

1885.

ED STATES NATIONAL

HUBRECHT, A. A. W.

MUSEUM LIBRARY.

Ontwikkelingsgeschiedenis

van *Lineus obscurus* Barrois.

Utrecht. 1885.

qOL  
391  
N6H87  
1885  
Invert.  
Zool.

1885



18/4

PROEVE

EENER

ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS

VAN

LINEUS OBSCURUS BARROIS

DOOR

DR. A. A. W. HUBRECHT

PRIJSVERHANDELING MET GOUD BEKROOND

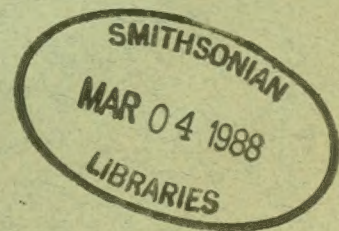
EN

UITGEGEVEN DOOR HET

PROVINCIAAL UTRECHTSCH GENOOTSCHAP

VAN

KUNSTEN EN WETENSCHAPPEN



UTRECHT — J. W. LEEFLANG — 1885







294  
391  
N6H87  
1885  
Invert. zool.

# PROEVE

EENER

ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS

VAN

LINEUS OBSCURUS BARROIS

DOOR

DR. A. A. W. HUBRECHT

PRIJSVERHANDELING MET GOUD BEKROOND

EN

UITGEGEVEN DOOR HET

PROVINCIAAL UTRECHTSCH GENOOTSCHAP

VAN

KUNSTEN EN WETENSCHAPPEN



UTRECHT — J. W. LEEFLANG — 1885



# BEANTWOORDING

DER

## PRIJSVRAAG:

„EEN ONDERZOEK DER ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS VAN EENE OF MEER SOORTEN UIT DE AFDEELING DER ONGEWERVELDE DIEREN. WAARVAN DE ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS NOG ONBEKEND IS, VERGEZELD VAN DE TER VERDUIDELIJKING VAN DEN TEKST GEVORDERDE AFBEELDINGEN.”

ONDER DE ZINSPREUK:

*Irrthum verlässt uns nie, doch ziehet ein hoher Bedürfniss  
Immer den strebenden Geist leise zur Wahrheit hinan.*

(GOETHE.)

AAN WELKE

DOOR HET PROVINCIAAL UTRECHTSCH GENOOTSCHAP

VAN

KUNSTEN EN WETENSCHAPPEN

op den 30<sup>sten</sup> Juni 1885

DE GOUDEN EEREPRIJS

IS TOEGEWEEZEN.



# PROEVE

EENER

## ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS

VAN

### LINEUS OBSCURUS.



Lineus obscurus is eene Nemertine, die aan de Nederlandsche kusten wordt aangetroffen, althans te West-Kapelle.

Zij is geslachtsrijp van Maart tot Mei, bij uitzondering werden somtijds rijpe geslachtsproducten, geschikt tot kunstmatige bevruchting, in Augustus aangetroffen.

De eieren worden gelegd in geleachtige snoeren en onder steenen gedeponeerd. Binnen deze snoeren bevinden zich de eieren in fleschvormige zakjes en wel telkens ten getale van drie tot zes — zelden meer — voor ieder zakje.

Ieder dezer fleschvormige holten bevat den inhoud van ééne geslachtsklier. Afwisselend bevinden de geslachtsklieren zich tusschen de zijdelingsche darmblindzakken, terwijl zij allen eene eigene opening naar buiten hebben. Gezamenlijk vormen deze openingen, die bij het geslachtsrijpe dier met het ongewapend oog ter nauwernood waarneembaar zijn, éen dubbele rij links en rechts van de middellijn. De bevruchting vindt plaats vóór of gedurende de eierlegging: men vindt althans zeer dikwijls het eierleggende dier omvlochten door een tweede van tegengestelde sexe. BARROIS en VAN BENEDEN hebben ditzelfde bevruchtingsproces reeds bestudeerd.

De belangrijke verschijnselen die zich bij de bevruchting, alsmede bij de uitstooting der richtingsblaasjes uit het ei, voordoen, werden bij deze zeer ondoorzichtige eieren niet nader onderzocht.

De klieving werd in bijzonderheden nagegaan en niet alleen de verschillende stadiën van 4, 8, 16 en meer veelvouden van klievingsbollen waargenomen, maar deze werden geconserveerd en daarvan microscopische doorsneden vervaardigd (fig. 1—6). Het blijkt daaruit, dat eene centrale segmentatieholte reeds aanwezig is, wanneer nog slechts acht klievingsbollen gevormd zijn. Deze holte is zoowel hier als in de volgende stadiën — bij welken zij in grootte is toegenomen — met een exsudaat opgevuld, dat met kleurstoffen een bleeke tint aanneemt. Kort voordat de afplatting, die aan de gastrula-vorming voorafgaat, intreedt, werden van het blastula-stadium op nieuw doorsneden vervaardigd en bleek het dat op de grootste doorsnede 20 à 22 cellen de klievingsholte naar buiten begrenzen. Wanneer de genoemde afplatting is ingetreden is dit cijfer tot 27 à 30 gestegen.

Is deze afplatting eene werkelijke indeuking geworden en het gastrula-stadium dus onmiskenbaar, al is de blastoporus nog buitengemeen wijd, dan vindt men er 50 à 60. De hypoblastcellen zijn reeds tijdens de afplatting van de eene zijde der blastula door hare grootere afmetingen van de epiblastcellen onderscheiden, de hoogte der eersten wordt gaandeweg het twee- of drievoudige van die der laatsten.

Het is van dit stadium af dat de jonge Lineus-larven meer onze bijzondere aandacht verdienen. Immers al hetgeen wij tot hiertoe vermeld hebben, komt grootendeels overeen met hetgeen omtrent de ontwikkeling van deze zelfde Nemertinensoort door BARROIS, in zijne *Recherches sur l'embryologie des Némertes*, in 1877 werd medegedeeld. Ook de verdere gang der ontwikkeling werd door hem bestudeerd, zij het dan ook uitsluitend aan optische doorsneden van doorzichtig gemaakte larven.

Die methode blijkt echter ten eenenmale onvoldoende om de belangrijke bijzonderheden van den verderen ontwikkelingsgang met eenige mate van nauwkeurigheid te leeren kennen. Immers de resultaten van het onderzoek, dat in de volgende bladzijden beschreven wordt, zijn op de meeste belangrijke punten met die van BARROIS in strijd, terwijl zij vele andere punten, door BARROIS onaangeroerd, vaststellen.

Met nadruk moet er echter hier op gewezen worden, dat juist voor de kennis van den uitwendigen vorm der Lineus-larven, waarmede wij ons hier gaan bezighouden, de afbeeldingen en beschrijvingen van BARROIS blijvende waarde bezitten. Over de plaats van oorsprong en de wijze van ontstaan der voornaamste organen kan echter alleen met afdoende nauwkeurigheid geoordeeld worden, wanneer men geheele reeksen van werkelijke doorsneden door de verschillende larvenstadiën ten allen tijde ter zijner beschikking heeft.

Zoodanige doorsneden werden door mij met behulp van JUNG'S en van CALDWELL'S automatische microtoom ten getale van meerdere duizenden vervaardigd en blijven ter latere contrôle in canadabalsem ook voor de toekomst bewaard. Naar deze preparaten zijn de teekeningen ontworpen, die deze verhandeling vergezellen, en die allen met de camera lucida zijn geschetst.

Eénkele aanwijzingen hoe de larven het best te prepareeren en te snijden zijn, mogen wellicht te dezer plaatse niet ontbreken.

De grootste moeielijkheid bij die preparatie doet zich reeds dadelijk vóór in het eerste begin. Het bevrijden toch van de eieren of larven uit het fleischvormig omhulsel

en uit de gelei, die hen omgeeft, gaat met belangrijke bezwaren gepaard. De geleiachtige eiersnoeren kan men met de schaar in kleine stukken verdeelen en dan met naalden (en met geduld!) de fleschvormige zakjes daaruit bevrijden. Nu moeten echter deze laatsten geopend worden, om daaruit de larven vrij te maken. De gladde, ronde vorm en de belangrijke elasticiteit van de uitwendige omhulling maakt dit tot een zeer tijdroovend werk, dat toch alleen met behulp van een paar scherp gepunte naalden tot een goed einde kan gebracht worden. Zoodra men er in geslaagd is een kleine breuk in den wand van het fleschvormig hulsel te maken, komen de eieren of larven daaruit van zelf te voorschijn en kunnen nu verder door middel van een pipet in de verschillende conservatie-vloeistoffen worden overgebracht. Pogingen door mij aangewend om deze wijdoopige en tijdroovende manipulatie te vereenvoudigen door de larven te conserveeren, te kleuren en te snijden, te samen met hun fleschvormig omhulsel, of zelfs met de geleisnoeren, waarin deze worden aangetroffen, zijn steeds ten eenenmale mislukt. Bovendien kunnen de doorsneden op die wijze tijdens het snijden niet zóó getroffen worden, dat zij volgens een bepaalde as gericht zijn: men moet ze nemen zooals ze toevallig in het slijm zijn gelegen en de reconstructie der beelden tot één geheel, gaat op die wijze met nog grooter moeilijkheden gepaard dan gewoonlijk reeds het geval is.

Als het beste conservatie-middel voor deze  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  mm. groote Lineus-larven leerde ik na verschillende vergelijkende proefnemingen het sublimaat kennen. Meer dan pikrin-zwavelzuur en meer zelfs dan osmiumzuur bewaart het den vorm en den inhoud der cellen op de scherpste en duidelijkste wijze. Vooral de inhoud en de kern der groote hypoblastcellen, die in de osmiumzuur-preparaten in het geheel niet meer te onderkennen waren, laten zich in sublimaat-preparaten voortreffelijk bestudeeren. De larven worden onmiddellijk na hunne bevrijding in eene verzadigde oplossing van sublimaat in 2% keukenzout gebracht, blijven daarin 15 à 30 minuten, worden dan met de pipet overgebracht in zoutoplossing van gelijke sterkte maar zonder sublimaat, worden hierin vijf en in gedestilleerd water vervolgens twee minuten uitgewasschen, om dan achtereenvolgens in alcohol van 30, 70 en 90% gebracht en in dit laatste blijvend geconserveerd te worden. Zij worden gekleurd met pikrocarmijn ( $\frac{1}{2}$  uur—3 uren), en na behandeling met alcoh. absol. en terpentijn in harde paraffin ingebed.

Om bij die inbedding de larven zóó te kunnen richten, dat volgens eene willekeurige as gesneden werd, volgde ik de methode die HATSCHKE (Arbeiten a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. IV, pag. 11) voor Amphioxus heeft aangegeven, bedde dus iedere larve eerst in een dun plaatje paraffin op glas, bepaalde dan met de loupe de hoofdas, sneed volgens deze een vierkant stukje van de paraffin, waarin zich de larve bevond, en maakte hiervan óf direct doorsneden, óf bedde het op de gewone wijze in een grooter stuk paraffin, dat nu volgens de bekende methode gesneden werd.

De doorsneden blijven tijdens het snijden in lintvorm te samen hangen; vóór het uitwasschen der paraffin worden zij op de bekende wijze op het voorwerp-glas vastgeplakt en aldus de onafgebroken serie, die gelegenheid geeft het gesneden voorwerp wederom in zijn geheel te reconstrueeren, verkregen.

Eerst in deze laatste phase, wanneer de doorsneden in canadabalsem en onder dekglas gebracht zijn, is het mogelijk over hun juisten conservatie-toestand, over den aard der kleuring en in vele gevallen zelfs eerst over den ouderdom van de larve een oordeel te vellen. Het behoeft dus geen betoog, dat van iedere honderd doorsneden in dit stadium, telkens een niet onbelangrijk procentgehalte minder bruikbaar bleek, door oorzaken die meestal aan de contrôle ontsnappen.

Door langdurig voortgezette herhaling van dezelfde werkzaamheden, gelukte het echter ten slotte van alle stadiën doorsneden te verkrijgen, die voor afbeelding geschikt waren — waartoe steeds van de camera-lucida gebruik gemaakt werd — en die, te zamen genomen, ons een betrouwbaar beeld geven van de verschillende ontwikkelingstrappen, die zoowel de larve als de verschillende onderdeelen, waaruit later het volwassen dier bestaat, tijdens het ontogenetisch proces doorloopen.

Achtereenvolgens zal ik die verschillende ontwikkelingstrappen in hunne natuurlijke volgorde beschrijven en deze beschrijving zooveel mogelijk met afbeeldingen ophelderen.

Daarbij zal ik bespreken:

- a. het primaire epiblast en zijne derivaten;
- b. het hypoblast vóór de afstrooping der primaire larvenhuid;
- c. het mesoblast;
- d. verdere verschijnselen van ontwikkeling en groei na het vrijworden der larve.

#### a. het primaire epiblast en zijne derivaten.

Wij verlieten zoeven de gastrula, terwijl zij nog door eene wijde opening met de buitenwereld in gemeenschap staat (fig. 5) en nu wij tot haar terugkeeren, vinden wij, dat deze opening zich begint te vernauwen. Maar daarnevens treffen wij, wanneer wij doorsneden in zuiver mediane richting nauwkeurig onderzoeken, verschijnselen aan van weefsel-differentiatie in het buitenste kiemblad (fig. 16, 17, 19) die wij in dit stadium nog nauwelijks verwacht hadden. Op een viertal plekken (dwarse en overlangsche doorsneden vertoonen daarvan natuurlijk nooit meer dan twee gelijktijdig) zien wij, dat de kubische cellen waaruit het epiblast is opgebouwd, verdeelingen in de lengte ondergaan en dat bedoelde plekken (ep.) dus op doorsneden uit meer cylinder- of pallsadenvormige cellen blijken te bestaan. Dwarsdeeling van deze cellen evenwijdig aan het buitenste grensvlak van het epiblast werd nooit aangetroffen, eene bijzonderheid, die hier afzonderlijk vermeld wordt, omdat, zooals wij dadelijk zien zullen, zoodanige deeling eene belangrijke rol speelt in andere gedeelten van het primaire epiblast. Ik mag van primair epiblast spreken omdat, zooals bekend is, de *Lineus*-larve — zoogen. Desor'sche larve — dezen buitensten celwand op zekeren leeftijd verliest, evenals het pilidium zijn hoedvormig buitenhulsel afstroopt, en er vooraf daaronder een nieuw secundair epiblast moet gevormd zijn. Van de vorming van dit nieuwe epiblast — de onderzoekingen van METSCHNIKOFF, BÜTSCHLI, BARROIS e. a. leerden het ons reeds — meende men dat het optreden van instulpingen van het primaire epiblast de eerste phase was.

