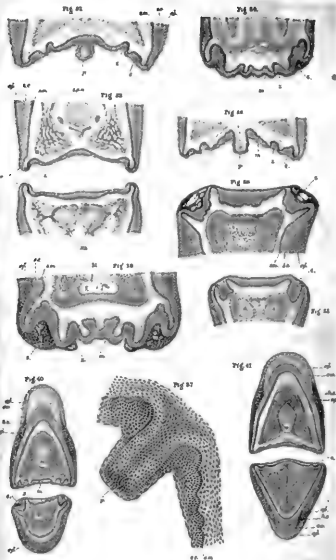
Fig. 37 De papil van de vorige figuur sterk vergroot. In de middenlijsten komen mesodermuitstulpingen voor

Fig. 38 Frontale snede door den bovennavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 28 mM)  $\pm$  1,25 mM van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal

Fig. 39 Frontale snede door den ondersnavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 28 mM)  $\pm$  1,16 mM van de punt verwijderd. Vergrooting 42 maal

Fig. 40 Frontale snede door den boven- en den ondernavel van *Oedememus crepitans* (lengte van den kop 28 mM)  $\pm$  2,52 mM van de punt der bovennavels verwijderd. Een gedeelte van het epitrichium laat zich niet meer kleuren

Fig. 41 als figuur 40 maar  $\pm$  3,92 mM van de punt der bovennavels verwijderd





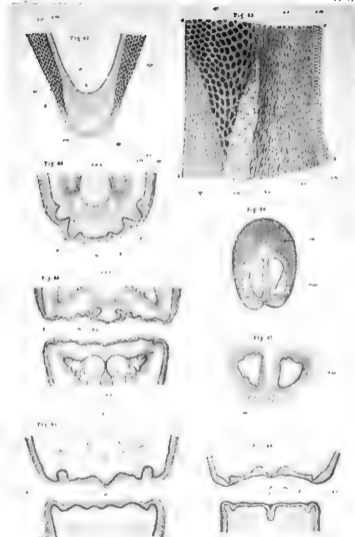




## VERKLARING VAN PLAAT VI.

ll	lindesvat	M k	Mekebel kraaktoon
op	oprijpluim	o	oppervlakte
ep	epitelium dat grenst	p	plafond
	af de stolslijmvlies	s	selingsepitheel
wt	wat	st	statische toename
h	hemischob	sm	statische Maagru
k	keekratel	p	oprijpluim, paranasal
s	skroefring	t	tandhst
l	lipje	z	zijkp
m	midlipje		

- Fig. 42 Frontale snede door de gewort van den indersnavel van *Udmania* vervoerd van de keekratel van den kop (28 mM) op een hooft hoogte als in fig. 40. Vergroting 12 maal.
- Fig. 43 Hetzelfde specimen van de gewort van de gewort van den stek vervoerd.
- Fig. 44 Frontale snede door den bovensnavel van *Nannulus* vervoerd van den kop (6 mM  $\pm$  0.78 mM) van de punt vervoerd. In de tandhst (s) en oprijpluim (p) van den kop. Vergroting 12 maal.
- Fig. 45 Frontale snede door den bovensnavel den indersnavel van *Nannulus* vervoerd van den kop (6 mM  $\pm$  1.16 mM) van de punt des bovensnavels vervoerd. Vergroting 12 maal.
- Fig. 46 Frontale snede door den bovensnavel den indersnavel van *Nannulus* vervoerd van den kop (5 mM  $\pm$  1.74 mM) van de punt des bovensnavels vervoerd. Vergroting 90 maal.
- Fig. 47 Frontale snede door den indersnavel van *Nannulus* vervoerd van den kop (2 mM  $\pm$  0.24 mM) van de punt vervoerd. De indersnavel was nog niet naar voren gespleten, en de beide delen warden in deze figuur als een geheel (m) vervoerd. Vergroting 12 maal.
- Fig. 48 Frontale snede door den bovensnavel en indersnavel van *Linnosa* vervoerd van den kop (2 mM  $\pm$  2.52 mM) van de punt des bovensnavels vervoerd. In de vervoerd oprijpluim (p) en oprijpluim (p) van de punt des bovensnavels vervoerd. Vergroting 10 maal.
- Fig. 49 Frontale snede door den bovensnavel van *Linnosa* vervoerd van den kop (11 mM  $\pm$  0.24 mM) van de punt vervoerd. Het oprijpluim vervoerd het mekebel (s) van de helft van de delen vervoerd. Vergroting 10 maal.















STELLINGEN.



## STELLINGEN.

### I.

Bij vele soorten van vogels komen rudimentaire tandlijsten voor.

### II.

De tandlijsten, die bij verschillende soorten van vogels voorkomen, kunnen tot de vorming der scherpe snavelranden medewerken.

### III.

De glandula nasalis mondt bij vogels niet met 2, maar met 4 buizen in de neusholte uit.

### IV.

Het is onjuist te beweren, dat de eiwrat slechts voorkomt bij dieren wier eieren eene harde kalkschaal hebben, en dat

de eitand daarentegen slechts zou voorkomen bij die dieren, die eieren leggen met eene lederachtige schaal.

V.

Niet alleen aan den bovensnavel maar ook aan den ondersnavel komt bij verschillende soorten van vogels een eiwrat voor.

VI.

Verkeerd is het, het opperhuidje tot het epitrichium te rekenen.

VII.

De mensch is van nature phytophaag en wel voornamelijk frugivoor.

VIII.

De huidspieren der gewervelde dieren moeten beschouwd worden als rudimenten van de huidspierzak der ongewervelde dieren.

IX.

De molaren zijn te beschouwen als melktanden.

X.

Het is waarschijnlijk, dat bij vogels een rudiment van een Jacobsonsch orgaan aanwezig is.



XI.

Het valt niet te loochenen, dat Archegonie bestaat of bestaan heeft.

XII.

De gemeenschappelijke stamvorm der Metazoën is niet de gastraea.

XIII.

Ter verklaring van de bipolariteit der zeedieren mag men niet aannemen, dat zij sedert 't tertiaire tijdperk denzelfden ontwikkelingsgang hebben doorgemaakt.

XIV.

Eozoon canadense is van organischen, niet van anorganischen aard.

XV.

Het vraagstuk of Eozoon canadense van organischen dan wel van anorganischen aard is, is van weinig belang.

XVI.

De Euphorbiaceae mogen niet onder den naam van Tricoccae tot één orde vereenigd worden met de Buxaceae, Empetraceae of Callitrichaceae.

XVII.

De Gnetaceae vormen een reeks gelijkwaardig met die der Gymnospermae en Angiospermae.

XVIII.

De antipoden in den embryozak der Angiospermae moeten niet als een rudimentair archegonium maar als een gereduceerd prothallium beschouwd worden.

## CORRIGENDA.

---

- bladz. 18 *regel* 3 van boven *staat* denzelfde . *lees* derzelfde  
" 27 " 1 van onderen " ttoersnd . " terstond  
" 27 " 19 van boven " (t fig. 16) . moet vervallen  
" 54 " 3 van onderen " Fig. 33 36 en 38 *lees* Fig. 34, 35, 36 en 38  
" 61 " 19 van onderen " ten . . . *lees* ter
-