Daargelaten in hoeverre men het verschijnsel bij *Lineus* eene instulping noemen mag, blijkt het thans, dat aan die instulping nog een vroeger verschijnsel voorafgaat en wel de lokale weefsel-differentiatie in het primaire epiblast, die geheel onmiskenbaar is en die ons de boven beschreven cylinder-cellen doet waarnemen, voordat nog eenigerlei verschil van niveau in het buitenste kiemblad de verschijnselen, die volgen zullen, voorspelt. Die verschijnselen werden door BARROIS beschreven, niet naar doorsneden, maar naar doorschijnend gemaakte larven en de talrijke doorsneden door dit stadium die mij thans ten dienste staan, bewijzen, dat, wat de eerste vorming van deze zoogen. schijven (disques) van secundair epiblast betreft, de waarnemingen van dien onderzoeker volkomen vertrouwen verdienen. Ook mij bleek het, dat, wanneer de schijnbare instulping der schijven een aanvang neemt, het omliggende primaire epiblast zich niet langer onmiddellijk aan dit tot cylinder-cellen gemodificeerde gedeelte aansluit, maar dat daarenboven aan den rand eene woekering van het primaire epiblast de uit pallisaden-cellen bestaande schijf overkapt. Dit verschijnsel zal nader opgehelderd worden door de figuren 20—23. Men zal zien dat er werkelijk overeenkomst is tusschen deze en de figuren waarmede BARROIS zijne waarnemingen omtrent dit verschijnsel toelichtte (21, pl. I. fig. 16—18). Ook BARROIS spreekt van eene aangroeiing van de omgevende randen waardoor de «disques» naar binnen gestulpt worden, zonder dat het verschijnsel eene werkelijke locale «instulping» van het primaire epiblast mag genoemd worden. Hij zegt (l. c. p. 38): «D'abord largement ouvertes ces dépressions ne tardent pas à être recouvertes par l'accroissement des bords qui les limitent; les portions d'exoderme qui constituaient le fond de ces dépressions se trouvent ainsi refoulées «dans l'intérieur de l'oeuf où elle constituent quatre lames cellulaires dont nous suivrons tout-à-l'heure la destinée.»

Terecht vergelijkt BARROIS dit proces met wat reeds LEUCKART en PAGENSTECHER, METSCHNIKOFF en BÜTSCHLI ons hadden medegedeeld omtrent de vorming van vier instulpingen van den wand der *Pilidium*-larve van andere Nemertinen-species; instulpingen die om den larvendarm heen het materiaal leveren, waaruit grootendeels het lichaam der jonge Nemertine wordt opgebouwd, die binnen het *pilidium*-omhulsel tot ontwikkeling komt en daarna dit hulsel afstroopt.

BARROIS zegt dienaangaande: «Tout cela se rapporte beaucoup, au premier coup «d'oeil, de la formation des quatre poches latérales du *Pilidium* par invagination. Néanmoins le processus que nous rencontrons chez le *Lineus* s'écarte de l'invagination proprement dite d'une manière assez importante pour qu'il soit nécessaire d'y insister ici avec quelques détails. Dans l'invagination véritable le pourtour, d'abord largement ouvert, «de la dépression primitive se rétrécit ensuite avec régularité par le simple rapprochement «des bords de cette dépression; sur toute la circonférence de cette dernière, l'exoderme se «soulève en constituant un bourrelet saillant, composé de deux lames cellulaires adossées «l'une à l'autre. C'est par le développement centripète de ce bourrelet saillant que «s'effectue la fermeture de l'ouverture d'invagination; chacune des deux lames cellulaires, «qui le constituent devient, après cette fermeture, un feuillet continu qui s'étend sans «interruption au-dessus de ce qui était auparavant le fond de la dépression: le feuillet

«supérieur vient former la continuation de l'exoderme au-dessous de la vésicule invaginée, «l'inférieur constitue la paroi supérieure de cette vésicule, la portion qui, chez le Pilidium, «formera l'amnios.»

De laatste regels geven eene nadere toelichting op hetgeen hierboven door mij werd aangevoerd, om het verschil duidelijk te maken tusschen eene werkelijke instulping en de vormingswijze der «schijven» bij Lineus.

Ik mag hier de aandacht vestigen op een gelijksoortig voorbeeld aan de ontwikkelingsgeschiedenis der gewervelde dieren ontleend. Terwijl bij zeer velen van dezen het medullair-kanaal bij zijn eerste optreden eene groeve is, waarvan de randen tot elkander naderen, en, vergroeiende, de bovenwand: de buitenhuid en de benedenwand: het dak van het medullair-kanaal wordt, heeft HATSCHKEK ons in de ontwikkeling van Amphioxus aangetoond, dat de vorming van de medullair-plaat tot een kanaal eerst later optreedt en dat de randen van het epiblast, die aan deze medullair-plaat grenzen, van weerszijden over die plaat heenschuiven, om elkaar daarna in het midden, boven de medullair-plaat te ontmoeten. De instulping van de «schijven» bij het pilidium is onmiddellijk vergelijkbaar met de eerst beschreven vormingswijze van het medullair-kanaal; hunne wijze van ontstaan in de Desor'sche larve van Lineus komt daarentegen overeen met het zoeven beschreven verschijnsel, dat zich boven de medullair-plaat van Amphioxus vertoont.

Hebben wij dus thans het ontwikkelingsstadium bereikt, waarbij zich binnen de gastrula, onder gelijktijdige vernauwing van den blastoporus, vier platen bevinden *die ieder uit niet meer dan een enkele laag cellen* bestaan en waarvan de voorste, die wij de kopplaten zullen noemen met hun zwaartepunt eerder iets boven, de achterste, de buikplaten met datzelfde punt onder het horizontale deelvlak van de larve gelegen zijn (cf. fig. 45 en 51) en hebben wij in de beschrijving van de processen, volgens welke dit alles geschiedt, tot nu toe vrij volledig overeengestemd met de resultaten van BARROIS' onderzoek, zoo houdt die overeenstemming thans op en behoeven de verdere uitkomsten van dien vlijtigen en volhardenden onderzoeker aanvulling en wijziging. Aanvulling in hoofdzaak, waar het verdere proliferatie- en delaminatie-processen in hypo- en epiblast betreft; wijziging vooral, waar het de beschrijving geldt van de vorming van het middelste kiemblad.

Het kan ons niet verwonderen, dat een zoo nauwkeurige waarnemer als BARROIS in zijne opvatting van de nu volgende ontwikkelingsphases gefaald heeft, wanneer wij bedenken hoe de nieuwere techniek ons in staat stelt om op de straks beschreven wijze het inwendig maaksel der larve op veel meer afdoende wijze te leeren kennen, dan de toenmaals bijkans nog uitsluitend en ook door BARROIS gevolgde methode van onderzoek, waarbij men de gekleurde en doorzichtig gemaakte larven *in toto* onder het mikroskoop bracht en zich voor het beoordeelen van de verschijnselen, die daar binnen plaats vonden, met zoogen. optische doorsneden moest tevreden stellen. Trouwens BARROIS erkent dit zelf — met name van de thans volgende ontwikkelingsphases — waar hij op verschillende plaatsen in zijne verhandeling van de volgende volzinnen gebruik maakt: «La destinée «ultérieure de ces rudiments [de pas gevormde schijven] est assez difficile à suivre». . . . «Les divers processus . . . ne peuvent se suivre ici qu'avec les plus grandes difficultés. Il

«est difficile de suivre leur accroissement [des disques] en largeur; vues de face à travers «l'exoderme, tandis qu'elles se projettent sur le fond opaque constitué par l'oesophage, les «lames cellulaires, qui constituent ces disques sont à peine visibles, et ce n'est qu'avec «la plus grande persévérance qu'on peut arriver à distinguer leurs limites. . . . Les disques «postérieurs sont, même en ce qui concerne leur simple constatation, extrêmement difficiles «à apercevoir.»

Mijne bedoeling met de aanhaling van deze volzinnen is, duidelijk in het licht te stellen, dat, zoo de volgende onderzoekingen tot andere resultaten voeren, dan die van BARROIS, deze geleerde herhaaldelijk doet uitkomen, hoezeer de door hem gevolgde methode aan scherpte te kort schiet en ons zodoende, tegelijk met zijne waarnemingen, de verontschuldiging voor hetgeen daarin onjuist mocht wezen aan de hand doet.

Thans keeren wij terug tot het primair epiblast van de gastrula, terwijl daarin op vier plaatsen de bovenbeschrevene weefselverandering optreedt, die wij als eerste uitgangspunt voor de vorming der «schijven» van secundair epiblast leerden kennen. Wij bemerken dan op doorsneden, dat ook op andere punten weefselverandering in dit celblad valt waar te nemen, weefselverandering, die hierop neerkomt, dat vele cellen duidelijk dwarsdeeling vertoonen, en die dus, waar meerdere aangrenzende cellen tegelijkertijd (fig. 23 tot 26) datzelfde lot ondergaan, bepaaldelijk met eene delaminatie zou kunnen vergeleken worden. Van bepaalde samenhangende delaminatie is intusschen alleen sprake aan de rugzijde van de larve (de aborale zijde) en wel in het gedeelte, dat achterwaarts van den mond gelegen is. Hier ontstaat een bepaald samenhangend celblad (fig. 23 en 26, *ds*), eene laag secundair epiblast; na eenigen tijd wordt eene tusschenruimte tusschen dit blad en het daarboven liggende primaire epiblast zichtbaar, waarmede het alleen nog langs de randen samenhangt en wij hebben thans zoowel op dwarse als overlangsche doorsneden (fig. 29 en 30), een celblad voor ons, dat *geheel gelijkwaardig is* aan de vier celbladen die wij de kop- en buikplaten genoemd hebben en waarvoor wij den naam rugplaat voorstellen. Het verschil tusschen de vier eersten en de laatste is alleen dit, dat terwijl deze door directe delaminatie uit het primair epiblast te voorschijn treedt, genen door het boven beschreven proces te voorschijn kwamen. Ook is van deze vijf de rugplaat degene, die het laatst verschijnt, nadat de anderen reeds duidelijk afgezonderd zijn. Is zij eenmaal opgetreden, dan worden ook in de rugplaat de cellen spoedig palissadenvormig en kleuren zich hare kernen sterker met picrocarmijn (fig. 30). De aanwezigheid van deze rugplaat, die, zooals wij verderop zien zullen, ten slotte met de kop- en buikplaten tot den lichaamswand van den worm samensmelt (fig. 34), is aan BARROIS onbekend gebleven. Eenige fasen in het ontwikkelingsproces van de rugplaat worden teruggegeven door de figuren 23, 26 en 30.

Wij kunnen de ligging van deze vijf aanvangspunten van de delaminatie van het secundaire epiblast, of, zoo men een kortere uitdrukking verkiest, de ligging van de vijf «schijven» in hare eerste ontwikkelingsfase, zoowel ten opzichte van de lengteas van het embryo, als ten opzichte van elkander, duidelijker door afbeeldingen dan door eene beschrijving leeren kennen. En wel afbeeldingen van eene reeks doorsneden (fig. 43 tot 54)

genomen loodrecht op de lengteas der larve en gaande van voor naar achter. Het larvenstadium, waardoor deze doorsneden gelegd zijn, beantwoordt aan het stadium zooals het *in toto* is afgebeeld in fig. 33. De laatste afbeelding werd gemaakt naar een in glycerine geconserveerd exemplaar. In de doorsnedenreeks van fig. 43 e. v. zijn waarneembaar de twee voorste aan de kopspits reeds met de eerste slurpvorming samensmeltende schijven *as*, de oesophagus en de darm met de beide zijdelingsche invaginaties ter weerszijde van den mond, die straks ter sprake komen, de achterste schijven *ps* en de dorsale delaminatie *ds*, die, blijkens de doorsneden, nog in geenerlei verband staat tot de vier andere schijven en die bij het doorzichtig gemaakte preparaat van fig. 33 veel minder duidelijk waarneembaar is.

Het blijkt intusschen uit talrijke doorsneden, vooral ook door vroegere stadiën, dan het in fig. 23 afgebeelde, dat dit delaminatie-proces van nog uitgebreidere beteekenis is. In het gastrula-stadium van fig. 16 en 17, waar de blastoporus nog wijd is en de eerste aanduiding optreedt van de zijdelingsche platen, vinden wij links en rechts van de plekken waar de cilindercellen van kop- en buikplaten verschijnen, in de primaire epiblastcellen, die niet deelnemen aan dit proces, de duidelijkste bewijzen van dwarsdeeling (zie fig. 12—14), d. i. in een vlak evenwijdig aan den buitenwand van de gastrula, terwijl juist in de vier «schijven» de celdeelingen tot stand komen volgens vlakken loodrecht op dien wand. Die dwarsdeeling verdubbelt hier en daar het buitenste kiemblad. Deze verdubbeling is echter niet van blijvenden aard, daar de binnenste deelcellen in de holte van het blastocoel vrij worden en als zwerfende cellen zoo straks nog door ons in hare beteekenis zullen vervolgd worden. Zeker is het, dat op de periode waarin deze proliferatie in het buitenste kiemblad plaats heeft, eene latere volgt, waarin het wederom niet meer dan een enkele cel dik is, terwijl alsdan in het blastocoel het aantal zwerfende cellen zich belangrijk vermeerderd heeft. Bovendien is het in sommig egevalen ook op doorsneden mogelijk, de beginnende loslating van de epiblastcellen, die tot zwerfende cellen worden, te constateeren.

Er bestaat dus voor mij geen twijfel *dat het primaire epiblast een zeer bepaald aandeel neemt in de vorming der zwerfende cellen.* Gelocaliseerd kan intusschen het proces van de afstooting dier cellen in het primaire epiblast niet genoemd worden, zelfs die gedeelten, die op de bovenbeschreven wijze buiten over de zich vormende buik- en kop-platen heenschuiven, kunnen nog cellen afstooten (zie fig. 23), zij het dan ook dat deze laatste, als liggende buiten het secundaire epiblast, geen verdere rol spelen en met het primaire epiblast te gronde gaan. Alleen is het de vraag of dat gedeelte van het primaire epiblast, waar zich na eenigen tijd de rugplaat door delaminatie zal vormen, vooraf nog aan zwerfende cellen het aanzijn geeft. Dit is begrijpelijkerwijze uiterst moeilijk uit te maken; mijne preparaten zouden mij welhaast doen gelooven, dat deze vraag ontkennend moest beantwoord worden; ik waag het echter niet te dezen aanzien eenige bepaalde uitspraak te doen.

Behalve het primaire epiblast neemt ook het hypoblast aan de vorming van zwerfende cellen een aandeel. Is hier de term delaminatie minder toepasselijk, omdat het hypoblast

met zijne hooge fleschvormige of cilindrische cellen zoo slecht eene «lamina» genoemd kan worden, niet minder onmiskenbaar is het verschijnsel, dat aan de naar het blastocoel toegekeerde zijde van het hypoblast op talrijke plaatsen celverdeeling plaats vindt, de binnenste deelstukken uit het celverband treden en als zwerfende cellen in het blastocoel worden aangetroffen. Ook hier zou de uitspraak nauwelijks gerechtvaardigd zijn, dat in het hypoblast de vorming der zwerfende cellen gelocaliseerd is: de afbeeldingen 17—20, 24 en 25 wijzen er op dat het verschijnsel op zeer verschillende plekken in het hypoblast werd waargenomen. Het gemakkelijkst waarneembaar is het nabij den blastoporus. In een later stadium vinden wij, dat deze celvorming tot staan komt.

Wij hebben dus thans een ontwikkelingsstadium bereikt, waarop het primaire epiblast nog wel de buitenste omhulling der larve is en haar door zijn trilhaarkleed langzaam doet omwentelen, maar waarop toch reeds daarbinnen op vijf verschillende plaatsen de vorming van het secundaire epiblast is aangevangen. Het hypoblast heeft meer zijn primitief karakter behouden en tusschen die beiden wordt in het blastocoel eene belangrijke hoeveelheid formatieve cellen aangetroffen, die wij haren oorsprong uit de beide kiembladen hebben zien nemen (cf. fig. 90—93, 96 en 97).

Het karakter van deze in de klievingsholte vrij geworden cellen, die ik, overtuigd van hare amoëboïde plaatsverwisseling in de levende larve, tot nu toe de zwerfende cellen heb genoemd, verdient thans meer uitvoerig nagegaan te worden. Voortaan zal ik ze met den meer gangbaren naam mesoblastcellen aanduiden, daarbij opzettelijk vermijdende om de uitdrukking mesenchym en mesenchymcellen te bezigen, omdat ik mij voorloopig aan de zijde van METSCHNIKOFF (25) wil scharen en vooralsnog huiverig ben, door het gebruik van dien term, met de gebr. HERTWIG een zoo scherp verschil te erkennen in de phylogenese van de weefsels, die bij de verschillende Metazoa tusschen epi- en hypoblast worden aangetroffen. Ik erken echter, dat het eenige moeite kost aan de verleiding van die scherper omschrijvende nomenclatuur weerstand te bieden.

Zoodra de mesoblastcellen in de klievingsholte zijn geraakt en men ze dus op doorsneden tusschen de beide kiembladen vindt liggen, is het niet meer mogelijk met zekerheid te zeggen uit welk blad ieder afzonderlijk te voorschijn is gekomen. Al is het met de ons ten dienste staande hulpmiddelen niet doenlijk tusschen die beide soorten van mesoblastcellen eenig onderscheid te maken, zoo kan op theoretische gronden aan het bestaan van zoodanig onderscheid niet wel getwijfeld worden en wij zullen bij de bespreking van de ontwikkeling van het zenuwstelsel op dit punt nog nader terug komen.

Wanneer men toch in het oog houdt, hoe door de onderzoekingen van de laatste jaren de groote beteekenis van het nucleoplasma bij de celverdeeling steeds meer op den voorgrond treedt en hoe het verder lot van zekere zich tot weefsels zamenvoegende celgroepen kan geacht worden bestemd te zijn door den aard van het nucleoplasma van de embryonale moeder cel, waaruit zij allen ontstonden (cf. WEISMANN, Ueber die Continuität des Keimplasma's, 1885), dan moeten inderdaad aan de epiblastische mesoblastcellen andere erfelijkheidsfactoren zijn medegegeven dan aan de hypoblastische. Een

feit, dat wij in verband hiermede moeten beschouwen en dat zeker een zeer belangrijke cytologische beteekenis heeft, al kan ik er hier slechts in het voorbijgaan melding van maken, is dit, dat in een gastrula-stadium als bijv. is afgebeeld in fig. 7 en 8, in het primaire epiblast veel meer kernzelfstandigheid (d. w. z. dirigeerende vormelementen) aanwezig is dan in een later stadium, als bijv. van fig. 34, hoewel de oppervlakte van het primaire epiblast in dit laatste geval zeer zeker toegenomen is. Naarmate dus de periode nadert waarop het primaire epiblast zal worden afgestooten, vermindert de daarin vervatte kernzelfstandigheid; deze is ten goede gekomen 1<sup>o</sup>. aan de vijf schijven secundair epiblast, die bezig zijn zich uit dat primaire blad te vormen, 2<sup>o</sup>. aan de epiblastische mesoblastcellen, die, zoolang de randen der vijf schijven niet versmolten zijn, nog altijd binnen de zich vormende larve kunnen geraken en tot den opbouw van hare weefsels kunnen bijdragen.

Het bewijs dat werkelijk die kernzelfstandigheid in het primaire epiblast vermindert in plaats van met de vergrooting daarvan evenredig te vermeerderen, is gemakkelijk te geven door eene methode, die veeleer ruw dan verfijnd kan genoemd worden. Telt men nl. op doorsneden van larven uit het stad. van fig. 7 — en wel zoodanige doorsneden waarin de oorsprongsplekken *ep* (fig. 16, 17 en 19) van het secundaire epiblast niet getroffen zijn! — hoeveel kernen zich op eene doorsnede in het primaire epiblast bevinden, zoo krijgt men een cijfer dat van twee tot viermaal zoo groot is als wanneer men diezelfde telling verricht bij doorsneden van het stadium van fig. 34.

Werkelijk wordt dus het primaire epiblast als vormend element voor den opbouw van het larvenlichaam van geringere waarde, naarmate de groei van de larve daarbinnen voortschrijdt en liever dan aan te nemen, dat er kernzelfstandigheid van het primaire epiblast tijdens dit groeiproces is te gronde gegaan, neem ik aan, dat zij veeleer op den boven aangeduiden weg het jonge dier is ten goede gekomen.

Thans nog een enkel woord over de mesoblastcellen zelve, die, niettegenstaande haar verschillende oorsprong niet meer aan haar te constateeren valt, toch onderling vele verschillen vertoonen, verschillen van welke ik niet weet, in hoeverre zij somtijds het gevolg konden zijn van afwijkende preparatie-methoden en in hoeverre zij in den aard der cellen zelve gelegen zijn, en die ik daarom in het kort wensch te vermelden.

Somtijds hebben de mesoblastcellen allen een meer afgeronden vorm en een enkele, zich met carmijn sterk kleurende kern (zie voor deze en de volgende beschrijvingen fig. 28). In de grootte dezer cellen is somtijds een niet onbelangrijk verschil te constateeren. Andere malen zijn meerdere kernen aanwezig, althans meerdere elementen, die met micro-carmijn een geheel gelijksoortige kernkleuring aannemen. Onder die elementen is er dikwijls één grootere centrale en meerdere kleine peripherische. Andere mesoblastcellen hebben soms een blazig, gedeeltelijk moerbeivormig uiterlijk. In deze laatsten, die meest een centrale, sterk roodgekleurde kern bezitten, zijn dikwijls spherische insluitingen merkbaar, die geen afwijkende lichtbrekende eigenschappen bezitten, maar geheel het uiterlijk vertoonen van verbleekte celkernen en inderdaad ook een sterker gekleurden nucleolus in zich bevatten. Eindelijk zijn er nog andere, waar de insluitels in de mesoblastcellen zeer bepaaldelijk sterker lichtbrekende, spoelvormige of spherische lichaampjes zijn. Ten slotte bezit het

protoplasma dezer mesoblastcellen dikwijls een zeer verschillend imbibitie-vermogen ten opzichte van picro-carmijn, zoodat ik in vele gevallen bleeke cellichamen, in enkele andere gevallen donkerder rood gekleurde kon waarnemen.

De wisselende inhoud van vele mesoblastcellen herinnert in vele opzichten aan die van de witte dojerlichaampjes in het vogelei, welke dojerzelfstandigheid in haar absorbtie-vermogen voor kleurstoffen ook zoo groote verschillen kan vertoonen. De vraag of de insluitingen, die in deze mesoblastcellen naast haar eigen kern in sommige gevallen worden aangetroffen, ook afgestooten kernen van epi- of hypoblast konden zijn, wil ik dus hier ook slechts aangeroerd, geenszins in den eenen of den anderen zin uitgemaakt hebben.

Het wil mij toeschijnen, dat vele van de hier opgesomde verschillen, die zich in het karakter der mesoblast-cellen van *Lineus* voordoen, van onmiskenaar belang zijn uit een cytologisch oogpunt. Toch is eene meer grondige behandeling daarvan — ik zeide het hierboven reeds — in deze bladzijden niet op haar plaats, daargelaten dat mij zelf de gegevens daartoe voorloopig nog ontbreken en ik er mij dus toe moet bepalen hier de aandacht in het algemeen op die verschijnselen gevestigd te hebben.

Wij hebben thans zeker de twee gewichtigste processen leeren kennen, die zich in het primaire epiblast der *Lineus*-larve afspelen, nl. de vorming van een gedeelte van het mesoblast en de vorming van het secundaire epiblast, dat op vijf verschillende punten ontstaat, om ten slotte tot de definitieve huidlaag van het jonge dier ineen te smelten.

Hiermede is echter de rol van het primaire epiblast nog niet afgespeeld. Op drie andere punten, waarvan er één mediaan en voorwaarts, twee andere aan weerszijden van den blastoporus en dus ventraal moeten gezocht worden, treden veranderingen in de primaire epiblast-cellen op, die tot de hierboven beschrevene in geen verband staan. Zij vormen den eersten aanleg van organen, beter gezegd van weefselgroepen, die binnen het lichaam van het jonge dier, en dus ook binnen de zich vormende platen secundair epiblast zullen komen te liggen; en wel ontstaan uit de hier bedoelde celproliferaties: *a.* de binnenste epithelium-laag van den slurp, *b.* de cellen, die de inwendige holte van de achterste hersenlobben bekleeden, welke holte door de zijspalten met de buitenwereld in verband staat.

Vóór ik deze ontwikkelingsprocessen in bijzonderheden schilder, wil ik er nadruk op leggen, dat men uit het thans reeds medegedeelde terecht mag afleiden, dat van eenig direct aandeel van het primaire epiblast in de vorming van het centraal zenuwstelsel geen sprake is. Daarentegen komt, behalve de definitieve epidermis van het jonge dier, uit dat primaire epiblast nog het epithelium van den slurp voort, dat ook phylogenetisch als eene directe voortzetting van die epidermis moet beschouwd worden en dat bovendien nog eene onmiskensbare beteekenis als orgaan voor zintuigelijke waarneming bezit, en voorzeker voor een deel als zintuig-epithelium mag beschouwd worden. En in de tweede plaats ook nog die cellen, die de holte in de achterste hersenlobben begrenzen, waarin, behalve de respiratorische functies (20), toch zeer waarschijnlijk ook zintuigelijke waarneming tot stand kan komen. Immers vindt men ook reeds bij oudere schrijvers die achterste hersenlobben — zoogen. zijde-organen — der Nemertinen als specifieke zintuigen beschreven.

Het verdient afzonderlijk opgemerkt te worden, hoezeer deze feiten uit de ontwik-

kelingsgeschiedenis, tot wier detailbeschrijving ik thans overga, in schoone overeenstemming zijn met wat men *a priori* zou mogen vermoeden en ook reeds door de gebroeders HERTWIG in hunne gedachtenrijke verhandeling (Die Coelomtheorie, p. 33 en 34) werd uitgesproken, dat n.l. ook daar waar het centraalzenuwstelsel van mesoblastischen oorsprong is, toch het zintuig-epithelium blijvend zijn oorsprong uit het epiblast behoudt en dan secundair met dat zenuwstelsel in verband moet treden.

Gaan wij thans na, welke bijzonderheden nog op te merken vallen bij de ontwikkeling van die beide orgaanstelsels uit het primaire epiblast. De eerste aanleg van den slurp ontstaat, evenals de rugplaat, door eene delaminatie in het prostomiale gedeelte van het primaire epiblast en wel aan het vooreinde van de larve, waar de lengteas door het epiblast treedt. Die delaminatie is aanvankelijk gering (fig. 55), neemt echter spoedig naar de randen in omvang toe (fig. 56) en eindelijk in die mate, dat in het middengedeelte van de schijf der nieuw ontstane cellen afsplijting van deze van het primaire epiblast plaats vindt, terwijl de randen nog daarmede in samenhang zijn (fig. 57). In dit stadium heeft de eerste aanleg van den slurp zeer veel uiterlijke overeenkomst met de kop- en de buik-platen, die op de bovenbeschreven wijze als secundair epiblast uit het primaire ontstaan. Werkelijk is ook de slurpaanleg in zijn optreden niet anders dan een gelijksoortig schijfje secundair epiblast, dat geheel zelfstandig en buiten samenhang met den eersten aanleg van kop of romp in de primaire larvenhuid optreedt. Als zoodanig is hij echter door geen der vorige onderzoekers erkend geworden. Zeer spoedig volgt nu de vergroeiing van de randen van dezen aanvankelijk onafhankelijken slurpaanleg met die van de kopplaten (fig. 58), welke op haar beurt aan het voorste larveneinde onderling samensmelten en de gesloten kap secundair epiblast vormen, die later ook met de rugplaat en de buikplaten ineensmelt. Fig. 43 en 44 geeft op dwarsdoorsneden een beeld van den samenhang van slurpaanleg en kopplaten, terwijl fig. 58 eene meer vergrootte, horizontale doorsnede voorstelt. De verdere groei van den slurp is nu gemakkelijk uit deze gegevens af te leiden, vooral waar fig. 59 ons nog eenen tusschentrap te zien geeft, waar de slurp zich reeds verder binnenwaarts uitstrekt. Eene vergelijking van deze preparaten met die, welke op Plaat V zijn afgebeeld, schenkt tevens de overtuiging, dat inderdaad alleen het binnenste slurp-epithelium uit deze plaat secundair epiblast ontstaat, en dat de verdere lagen, die den slurp samenstellen (spieren, zenuwen en steunend bindweefsel) uit de omgevende mesoblast-cellen achtereenvolgens worden opgebouwd (cf. fig. 96, 98 en 102).

De beide punten ter weerszijden van den blastoporus gelegen, waar eene modificatie van het primaire epiblast optreedt, die wij hierboven aanduiden, blijven nu ter bespreking over. Tusschen de ontwikkelingsstadia van fig. 20 en 23 neemt men op die twee aangeduide plekken eene weefsel-modificatie waar, die — hoewel op zeer verkleinden schaal — eene herhaling schijnt van het eerste ontwikkelingsproces der kop- en buikplaten. De cellen nemen palissadenvorm aan, staan veel dichter opeengehoopt (fig. 23 en 35, *q*) en zeer spoedig stulpen zich de beide punten, waar die palissaden-cellen voorkomen, eenigszins binnenwaarts (fig. 36 en 37, *q*). Die instulping wordt dieper (fig. 38), tegen hare

naar binnen gekeerde vlakke leggen zich spoedig mesoblast-cellen aan — fig. 36, 39 en 40 — en tevens begint zij zich van het primaire epiblast, dat haar het aanzijn gaf, los te maken, zich daarvan af te snoeren.

In fig. 39, 40, 46 en 48 is de gedeeltelijke samenhang nog merkbaar, in 41 en 47 blijkt het, dat die instulpingen den vorm aannemen van kogelvormige blaasjes met eene centrale holte. Die blaasjes liggen, na hunne afsnoering, in de klievingsholte, d. w. z. tusschen epi- en hypoblast, en worden eerst naarmate de randen van de secundaire epiblast-schijven elkaar naderen (wat in fig. 46—49 nog niet het geval is) ook binnen dit secundair epiblast opgesloten (cf. fig. 93—95 en 101).

Met betrekking tot hun eerste ontstaan moet nog vermeld worden, dat een enkel geval door mij werd waargenomen en in fig. 42 afgebeeld, waar de instulpingen van het primaire epiblast nog meer op de lippen van den blastoporus gelegen waren.

Lang blijven deze holle celgroepen niet liggen ter plaatse waar zij ontstaan zijn. Naarmate het secundaire epiblast in omvang toeneemt, bemerkt men, dat deze zakjes niet langer ter weerszijden van den blastoporus worden aangetroffen, maar dat zij zijdelings verschoven worden om meer bovenwaarts in het horizontale deelvlak van de larve geplaatst te geraken en dat wel juist op het grensgebied waar de kop- en de buikplaten van het secundaire epiblast ter weerszijde van de larve met elkander zullen versmelten (fig. 61).

Zij treden hier later in verbinding met het secundaire epiblast en ten slotte vinden wij hunne inwendige holte ten tweede male met de buitenwereld in verbinding en wel nadat eene epiblast-instulping zich daar ter plaatse gevormd heeft en deze door de versmelting van het epiblast-weefsel met dat van de hierheen geschoven instulpingen met de holte daarvan in verband is getreden.

Dit verband is blijvend en bij het volwassen dier vinden wij onze instulpingen als de achterste bovenste hersenlobben terug, d. w. z. als dat deel van de hersenen waarin eene met trilharen voorziene holte voorkomt, die onmiddellijk in de zijdelingsche kopspletten overgaat en zodoende het zeewater te midden der hersenzelfstandigheid voert (fig. 73—76). Op morphologische gronden zijn wij dus genoodzaakt — en de latere stadiën, die ik hier thans niet uitvoerig beschreven heb, bevestigen dit — om het weefsel der instulpingen in hoofdzaak als embryonaal zenuw- en zintuig-weefsel te beschouwen. De verplaatsing van deze organen van den rand van den blastoporus naar hunne definitieve ligplaats mag zeker een onverwacht verschijnsel heeten en het blijft aan latere onderzoekers overgelaten met juistheid te bepalen of in deze achterste hersenlobben alleen het de holte bekleedend epithelium door de oorspronkelijke epiblast-instulpingen geleverd wordt, dan wel of uit deze instulpingen ook nog werkelijke gangliëncellen ontstaan, die toch overigens in de hersenen door het mesoblast geleverd worden. Ik voor mij zou voorloopig geneigd zijn aan de eerste mogelijkheid, als de eenvoudigste, de voorkeur te geven, maar moet erkennen, dat gegevens voor eene definitieve beslissing mij nog ontbreken en naar het mij bij ondervinding voorkomt op dit punt ook niet gemakkelijk zullen te verkrijgen zijn.

Voor wij van de bespreking dezer instulpingen afstappen, moeten wij nagaan wat

vorige onderzoekers omtrent hen hebben medegedeeld. BÜTSCHLI onderzocht de Pilidium-larve (eene andere Nemertinen-species dus dan de onze), en acht het waarschijnlijk dat aldaar de zijde-organen (achterste hersenlobben) als epiblastische instulpingen ontstaan. Verder vermeldt hij de aanwezigheid van twee uitstulpingen aan den oesophagus; één verschijnsel geheel verschillend van het hierboven beschrevene. Toch komt een gelijksoortig verschijnsel, als BÜTSCHLI hier bij de Pilidium-larve waarnam, ook bij onzen Lineus voor, en wel in eene latere phase van de ontwikkeling, dan die ons thans bezig houdt. Wij komen dus hieronder nog nader op dit verschijnsel terug.

METSCHNIKOFF, die ook Pilidium-larven onderzocht, beschouwt de zijde-organen als uitstulpingen van den oesophagus. BARROIS geeft eene uitvoerige beschrijving, en wel in het hierboven reeds aangehaalde onderzoek omtrent de ontwikkelingsgeschiedenis van dezelfde species die ook ons bezighoudt (21), van het ontstaan dezer twee zijdelingsche instulpingen *uit den oesophagus*, met welke zij nog gedurende eenigen tijd in samenhang blijven door eene eigenaardige steel, die in zijne figuren is afgebeeld en eerst later verdwijnt, nadat de verbinding met den oesophagus geheel is opgegeven. BARROIS vermeldt, dat deze uitstulpingen tot de zijde-organen worden.

Het is een belangrijk verschil tusschen onze hierboven vermelde uitkomsten en die van BARROIS, dat deze geleerde evenals METSCHNIKOFF den oesophagus als den bodem beschouwt, waaruit deze uitstulpingen te voorschijn komen. Ook zijne beschouwingen omtrent den blijvenden samenhang tusschen oesophagus en zijde-organen zijn niet met de werkelijkheid in overeenstemming. Immers wij hebben hierboven reeds gezien hoe de verplaatsing der afgesnoerde instulpingen en hare definitieve vergroeiing met het epiblast, *reeds in zeer vroege ontwikkelingsstadiën plaats vindt*, en dat in die stadiën op werkelijke doorsneden *van zoodanig verband met den oesophagus niets bemerkt wordt*.

#### b. Het hypoblast vóór de afstroeping der primaire larvenhuid.

Hoewel in de voorafgaande bladzijden reeds meermalen van het hypoblast en van enkele zijner derivaten sprake was, moeten wij thans van de verschillende ontwikkelingsphases van dit celblad een samenhangend overzicht geven.

Wij zagen hoe in den aanvang de wijde gastrula-mond zich tot een engeren blastoporus vernauwt en bemerkten, dat reeds in dat vroege ontwikkelingsstadium, op gunstig gelegen doorsneden (fig. 7), eene meer eenzijdige ontwikkeling van de holte van het archenteron de eerste aanduiding is van de bilaterale symmetrie, die in ieder volgend stadium scherper op den voorgrond treedt en zich in het epiblast door het ontstaan der parige schijven van secundair epiblast gelijktijdig openbaart. De hypoblast-cellen zijn aanvankelijk allen hoog en fleschvormig, en tevens van groote kernen met duidelijken nucleolus voorzien. Daarnaast bevatten die cellen in vele gevallen kleinere lichamen, die ik geneigd ben eveneens als kernzelfstandigheid aan te zien, die tegenover kleurstoffen dezelfde reactie vertoonen en waarvan in fig. 11 een reeks is afgebeeld, waarbij de meest linksche een meer normale kern doch met meerdere nucleoli voorzien, voorstelt. Ook thans weder moet ik de cyto-

logische vraagpunten, die zich hieraan vastknoopen, onbesproken laten en op nieuw er mede volstaan van het feit te hebben melding gemaakt.

Terwijl de woekering in het hypoblast, die tot het ontstaan van mesoblast-cellen ook uit dit celblad aanleiding geeft, hierboven reeds in algemeene trekken beschreven is, kan ik hier daaraan nog slechts toevoegen, dat inderdaad, zooals de figuren bewijzen, die mesoblastvorming niet in een bepaald gedeelte van het hypoblast gelocaliseerd is. Fig. 10 stelt een zeer dunne doorsnede voor, slechts een enkele cellaag werd getroffen, zooals vooral uit het epiblast blijkt. Niettemin is in deze doorsnede een groote ophooping van kernen in het hypoblast waarneembaar en terwijl dit gedeeltelijk zou kunnen worden toegeschreven aan de mogelijkheid, dat meerdere lagen hypoblast-cellen gelijktijdig getroffen werden, schijnt het mij toch evenzeer te bewijzen hoe krachtige kernvermenigvuldiging in het hypoblast voorafgaat aan en samenvalt met de vorming der hypoblastische mesoblast-cellen. In fig. 17 en 18, die twee opeenvolgende doorsneden voorstellen, is de loslating van mesoblast-cellen uit het hypoblast te vervolgen: wat in 17 nog samenhang, blijkt in 18 toch reeds gedeeltelijk losgelaten te hebben. Het is echter begrijpelijk, dat het feitelijke uittreden, op doorsneden altijd moeilijk aan te treffen en nog moeilijker weer te geven zal zijn. Fig. 24 en 25 geven te dezen aanzien nog eenig nader denkbeeld van dit afsplijtingsproces in de beide kiembladen.

Wij komen thans tot de bespreking van een verschijnsel, waarvan de interpretatie mij groote moeilijkheden heeft opgeleverd. Terwijl toch in den beginne de communicatie van het archenteron met de buitenwereld door middel van den blastoporus steeds onloochenbaar duidelijk is, vind ik zonder uitzondering in latere stadiën de holte (A) in dat gedeelte van den darm, dat zich achterwaarts in het rompedeelte begint uit te strekken, naar voren blind gesloten en daarvóór, maar nooit daarmee in communicatie, eene voorste darmholte, die in de verschillende figuren met *a* is aangegeven. Deze ruimte is nauw en door vergelijking van doorsneden, als o. a. in fig. 23 en 30 zijn afgebeeld, blijkt het, dat deze holte reeds in een betrekkelijk vroeg stadium een afgeplatten vorm bezit en, in plaats van den ronden blastoporus, ook uitwendig thans een meer spleetvormige opening (fig. 31 en 32) daarvoor in de plaats is getreden. Mijn aanvankelijk vermoeden, ter verklaring der hier geschetste verhoudingen, was deze, dat de oorspronkelijke blastoporus der figuren 7, 16, 19 en 20 zich sluit en dat daarna het archenteron binnenwaarts geduwd wordt door eene epiblastische instulping, die aan een duidelijk stomodaeum het aanzijn geeft, zoodat de holte *a*, waaruit later ook de slokdarm van het volwassen dier te voorschijn komt, als zoodanig zou moeten worden opgevat. Deze beschouwing lag nog te eerder voor de hand, omdat METSCHNIKOFF in zijne beide verhandelingen over *Pilidium*-ontwikkeling een voorste darmgedeelte, dat hij daar heeft aangetroffen en dat in begrenzing en ligging geheel met het hier voor *Lineus* beschrevene overeenkomt, als een zeer bepaald epiblastisch stomodaeum, dat aan den slokdarm het aanzijn geeft, opvat.

Verdere nasporingen, waarbij ik over zeer talrijke larven in deze vroege stadiën beschikte, noodzaakten mij echter op deze opvatting terug te komen. Vooreerst vond ik nooit den blastoporus *in loco* gesloten: altijd lag het punt waar de communicatie tusschen

de aanvankelijke holte *A* en de latere holte *a* was afgebroken, verder binnenwaarts. Het had er dus meer den schijn van, alsof het archenteron van de stadiën fig. 19 en 20, dat allerwege nog door hypoblast-cellen begrensd is, zich in twee deelen splitste en de achterste holte daarmee van de buitenwereld afgesloten geraakte. Werkelijk bleek het, toen ik meerdere doorsneden aantrof, zooals er een in fig. 8 (met de camera) is afgebeeld, dat eene zoodanige lokale vernauwing optreedt en dat het stadium van fig. 8, die van fig. 7 en 9 op volkomen afdoende wijze aanvult en begrijpelijk maakt. Daarmede was echter tevens uitgemaakt dat de cellen die in fig. 9 de holte *a* begrenzen, niet tot het epi- maar tot het hypoblast behooren. Wèl nemen die cellen spoedig een eenigszins gewijzigd karakter aan, vergeleken met die welke de holte *A* begrenzen en zou op dien grond ook aan haren oorsprong uit een ander kiemblad wel kunnen gedacht worden, maar in het stadium van fig. 8 zou ik toch huiveren aan te nemen, dat de benedenste cellen die daar *a* helpen begrenzen, door instulping van het epiblast naar binnen zijn geschoven. Te minder wordt dit waarschijnlijk, wanneer men bedenkt, dat in dit stadium kop- en buikplaten ook reeds zijn aangelegd en een blik op fig. 20 zal voldoende zijn om duidelijk te maken, dat een binnenwaartsch opdringen van het oorspronkelijk hypoblast door cellen van het epiblast, na de sluiting van den blastoporus, een soort tweede gastrula-instulping dus, zoodanige verschuivingen in het epiblast zou ten gevolge hebben, dat deze zeer spoedig merkbaar zouden zijn aan die punten, waar het secundaire epiblast, naast den blastoporus, met het primaire samenhangt. Dit nu is niet waarneembaar en wie nog langer wil vasthouden aan het denkbeeld van de epiblastische natuur der cellen, die de holte *a* begrenzen, moet zijn toevlucht nemen tot de onderstelling, dat aan den rand van den blastoporus voortdurend nieuwe epiblast-cellen gevormd worden, die het stomodaeum binnenwaarts verlengen en die aldus het verschijnsel te voorschijn roepen, dat dit blindeindigende, voorste darmgedeelte in de jongste stadiën (fig. 10) veel korter is dan in de latere (fig. 30 en 34). In elk geval moet hij in het stadium van fig. 8 eene binnenwaartsche instulping van epiblast aannemen en dat wel terwijl de aanvankelijke blastoporus nog bestaat en deze dan door zoodanige instulping meer binnenwaarts verplaatst wordt. Mij komt, zooals ik hierboven reeds opmerkte, zoodanige verklaring recht gewrongen vóór en ik acht de hypothese veel aannemelijker, die in de uitwendige opening, welke toegang geeft tot den darm, ook wanneer zij spleetvormig geworden is als in fig. 30—32, nog steeds den oorspronkelijken, dus permanent aanwezigen en eindelijk tot mond wordenden blastoporus ziet en die dus de holten *A* en *a* als gelijk-gerechtigde afstammelingen van het oorspronkelijk archenteron beschouwt, welke echter in het stadium van fig. 8 door eene insnoering van elkaar gescheiden raken en daarna ieder haar eigen ontwikkelingsweg vervolgen.

Het zijn thans de verdere lotgevallen van die afdeelingen *A* en *a* die nog nader moeten geschilderd worden. De eerste levert den rompdarm van de volwassen Nemertine, het gedeelte dus waarin de zijdelingsche darmuitstulpingen optreden en dat zich achter in het lichaam tot aan den anus uitstrekt; de tweede levert den daarvan ook bij het volwassen dier vrij scherp afgescheiden oesophagus of slokdarm, die geen zoodanige uitstulpingen vertoont, met een sterk trilhaarkleed voorzien is en omgeven wordt door het wijde, lacunaire

gedeelte van het bloedvaatstelsel. Intusschen is, ten aanzien van de ontwikkeling van den slokdarm uit het voorste larvale darmgedeelte *a* nog op te merken, dat niet dit geheele gedeelte tot den opbouw van den slokdarm verbruikt wordt. Terwijl hierboven reeds gewezen werd op eene weefselverandering, die in de wanden van dit voorste gedeelte optreedt, en van zoodanige verandering de figuren 30, 47 en 48 ook reeds duidelijke sporen dragen, blijkt het spoedig, dat deze verandering zich voorloopig tot het benedenste, meer nabij den blastoporus gelegen gedeelte beperkt. Terwijl zich enkele mesoblast-cellen daarbuiten tegen aanleggen en zodoende achter het epithelium van den slokdarm ook diens diepere lagen worden gevormd, ondergaan deze benedenste cellen zelve eene snellere verdeeling en vermenigvuldiging en is in fig. 84 vooral duidelijk, hoe de grootcellige begrenzing van deze voorste darmholte aan het benedeneinde gaandeweg plaats maakt voor eene meer klein-cellige, die aanvankelijk links en rechts in den zijwand optreedt, maar zich daarna ook in den voor- en achterwand vertoont. Het eindpunt, waartoe deze celvermenigvuldiging voert, vinden wij terug in fig. 80 en 81, waar zich uit het benedeneinde van het voorste darmstuk *a* der vroege larve, eindelijk een korte, massieve, zich met carmijn recht sterk kleurende slokdarm ontwikkeld heeft.

Wanneer dit vormingsproces welhaast is afgelopen en de nieuwe slokdarm door het feit zijner ligging in het benedeneinde van het blind eindigende voorste darmgedeelte *a* in geenerlei gemeenschap zou staan met den verderen darm *A*, treedt echter secundair eene nieuwe gemeenschap op tusschen slokdarm en middendarm. Fig. 81 geeft duidelijk aan, dat en hoe die doorbreking heeft plaats gevonden. Wij behoeven dus nog slechts te vragen, wat er geworden is van het bovenste, blind eindigende gedeelte van het voorste darmstuk *a*, dat blijkens de fig<sup>n</sup>. 30 en 96—98 toch aanvankelijk zoo belangrijk in hoogte en afmetingen toeneemt.

Eene vergelijking van de fig<sup>n</sup>. 23, 30, 73—75 en 82—86 zal ons hier op den weg helpen. Terwijl in 23 en 30 de holte van dit voorste darmvak nog als platte spleet op de horizontale en longitudinale doorsnede zichtbaar is, blijkt het uit fig. 84—86, die ter afbeelding van horizontale doorsneden door diezelfde spleet dienen, dat, wanneer de vorming van den definitieven oesophagus-wand in het benedengedeelte is aangevangen (fig. 84), het meer bovenwaarts gelegen deel van deze voorste darmholte eene eigenaardige afplating en vernauwing, vooral in het midden vertoont, die er toe leidt, dat in plaats van die spleetvormige holte, twee kleinere holten optreden, die nu links en rechts, d. w. z. parig, gelegen zijn en rond welke in het hypoblast eveneens weefselveranderingen optreden, die uit hunnen aard gelijken op die welke wij bij de vorming van den slokdarm waarnemen. Dit verschijnsel, dat door mij aan verschillende reeksen van doorsneden geconstateerd werd, leidt er dus toe, dat, terwijl het benedendeel der voorste darmholte *a* in den ventraal en mediaan gelegen slokdarm overgaat, het bovendeel daarentegen aan parige organen het aanzijn geeft. Welke deze organen zijn bewijst reeds de plaats, waar zij komen te liggen, d. i. de ruimte rondom den definitieven oesophagus en onmiddelijk achter de achterste hersenlobben. Hier vindt men in het volwassen dier de parige nephridia, geslingerde buizen met een inwendig trilhaarkleed en een niet meer dan één cel dikken wand.

Wanneer men zich herinnert hoe lang het geduurd heeft, eer men van de aanwezigheid van zoodanige nephridia bij de volwassen dieren overtuigd was en hoe moeilijk het nog veelal moet genoemd worden om deze bij het volwassen dier in doorsneden duidelijk te demonstreeren, zoo zal men het niet verwonderlijk vinden, dat in de uiterst kleine larvenstadiën, waarover in deze bladzijden gehandeld wordt, het opsporen van de nephridia met de grootste moeilijkheden gepaard ging en in vele gevallen dit orgaanstelsel zelfs niet met zekerheid kon worden teruggevonden. Des te meer verheug ik mij, dat nog andere waarnemingen zich zijn komen aansluiten aan de zooeven beschreven stadia, die in fig. 84—86 zijn afgebeeld. Wanneer nl. de vorming van den definitieven slokdarm reeds weder verder was voortgeschreden dan fig. 84 aangeeft en het stadium bereikt had, dat in fig. 82 en 83 is afgebeeld, vond ik herhaaldelijk, links en rechts boven dien slokdarm een cellig, gesloten blaasje liggen, waarvan wanden en holte geheel onafhankelijk van den slokdarm waren, maar door hun ligging toch een gemeenschappelijken oorsprong verrieden, evenals dit ook van de fig<sup>n</sup>. 84 en 86, maar dan op een vroeger stadium, kan gezegd worden. Deze parige gedeelten mag ik voor den eersten aanleg der nephridia houden, ook op dwarsdoorsneden vond ik ze enkele malen ter weerszijden terug, en eindelijk geeft fig. 73—75 een beeld van een gelijksoortige, door cellen begrensde, kleine holte, die juist dáár gelegen is, waar in een jonger stadium het blinde, zijdelingsche bovenende van de voorste darmafdeeling wordt aangetroffen.

Het schijnt dat de nephridia vrij lang op een embryonaal stadium blijven staan en eerst laat hunne uitvoergangen naar buiten verkrijgen. Bijzonder verdient het hier herinnerd te worden, dat Oudemans (28) bij geslachtsrijpe *Lineus* van verschillende grootte, een grooter aantal uitwendige openingen der nephridia aantrof, naarmate de worm ouder en grooter was. Voorzeker een bewijs, dat, juist ook in volwassen toestand, die openingen nog nieuw gevormd worden en een nadere grond om aan te nemen, dat het nephridiaalstelsel van *Lineus* eerst zeer laat zijn volle ontwikkeling bereikt. Daarin wensch ik dan ook de verklaring te vinden van het feit, dat het mij veeltijds zoo moeilijk viel bij mijne larven — ook die van nog ouderen leeftijd — het excretorisch apparaat aan te toonen. Toch meen ik, dat omtrent het eerste ontstaan van dat stelsel mijne uitkomsten betrouwbaar zijn, hoezeer ik te dezen aanzien, nog meer dan ten aanzien van eenig ander punt van dit onderzoek, verlangend uitzie naar volkomen bevestiging van het door mij gevondene. De andere punten heb ik allen door talrijker waarnemingen herhaaldelijk kunnen controleren; hier beschik ik echter over weinig meer, dan degene die hierboven opgesomd werden en die vooral voor het verband, dat moet gevonden worden tusschen het nephridium van fig. 74 en 82 en dat van het volwassen dier, eene bedenkelijke leemte laten bestaan.

Ook de vraag of al het celmateriaal, waaruit de voorste darmafdeeling der larve bestaat, in zijn geheel gebruikt wordt voor den opbouw van den definitieven slokdarm en van de zijdelingsche nephridia (cf. fig. 81, 84 en 86), kan ik niet definitief beantwoorden: de mogelijkheid bestaat, dat het verbindende gedeelte te gronde, of in zwervende mesoblastcellen overgaat. Tot het aannemen of afwijzen van die mogelijkheid ontbreken mij de noodige gegevens.

Zoodra de nieuwgevormde oesophagus in verband is getreden met de achterste darmholte *A*, is het verband van deze holte met de buitenwereld, dat wij in een vroeg ontwikkelingsstadium hebben zien afbreken, op nieuw tot stand gebracht. Uit fig. 81 kan worden afgeleid, dat de overgang van het slokdarmepitheel op dat van den darm in dit stadium zeer scherp is. Dit laatste wisselt af naarmate men verschillende doorsneden van hetzelfde ontwikkelingsstadium onderzoekt en is somtijds hoog (fig. 65), somtijds veel lager (fig. 81); somtijds omsluit het een duidelijk lumen, somtijds niet. Uit het laatste geval meen ik te moeten afleiden, dat een deel der oorspronkelijke hypoblast-cellen niet altijd overgaat in den definitieven darmwand, maar daarbinnen blijft liggen en dan als eerste voedselprop door den darm verteerd wordt (fig. 81).

Over de verdere wijzigingen in dit epithelium valt niet veel te vermelden en kan ik met eene verwijzing naar de figuren volstaan. Belangrijk is nog, dat in al deze vroege stadiën, zelfs van fig. 81, geen anus door mij werd aangetroffen en dat dwarsdoorsneden het bestaan bewijzen (fig. 64—66) van eene dorsomediane, overlangsche, binnenwaartsche buiging in dit darmepithelium, ter plaatse waar in het volwassen dier slurpscheede en dorsaal bloedvat komen te liggen.

### c. Het mesoblast.

Omtrent het middelste kiemblad kunnen wij hier ter plaatse kort zijn, nadat wij in de vorige paragrafen reeds het eerste ontstaan der zwerfende mesoblast-cellen vervolgd en hunne uiterlijke kenmerken geschilderd hebben.

Vrijwordende in het blastocoel, hoopen zij zich spoedig op tegen de binnenzijde der secundaire epiblast-schijven, aanvankelijk (fig. 23, 27 en 61) in den vorm van massieve, grootkernige cellen, die zich echter gaandeweg meer afplatten en ineengedrongen worden, zoodat in de fig. 43—54 het niet altijd gemakkelijk is de grens te vinden tusschen het secundaire epiblast en het daar tegenaan liggende mesoblast. In fig. 50 en 51 is dit voor de buikplaten nog het scherpst zichtbaar, terwijl het mesoblast, dat zich tegen de rugplaat aanlegt, wanneer deze in ontwikkeling verder voortgeschreden is, door andere oorzaken nog langer afzonderlijk in het oog valt. Hier bestaat n.l. eene zeer duidelijke neiging van de mesoblast-cellen, om zich tot een zelfstandig blad van afgeplatte cellen te vereenigen. De doorsneden in fig. 29, 30 en 50 afgebeeld, geven daarvan doorslaande bewijzen. En in die doorsneden zijn dus de drie primaire celbladen recht scherp van elkander te onderscheiden. In fig. 68 is hetzelfde verschijnsel, zooals het zich in een ander preparaat bij nog sterker vergrooting voordoet, nogmaals afgebeeld. Ook hier blijkt het, dat de laatst toetredende mesoblast-cellen in dimensies aanvankelijk de oudere overtreffen, die reeds in bladvorm bijeengevoegd zijn. Zeer spoedig wordt echter dit verschil in afmetingen uitgewischt. De grootere en sterkere ophooping van mesoblast-cellen in het prostomium, waar zij zich tegen de binnenvlakte der samenvloeiende secundaire epiblastplaten van den kop aanleggen en den eersten slurpaanleg omgeven, is in de figuren 58, 59 en 60 aangeduid. Hoe zij zich daar verder ontwikkelen zal in de volgende paragraaf behandeld worden; het

zij genoeg er hier nog op te wijzen, dat in den kop meer eene massieve ophooping van deze mesoblast-cellen, dan wel hare samenvoeging tot een vlak celblad waar te nemen valt.

#### **d. Verdere verschijnselen van ontwikkeling en groei na het vrijworden der larve.**

In de voorafgaande bladzijden zijn de ontwikkelingsphases beschreven, die door het bevruchte ei van *Lineus obscurus* doorlopen worden, totdat het primaire larvenkleed voor het jonge dier te eng wordt en de secundaire opperhuid daaronder reeds tot vollen wasdom geraakt is. Het jonge dier verbreekt dan dien buitenwand, waarbinnen het met het trilhaarkleed van het secundaire epiblast toch reeds eenige vrije beweging kon uitvoeren. Is dit buitenste primaire epiblast eenmaal afgestroopt, dan is in de plaats van de Desor'sche larve (fig. 34), de jonge Nemertine getreden (fig. 81). Die zelfde overgang wordt in de schemata van plaat VI duidelijk door vergelijking der fig. 101—104 met de voorafgaande.

Bij deze laatste larvenstadiën moeten wij nu de verdere vorming der verschillende weefsels nagaan, nadat de eerste aanleg van alle organen door ons reeds in de vorige paragrafen geschilderd is.

Wij kunnen daarbij gevoegelijk achtereenvolgens verschillende orgaanstelsels behandelen en wel: 1) de huidspierzak met den slurp en de slurpscheede; 2) het zenuwstelsel; 3) het bloedvaatstelsel; 4) de nephridia en de geslachtsorganen; 5) de cellige huidlagen; 6) de celbekleding van het darmkanaal.

#### **I. De huidspierzak met den slurp en de slurpscheede.**

In de tot hiertoe besproken stadia zijn de elementen, waaruit de huidspierzak zal worden opgebouwd, nog ver uiteengelegen en wel in de eerste plaats bevat in de vijf schijven, die bezig zijn zich van het primaire epiblast af te splitsen en wier ligging hierboven reeds meer uitvoerig besproken werd.

In de tweede plaats worden de bestanddeelen van den huidspierzak geleverd door de zwervende mesoblast-cellen, die in dit stadium in groot aantal tusschen de beide primaire kiembladen worden aangetroffen (fig. 20, 25, 33) en wier lotgevallen op blz. 19 meer uitvoerig werden geschilderd. Ik mag er hier nog wel op wijzen, dat het waarschijnlijk wel dezelfde ophooping van mesoblast-cellen tegen de kop- en buikplaten zijn geweest, die ook BARROIS heeft waargenomen en die hem tot de uitspraak brachten dat het mesoblast ontstaat door afsnoeringen aan de binnenvlakte der secundaire epiblast-schijven. In plaats dat zij daar echter ontstaan zouden, zooals BARROIS vermoedt, bewijzen ons de werkelijke doorsneden, dat zij er zich gaandeweg ophoopen (fig. 23 en 27) en dat zij op de bovenbeschrevene wijze als zwervende cellen uit de beide primaire kiembladen hun oorsprong nemen.

Het epiblast bestaat steeds uit eene enkele cellaag, en in de verder gevorderde embryonen, waar de huidspierzak reeds gesloten is, die wij thans meer in het bijzonder bespreken, vinden wij dáár waar wij het middelste kiemblad bepaaldelijk in bladvorm zagen

optreden (fig. 29, 30 en 68), d. i. in de mediane lijn van den rug, den wand van het lichaam uit niet meer dan een dubbele laag cellen opgebouwd, waarvan de binnenste overlangsche spiervezels begint te ontwikkelen (fig. 64), en het is dus aan geen twijfel onderhevig of deze laatste laag cellen is de onmiddellijke voortzetting van het celblad, dat wij in fig. 68 als middelste blad tusschen epi- en hypoblast zagen optreden. M. a. w. het gelukt ons in dit gedeelte van den lichaamswand, waar het hypoblast, in verband met het optreden van den slurp, minder eng tegen dien lichaamswand aansluit, op overtuigende wijze aan te toonen, dat het secundaire epiblast nog steeds slechts uit eene enkele laag cellen bestaat en dat de laag overlangsche spieren, die ook bij het volwassen dier onmiddelijk op de cellige epidermis volgen, het eerste product is dat door het middelste blad, zooals dit uit de samenvloeiing van zwervende cellen te voorschijn treedt, gevormd wordt.

Hebben wij dit aan de rugzijde vastgesteld, dan is het wel aan geen redelijken twijfel onderhevig, en zelfs de verhouding onzer doorsneden tegenover kleurstoffen bevestigt dit (fig. 66, 69—71), dat ook zijdelings en aan de buikzijde deze zelfde spierlaag op gelijksoortige wijze tot stand komt, d. w. z. al weder teruggebracht kan worden tot de zwervende cellen hierboven bedoeld, die in de reeds aangehaalde figuren 23 en 68 in haar eerste samenhang met het secundaire epiblast zijn voorgesteld.

Van te meer gewicht is deze exacte terugvoering van de vormelementen, die het volwassen lichaam opbouwen, op zoodanige, die wij in hun eerste ontstaan in het embryo bespieden, omdat uit deze zelfde tweede cellaag, die zich tegen de allerbuitenste aanlegt, behalve de buitenste overlangsche spieren ook de elementen van het zenuwstelsel te voorschijn komen. En wel zóó, dat in die allereerste periode, wanneer de eerst optrédende spiervezels nog weinig talrijk en nauwelijks waarneembaar zijn, de zenuwelementen daar waar zij ontstaan zich duidelijk ophoopen en in de eerste plaats laterale, overlangsche verdikkingen, de zijdelingsche zenuwstammen doen te voorschijn treden (fig. 69).

Gedurende eene betrekkelijk vrij lange periode van het larvenleven blijft de huidspierzak uit niet meer dan deze twee lagen bestaan en het optreden van de kringspierlaag en van de binnenste overlangsche spiervezels geschiedt eerst veel later, lang nadat de larve het primaire epiblast, de oorspronkelijke larvenhuid, heeft afgestroopt en zich zelfstandig voortbeweegt te midden van de gelei-massa, waarin de eieren gezamenlijk omhuld waren en die nu tot voedsel voor de jonge dieren dient. Het behoeft geen betoog, dat ook deze beide laatstgenoemde spierlagen alleen uit mesoblast ontstaan. Men vindt nl. buiten tegen de cellen van het hypoblast in stadiën, als bijv. dat van fig. 64, 66, 69 en 70 duidelijk verspreide kernen, die van de zwervende elementen afkomstig zijn en die het bedoelde opbouwende materiaal zullen leveren. Vooral springt dit weder in het oog in de overlangsche middellijn van den rug (fig. 64), omdat hier ter plaatse uit deze zelfde cellen, behalve de genoemde spierlagen, ook nog de slurpscheede met hare eigene spierelementen ontstaan zal. Deze slurpscheede nu vormt zich eveneens eerst laat; lang nadat de slurp zich reeds vrijelijk in de dorsomediane ruimte tusschen het hypoblast en den twee cellagen dikken huidspierzak heen en weder bewogen heeft (cf. fig. 66 en 81).

Op deze verschijnselen, die hier slechts ter loops worden aangestipt, komen wij zoo

straks uitvoeriger terug. In de eerste plaats moeten wij meer in bijzonderheden de lotgevallen van de eerst gevormde eindproducten der zwervende mesoblast-cellen vervolgen; de buitenste overlangsche spieren en het zenuwstelsel. Op één belangrijk feit mogen wij reeds in den aanvang nogmaals de aandacht vestigen, het feit nl. dat hier het zenuwstelsel zich niet in het secundaire epiblast ontwikkelt, maar uit mesoblastische elementen wordt opgebouwd, die zich terzelfder tijd van de primaire kiembladen hebben afgesplitst, als het secundaire epiblast daaruit ontstond.

Dit feit, dat van overwegend belang is voor de juiste beoordeeling van de verschillende phases in de ontwikkelingsgeschiedenis van *Lineus* en van de vergelijkbaarheid dezer phases met die welke bij andere ongewervelde dieren worden aangetroffen, brengt thans onze beschouwingen omtrent de verdere vorming van huidspierzak en zenuwstelsel tot een betrekkelijk eenvoudig schema terug. Immers door directe waarneming is vastgesteld, dat alleen de buitenste cellige huidlaag uit het secundaire epiblast zijn oorsprong neemt (fig. 68). Evenzoo, dat wij alle spierlagen en het daarbinnen besloten zenuwstelsel van de zwervende cellen moeten afleiden. Wat den slurp betreft, zoo is ook hier het binnenste celbekleedsel onmiddellijk uit het primaire epiblast te voorschijn gekomen en langs den voorrand met het secundair epiblast van de beide kopplaten samengegroeid (fig. 55—59), terwijl daarentegen de spierlagen van den slurp alweder uit mesoblast-cellen haren oorsprong nemen. Ook voor deze bewering leveren de doorsneden recht positieve argumenten, zooals uit de doorsneden van fig. 58, 59 en 81 blijkt.

Omtrent de ontwikkelingswijze van de spierlagen uit de mesoblast-cellen valt op te merken, dat in de vroege phase de overgang van meer neutrale embryonale cellen tot spiervezels gemakkelijk kan worden gadeslagen.

In fig. 64 zijn bij *Mes* cellen afgebeeld, onmiddellijk grenzende aan het integument en waarbij aan de eene zijde recht duidelijk de zich ontwikkelende spiervezels waarneembaar zijn.

Deze in een laag geplaatste cellen zijn de eerste voorloopers van de uitwendige overlangsche spierlaag, onmiddellijk daaronder vindt men de zenuwlaag in haren primitieven toestand. Alleen in preparaten als de in fig. 69 en 70 afgebeelde mag men deze met eenige meerdere zekerheid met dien naam bestempelen. Het blijft echter steeds min of meer onzeker in deze nog ongevormde embryonale elementen zenuwweefsel te herkennen en alleen de kennis van het volwassen dier geeft ons tot bovenvermelde interpretatie het recht.

De vorming van de zenuwstammen en van de buitenste overlangsche spierlaag geschiedt met volkomen gelijkmatigheid althans in het geheele lichaam achter de kopspleten.

De vorming van de hersenen en de spierlagen in den kop verdient eene eenigszins meer uitvoerige bespreking. Ook deze ontstaan uit mesoblast-cellen, die zich zeer spoedig ophoopen tegen de binnenvlakte der daar optredende secundaire epiblast-schijven (fig. 44, 46, 60) en wel op de wijze zooals het hierboven (blz. 19) reeds aangeduid werd. In die celmassa differentieert zich spoedig — al is het aanvankelijk niet van elkaar te onderscheiden — spierweefsel en zenuwweefsel.

Dit laatste is kort daarna zóóver gedifferentieerd, dat men den eigenaardigen omtrek

der hersenlobben en de vezelige balken, die in het midden daarvan worden aangetroffen, duidelijk onderscheiden kan (fig. 75—78). De verdere groei dezer hersenlobben, die in doorlopend verband staan met de zich op dezelfde wijze vormende zijdelingsche stammen, levert geene vermeldenswaardige bijzonderheden op. Daarbij moet alleen niet vergeten worden, dat de achterste bovenste hersenlobben (de zoogen. zijdeorganen met hunne inwendige geciliëerde holte) reeds ter plaatse voorhanden waren (fig. 61, 100), vóór de vorming der voorste hersenlobben nog was begonnen, daar zij zich ontwikkeld hebben uit de instulpingen hierboven beschreven, die links en rechts van de mondopening werden aangelegd. Hoe zij met de voorste hersenlobben samensmelten, zullen wij in de volgende paragraaf, die meer bijzonder over het zenuwstelsel handelt, te bespreken hebben.

Omtrent den slurp is reeds hierboven gebleken, dat alleen zijn inwendig celbekselsel van epiblastische herkomst is. Reeds in zeer jonge stadiën treedt in dit epiblastisch celbekselsel eene eigenaardige differentiatie op, die tot de vorming van netelelementen in die cellen aanleiding geeft, welke o. a. in het stadium van fig. 87 reeds zeer duidelijk zijn te herkennen.

Het tweede feit, dat voor de wordings-geschiedenis van den slurp van veel belang is, werd ook reeds vermeld en laat zich evenzeer gemakkelijk vervolgen, het feit nl. dat de spierwand van den slurp, die zich om dit celbekselsel heenlegt, alweder afkomstig is van de zwerfende cellen, die wij eveneens de spierlagen in den kop en het zenuwstelsel zagen leveren. Vooral in den kop kan deze wijze van slurpvorming en slurpgroei op voldoende wijze geconstateerd worden en eene vergelijking van de fig<sup>n</sup>. 58, 59 en 81, nader geschematiseerd in 98, 101 en 102, zal wat dienaangaande besproken is, meer aanschouwelijk maken. Daarbij komt nog, dat ook in den kop nog eerder optreedt dan in den romp het weefsel van de slurpscheede, waarin zich de slurp vrij rondbeweegt. Deze slurpscheede, die zich in den kop tot kort vóór de hersen-commissuren uitstrekt, om daar met het spierweefsel van den kop te versmelten (fig. 81), ontstaat ook weder uit de mesoblast-cellen. In het gedeelte van het lichaam, dat zich achter de hersenen uitstrekt, ondervindt intusschen de vorming van de slurpscheede eene zeer belangrijke vertraging in vergelijking met de vorming van den slurp.

Terwijl namelijk de slurp zich betrekkelijk snel in achterwaartsche richting uitstrekt en het op doorsneden blijkt, dat hij nog uit slechts twee cellagen bestaat, waarvan de eene als het epithelium, de andere als de spierwand moet worden opgevat (fig. 66 en 81), blijkt het vooral duidelijk op overlansche doorsneden, dat hij zich ook op dit stadium reeds aan den lichaamswand heeft vastgehecht en wel met den nog slechts uit enkele mesoblast-cellen bestaanden retractor (fig. 81), die onmiddellijk op de zich daar vormende spierlagen van het lichaam is ingeplant, niet zooals men wellicht, naar het volwassen dier oordeelende, zou vermoeden, op de slurpscheede. Deze laatste toch ontbreekt rond dezen slurp, die niettemin reeds een zekere bewegelijkheid bezit.

De slurp zelve beweegt zich dus vrij in de ruimte, die overblijft tusschen den lichaamswand en den darm (fig. 64 A, 67 *Prs*, 80 *Pr*, 81, 98 en 102), welke ruimte, zooals uit de preparaten en teekeningen ten duidelijkste blijkt, niet een bepaaldelijk voor den slurp

gevormde holte is, ook niet door splijting in het mesoblast tot stand kwam (schizocoel), evenmin tot eene uitstulping van het archenteron kan teruggebracht worden (enterocoel), maar niet anders is dan de oorspronkelijke klievingsholte, zooals zij direct tot in de stadiën van fig. 1—5 kan vervolgd worden. Nu noemt men deze holte, wanneer men het stadium van fig. 1—6 bedoelt, het blastocoel. Het komt mij wenschelijk voor, ten einde begripsverwarring te voorkomen, om dezen naam tot de holte die in het blastula-stadium aanwezig is te beperken en nu aan zoodanige holten in het larvenlichaam en in het lichaam van het volwassen dier, die de onmiddellijke voortzetting zijn van die klievingsholte en die noch door splijting in het compacte weefsel (schizocoel), noch door instulping en afsnoering (enterocoel) tot stand zijn gekomen, een eigen naam te verleenen. Ik stel voor, in dat geval den naam archicoel toe te passen. Hij duidt aan, dat zoodanige holte inderdaad eene primaire beteekenis bezit en, in onderscheiding van de archenterische holte en hare derivaten, steeds *tusschen* de kiembladen moet gezocht worden, die hunnerzijds, hetzij door delaminatie, hetzij door invaginatie, tot de binnenste en de buitenste grenslagen van het lichaam zijn geworden. De zwervende mesoblast-cellen, afgestooten door epi- en hypoblast, geraken dus in het archicoel; terwijl zij zich daar plaatselijk ophoopen en aan verschillende weefsels het aanzijn geven, wordt intusschen de geheele ruimte niet door hen opgevuld: deze overblijvende ruimte, die nu verschillende eindbestemmingen kan erlangen, is het archicoel. Bij de Nemertinen behooren tot het archicoel de holte van de slurpscheede en die van het bloedvaatstelsel, zooals wij hieronder nog nader zullen toelichten.

Het zal wellicht in enkele gevallen niet gemakkelijk wezen een juiste grens te trekken tusschen archi- en schizocoel. Het is althans denkbaar en bij de bespreking van de bloedvaten der Nemertinen zal dit nog duidelijker in het licht treden, dat een gedeelte van het archicoel eerst schijnbaar met weefsel kan worden opgevuld of althans verdrongen, om eerst later, wanneer door den groei der weefsels de beschikbare ruimte is toegenomen, weder in het oog te vallen. Zoodanig verschijnsel is echter in den grond zeer verschillend van eene actieve splijting van mesoblastisch weefsel, waardoor een aanvankelijk niet bestaande holte wordt te voorschijn geroepen. Daarbij komt, dat de uitdrukking schizocoel, die door HUXLEY werd ingevoerd, aanvankelijk een veel scherper en beperkter beteekenis had dan thans. HUXLEY zegt uitdrukkelijk (*Quarterly Journal of micr. Sc.* Vol. XV, p. 54), dat bij de Schizocoela «a perivisceral cavity is formed by the splitting of the mesoblast.»

De gebroeders HERTWIG, in hunne nadere bijdragen tot onze kennis van het coelom, hebben deze uitdrukking op de lichaamsholte van vele ongewervelde diervormen toegepast en de neiging bestaat om alle holten, die in zoodanige weefsels als door hen tot het mesenchym gerekend worden, voorkomen, met den naam schizocoel te bestempelen. En op de vraag: «Wie verhält sich das Schizocoel der Mollusken zu dem Blastocoel ihrer Larven?» (*Coelomtheorie*, blz. 13), antwoorden zij: «Von Anfang an ist ein weites Blastocoel vorhanden, dessen Raum durch die zunehmende Gewebebildung eingeschränkt wird. Die übrig bleibenden Spalten sind die ersten Anlagen des Schizocoels, dass<sup>s</sup> sich nun secundär wieder zu einem einheitlichen Raum gestaltet. Zwischen Blastocoel und Schizocoel würde sich demnach eine ununterbrochene Continuität nachweisen lassen.»

De vraag of zoodanige holten feitelijk door splijting — een secundair en actief verschijnsel! — ontstaan, dan wel of zij eenvoudig uitgespaard blijven tijdens den groei van het mesoblast, wordt hiermede voor goed op den achtergrond geschoven. Toch zijn waarlijk die verschijnsels belangrijk van elkander verschillend en is het niet wenschelijk den door HUXLEY ingevoerden term zoo rekbaar te maken. Te meer zal men mij de wenselijkheid toegeven van scherpe begrenzing van begrippen en woorden te dezer zake, wanneer men bedenkt, dat eene actieve splijting van het mesoblast bij de Vertebraten en de hoogere Evertebraten voorkomt, die men niettemin algemeen als een vormingswijze van echt enterocoel beschouwt.

Streng aan HUXLEY'S terminologie vasthoudend zouden wij hier den naam schizocoel moeten toepassen en hij zelf legde zich ook de vraag voor: «whether the splitting of the mesoblast in the vertebrata may not have a different meaning from the apparently similar process in the Arthropoda, Annelida and Mollusca (l. c. p. 56).

Deze vraag, die, wat enkele dezer afdeelingen betreft, toch wel bevestigend moet beantwoord worden, is tevens het bewijs, dat de naam schizocoel niet gelukkig gekozen was. In plaats van haar te doen vervallen hebben O. en R. HERTWIG hare beteekenis nog zeer belangrijk verruimd. Mij komt dit ongeraden voor. Vandaar mijn voorstel, om, wanneer aangetoond kan worden, dat de holte *van den aanvang af* bestaan heeft, den naam archicoel toe te passen en den naam schizocoel te behouden voor die gevallen, waarin eene lichaamsholte door actieve splijting ontstaat en definitief kan uitgemaakt worden, dat zij noch van het archicoel, noch van het enterocoel op eenigerlei wijze een derivaat is.

De hypothese, die ook in een deel van het bloedvaatstelsel der Vertebraten het archicoelom terugvindt, en die reeds door BÜRSCHLI (Morph. Jahrb. Bd. VIII, S. 474) werd uitgesproken, kan aan de hier beschreven feiten uit de ontogenie der Nemertinen inderdaad krachtige argumenten ontleenen.

V. KENNEL spreekt op blz. 202 van zijn onderzoek over Peripatus (Arb. a. d. Zool. Institut zu Würzburg, Bd. VII) van de holte tusschen den darmwand en de gereduceerde «Segmenthöhlen» (werkelijk metamere holten in het mesoderm), welke laatste zich in de voetstompjes teruggetrokken hebben. Schertsenderwijze slaat hij hiervoor den naam neutrocoel voor. Het verdient onderzoek en overweging, of ook deze holte niet tot het archicoel behoort, m. a. w. of ook hier niet de oorspronkelijke klievingsholte aanvankelijk verdrongen werd, om, na reductie van de mesodermale holte, op nieuw en ongehinderd op den voorgrond te treden.

Wij keeren thans terug tot de vorming van de slurpscheede. Wij zagen dat zij in den kop vóór de hersenen reeds ver gevorderd is, wanneer in den romp van haar nog niets valt te ontdekken. Werkelijk treedt zij hier niet eerder op, voordat ook in den lichaamswand naast de buitenste overlangsche spierlaag de later verschijnende kringspierlaag en de binnenste overlangsche spierlaag gevonden worden. Gelijktijdig daarmede zien wij bepaalde cellen zich rondom den slurp rangschikken op dezelfde wijze als dit in den kop reeds vroeger geschiedde en thans in aansluiting daaraan ook in den romp de slurpscheede ontstaan. De eerste fasen der slurpscheedevorming in den romp vindt men

afgebeeld in fig. 64 en 66, iets latere in fig. 79—81, terwijl fig. 87 aangeeft hoe in den kop de slurpscheede reeds vroeg als herkenbaar epithelium, uit mesoblast-cellen ontstaan, binnen den ring der hersencommissuur aanwezig is. Het duurt echter nog geruimen tijd, eer in de slurpscheede van kop of romp werkelijk spierachtige elementen tot duidelijke ontwikkeling zijn gekomen.

Over den verderen groei van de slurpscheede kunnen wij heenstappen. In het spierweefsel, dat haren wand opbouwt, laten zich nog overlansche en circulaire lagen van verschillende dikte herkennen, terwijl aan de binnenvlakte, die naar de holte van de scheede is toegekeerd, een epithelium-bekleedsel gevonden wordt (fig. 67). Dit epithelium, zoowel als de vrije cellen, die in het vocht van de slurpscheede zwevende worden aangetroffen, is evenzeer van veel lateren datum dan de slurp zelve en met het spierweefsel van de scheede uit de zwerfende mesoblast-cellen gevormd <sup>1)</sup>.

Ook de differentiatie van verschillende spierlagen in den slurpwand zelf kan ons thans slechts in beperkte mate belang inboezemen, het behoort meer tot de verdere wasdomsverschijnselen der jonge Nemertine dan tot de embryologische processen. Afzonderlijke vermelding verdient, dat de slurp door krachtige zenuwstammen, die nabij de voorste hersencommissuren naar binnen treden en wel ter plaatse waar hij met het spierweefsel van den kop samenhangt, geïnnerveerd wordt, en dat, nu de wijze van ontstaan, zoowel voor de hersenen als voor den spierachtigen slurpwand door ons vervolgd is, deze innervatie blijkbaar op eene eenvoudige wijze kan tot stand komen, daar beide organen gelijktijdig en wel uit gelijksoortig materiaal, waarvan de onderlinge samenhang nooit is afgebroken, worden opgebouwd.

Wij hebben nog slechts een enkele opmerking toe te voegen aan onze bespreking van het ontstaan der spierlagen van den lichaamswand. Vooreerst verdient het de aan-

---

1) Er verdient te dezer plaatse op gewezen te worden, dat deze uitkomsten, voor zoover zij het ontstaan van de slurpscheede betreffen, geenerlei onmiddellijken steun schijnen te verschaffen aan de voor twee jaren door mij uitgesproken hypothese (Verh. v. d. Kon. Akad. v. Wet. Amst. dl. XX), die in de slurpscheede eene homologe vorming met de chorda dorsalis der Vertebraten meent te mogen zien, terwijl de slurp zelve met de hypophysis cerebri homoloog zou zijn. Lettende op de verschijnselen bij Amphioxus, zou men geneigd zijn te verwachten, dat, zoo deze vergelijking voor zoover het chorda en slurpscheede betreft, opging, ook eene min of meer overeenkomstig vormingsproces tusschen deze beide moest kunnen worden aangetoond. M. a. w., wanneer het gebleken ware, dat de slurpscheede der Nemertinen als een dorsomediane afsnoering van het hypoblast tot stand komt, zou deze hypothese daaruit een krachtig argument hebben kunnen putten. Dit nu is, zooals wij gezien hebben, niet het geval. Wij moeten echter niet vergeten, dat, zoo eene dergelijke bevestiging al blijkt te ontbreken, evenmin de onhoudbaarheid der hypothese door ons onderzoek wordt aangetoond. Immers, waar wij de dorsomediaan gelegen slurpscheede uit zwerfende cellen zagen ontstaan en ons herinneren, dat de zwerfende cellen voor een deel uit het hypoblast te voorschijn komen, is het niet onmogelijk, dat latere, nog meer gedetailleerde onderzoekingen zouden kunnen aantoonen, dat juist die zwerfende cellen, waaruit de slurpscheede ontstaat, alle door het hypoblast en wel ter plaatse, waar zij aangewend worden, d. i. dorsomediaan worden afgescheiden.

En in zoodanig geval — dat door onze uitkomsten geenszins onwaarschijnlijk gemaakt wordt — zou de vergelijkbaarheid tusschen slurpscheede en chorda dorsalis eene zeer onmiddellijke zijn.

dacht, dat overal tusschen de spierbundels bij de volwassen dieren een kernvoerend bindweefsel wordt aangetroffen en dat dit bindweefsel zich binnen de spierlagen, tusschen deze en den darmwand, eveneens in doorlopenden samenhang uitbreidt, een samenhang die alleen verbroken wordt door de holten van het bloedvaatstelsel en die van de geslachtsproducten. De zwerfende mesoblast-cellen geven dus aan zoodanig compact lichaamsparenchym het aanzijn en de buitenste lagen hiervan differentiëren zich grootendeels tot spierweefsel.

Bij jonge exemplaren, die eene lengte hebben van eenige millimeters, vindt men dat de beteekenis van deze cellige grondmassa, te midden waarvan spiervezels ontstaan, nog meer op den voorgrond treedt, doordien hier midden in de buitenste overlangsche spierlaag een duidelijke, kringvormige, nog niet tot spierweefsel gedifferentieerde laag optreedt, die zich wellicht het best vergelijken laat met de cambiumlaag der hoogere planten. In deze laag toch schijnt hoofdzakelijk de dikte-groei der overlangsche spierlaag tot stand te komen, hier schijnt de overgang van meer neutrale cellen tot spierweefsel plaats te grijpen en inderdaad is zij dan ook bij oudere en volwassen individuën verdwenen (fig. 88 en 98, Ec).

Reeds hierboven werd opgemerkt dat de kringspierlaag en de binnenste overlangsche spierlaag later gevormd worden dan de buitenste overlangsche.

Van hun eerste optreden geven de fig<sup>n</sup>. 69 en 70 eene voorstelling. Zij strekken zich niet verder voorwaarts uit dan de achterste hersenlobben, hier verdunt zich de kringspierlaag gaandeweg, om in den plooi tusschen voorste en achterste bovenste hersenlobben geheel op te houden. Het verdient opmerking, dat dit punt juist overeenstemt met de plaats van samensmelting tusschen de voorste en achterste schijven, op welke plek zich, zooals wij zagen, de achterste hersenlobben kort na haar ontstaan nestelen (fig. 61, 77, 100). Reeds BARROIS maakt melding van deze scherpe grensscheiding die kop en romp uiteenhoudt en bij welke de kringspierlaag en de binnenste overlangsche spierlaag ophouden.

## II. Het Zenuwstelsel.

De hoofdpunten, die betrekking hebben op het eerste ontstaan van het zenuwstelsel, werden reeds in de vorige paragrafen vermeld. Wij zagen daar, hoe in de laag zwerfende mesoblast-cellen, die zich tegen het secundaire epiblast aanleggen, al spoedig eene nadere differentiatie ontstaat, waardoor een gedeelte dier cellen tot de spiervezels der buitenste overlangsche laag, een ander gedeelte tot de zenuwcellen wordt. Fig. 69 bewijst, dat niet alleen in een betrekkelijk vroeg stadium de zijdelingsche verdikkingen, die tot de laterale stammen worden, reeds als zoodanig herkenbaar zijn (cf. fig. 66 en 70), maar dat ook de celgroepen dezer verdikkingen, die ontwijfelbaar tot de definitieve gangliëncellen worden, zich zoowel in dorso-mediane als in ventro-mediane richting voortzetten in eene laag cellen (fig. 88 en 89), die in vorm en kleurstofopname geheel op ééne lijn staan met die zich in wording bevindende gangliëncellen en in ligging geheel overeenkomen met de cilindrische

laag zenuwweefsel, die bij het volwassen dier terzelfder plaatse, d. w. z. tusschen buitenste overlansche en kringspieraag wordt aangetroffen. De histologische verschillen, die reeds in dit vroege stadium tusschen deze laag en die der zich in wording bevindende overlansche spiervezels gevonden worden, geven ons naar alle waarschijnlijkheid het recht om werkelijk die laag (die in fig. 88 en 89 door eene donker roode kleur wordt aangeduid) als zenuwlaag te bestempelen.

En is zoodanige homologiseering juist, dan blijkt het, dat inderdaad deze zenuwplexus op wier bestaan door mij in eene vroegere verhandeling het eerst werd opmerkzaam gemaakt, van primair belang geacht mag worden.

Daarbij moeten wij letten op het vroege embryonaalstadium, waarin zij optreedt en op de zooveel belangrijker afmetingen, die zij in dit vroege stadium in verhouding tot de omliggende weefsels bezit.

Naar voren strekt zij zich niet verder uit dan tot de hersenen, in den kop vindt men bij Lineus de vertakkingen van bepaalde zenuwstammen, die uit de hersenen ontspringen. Zoodanige afzonderlijke zenuwen ontbreken in den romp, alleen met uitzondering van den zoogen. nervus vagus, die zich naar den oesophagus begeeft. Over de vorming van deze kleinere zenuwen kunnen alleen veel latere stadiën licht werpen, in de door mij onderzochte waren zij nog naauwelijks waarneembaar. Trouwens het is aan geen twijfel onderhevig of ook zij ontstaan uit de zwerfende mesoblast-cellen.

Er blijven ons nu de belangrijke organen ter bespreking over, die door mij (Verh. Kon. Akad. Amst. 1880) het eerst als integreerende deelen van het zenuwstelsel, zoogen. achterste bovenste hersenlobben, beschouwd zijn. Vroegere onderzoekers (BARROIS, KEFERSTEIN, MAC INTOSH.) hadden aan deze organen den meer neutralen naam van zijdeorganen, hersenzakken, olfactorische lobben, zijdelingsche lobben, enz. gegeven.

De hoofdpunten van hunne ontwikkeling en van het verschijnsel der eigenaardige plaatsverwisseling, waaraan zij onderhevig zijn, werden hierboven (blz. 12 e. v.) reeds uitvoerig geschetst en daarbij melding gemaakt van de opgaven ons door vroegere onderzoekers omtrent hun ontstaan verstrekt.

Te dezer plaatse blijft ons dus nog slechts de bespreking over van de phases, die dit gepaarde apparaat in de verdere ontwikkelings-stadiën doorloopt. Voornamelijk laat zich dat verschijnsel terugbrengen op een toename in dikte van het blaasvormig gesloten zakje dat o. a. in fig. 61 is afgebeeld, kort nadat het op het grensgebied tusschen de voorste en achterste schijven is aangekomen. In die phase bestond het nog uit betrekkelijk weinige cellen, later (fig. 75—80) zijn deze belangrijk in aantal toegenomen en is dit orgaan zelfs massiever en meer in het oog vallend dan het voorste gedeelte van de hersenen. De hernieuwde gemeenschap van de inwendige holte met de buitenwereld komt eerst thans tot stand; niet in het stadium van fig. 61.

Immers, wanneer eenmaal de schijven samensmelten en de huid en de spierlagen dus een aaneengesloten geheel vormen, wordt de positie dezer organen van zelve een minder oppervlakkige dan in den aanvang. Dit verschil springt duidelijk in het oog door eene vergelijking van de fig<sup>a</sup>. 61 en 87. Komt ten slotte de communicatie van de inwendige holte

met de buitenwereld tot stand, dan valt daarbij eene kleine, naar binnen gerichte instulping van het epiblast in het oog, die als onderdeel van de later zoozeer in afmetingen toenemende, zijdelingsche kopspletten is op te vatten. Te dezen aanzien wordt dus het vermoeden van BÜTSCHLI — zij het ook wat de hoofdzaak betreft slechts zeer ten deele — verwezenlijkt.

De samensmelting van het weefsel der zijde-organen of achterste hersenlobben met dat van de voorste hersenlobben treedt ook in dit stadium op (zie o. a. fig. 87) en is bij het volwassen dier onmiskenbaar, zoodat ik de hierboven reeds uitgesproken stelling, dat deze instulpingen *van den aanvang af* als embryonaal-zenuwweefsel moeten beschouwd worden, nogmaals moet herhalen, hoe vreemd het verschijnsel verder ook schijnen moge. Dat de zijdelingsche uitstulpingen van het vooreinde van den oesophagus, waarvan de linksche in fig. 87 duidelijk zichtbaar is en die toch zeker wel dezelfde zijn als door BÜTSCHLI bij het pilidium werden waargenomen, nog eenig materiaal zouden afgeven, waaruit een gedeelte van deze achterste hersenlobben wordt opgebouwd, komt mij, na zorgvuldige vergelijking van de talrijke doorsneden, die ik van deze ontwikkelingsstadiën ter beschikking heb, in hooge mate onwaarschijnlijk voor. Het gelukte mij zelfs in enkele preparaten, waarvan fig. 87 er één is, aan te toonen, dat het eigenaardige, grootcellige weefsel, hetwelk bij het levende individu, door zijn eigenaardig lichtbrekingsvermogen, den indruk maakt van eene opeenhooping van vetbolletjes en dat achter in het zoogenaamde zijde-orgaan is waar te nemen (zie o. a. de desbetreffende afbeeldingen van het volwassen dier in mijne bovengenoemde verhandeling (20), direct uit het weefsel dezer achterste hersenblazen ontstaat, en dus niet uit het oesophageale celweefsel afkomstig is. Men neemt in het preparaat, waarnaar fig. 87 ontworpen werd, waar, hoe te dezer plaatse zekere cellen der achterste hersenblazen een verschillend aanzien verkrijgen van de hen omgevende en kan verschillende overgangstrappen van den oorspronkelijken celvorm tot die, waarin zij het blazige karakter verkrijgen en een spherisch lichaampje in hun midden bevatten, op den voet volgen.

Wij moeten thans, nu wij de spierlagen en het zenuwstelsel in hun wording vervolgd hebben, in het kort een blik slaan op hetgeen BARROIS hieromtrent mededeelt en zijne uitkomsten met de onze vergelijken. Wij zullen daarbij resumeerderwijze te werk gaan, hen, die meer bijzonderheden verlangen, naar de origineele verhandeling verwijzende.

Behalve de verschillen in zijne en onze resultaten waar het de vorming en het aantal der schijven betreft, treden ten aanzien der volgende ontwikkelingsperiode niet minder belangrijke afwijkingen tusschen ons beider uitkomsten in het licht.

Na de samensmelting van de voorste schijven met elkander, beschrijft hij eene, door de werkelijke doorsneden (zie Pl. III) gelogenstrafte samensmelting aller schijven tot eene «*plaque ventrale*» die zich vervolgens rugwaarts uitbreidt. Wij zagen daarentegen een afzonderlijke dorsale schijf ontstaan en de versmelting van deze met de achterste ventrale schijven tot een gesloten omhulling rond den darm veel eerder tot stand komen, dan de versmelting van deze laatsten met de voorste schijven.

Wat het ontstaan onzer zwerfende cellen betreft, die een zoo gewichtig aandeel

nemen in de vorming der verschillende weefsels, zoo zegt BARROIS dienaangaande het volgende (21, p. 44): «les cellules qui composent les quatre disques subissent à leur partie interne une dégénérescence, et donnent naissance à un amas de globules graisseux (gl.) qui demeurent quelque temps accumulés à la partie interne de chacun des disques, mais se disséminent ensuite irrégulièrement dans la cavité générale. Cette délamination en couche graisseuse interne et couche cellulaire externe, qui demeure la partie essentielle des disques, correspond à la délamination décrite par METSCHNIKOFF, ainsi qu'à l'accumulation des cellules étoilées décrite par BÜTSCHLI. Ces globules de graisse me semblent destinés à donner naissance au reticulum connectif, et la délamination des disques que nous observons à cette époque correspond, pour moi, à une division en reticulum connectif représenté par les globules, et couche stratifiée qui formera plus tard le tube musculaire de la paroi du corps.» Nog eenmaal (l. c. p. 91) komt hij op hetzelfde verschijnsel in de volgende woorden terug: «Le processus le plus remarquable de cette période consiste dans la délamination des disques en deux couches; l'intérieure composée de globules graisseux (onze zwerfende mesoblast-cellen) qui se disséminent dans la cavité du corps et qui représentent le reticulum connectif; l'externe, qui formera la peau du Némerte.»

In de werkelijkheid, zagen wij, geschiedt juist het omgekeerde. De mesoblast-cellen zijn geen afsplijtingsproducten van de schijven, om daarna vrij gelaten te worden in de holte tusschen epi- en hypoblast, maar zij hoopen zich juist op tegen de cellaag, waaruit deze schijven bestaan, nadat zij korten tijd als «Wanderzellen» in bedoelde holte worden aangetroffen.

En in plaats dat een verdere ontwikkelingsphase door BARROIS met juistheid geschilderd zou zijn in de volgende woorden: »La couche des disques éprouve une différenciation histologique, à la suite de laquelle une mince couche épidermique se forme à sa surface, tandis que sa presque totalité passe directement à la musculature du jeune Némertien et conserve une grande épaisseur,» zien wij integendeel, dat deze spiermassa in plaats van door splijting en proliferatie der schijven tot stand te komen, als het eindproduct moet beschouwd worden van de ophooping van zwerfende mesoblast-cellen, die zich tegen de schijven aanlegden.

Van het centrale zenuwstelsel, zegt BARROIS: «C'est au dépens d'une portion du tissu «des lames métastomiales que se différencient les cordons nerveux . . . . . les masses «ganglionnaires se différencient au dépens du tissu des lames prostomiales.» Te dezen aanzien bestaat er dus overeenstemming tusschen onze resultaten, met dien verstande, dat BARROIS zijne «lames prostomiales» en «metastomiales» als splijtingsproducten der schijven, ik ze daarentegen als ophooping van zwerfende cellen beschouwd wil zien, en wel op grond van wat de werkelijke doorsneden (vergelijk nog de fig<sup>n</sup>. 59, 60, 68, 69 en 70) ons leeren.

Ten aanzien van de achterste hersenlobben (zijde-organen) werden de verschillen tusschen onze en BARROIS' uitkomsten reeds hierboven (blz. 14) met de noodige uitvoerigheid in het licht gesteld.

Wij gaan thans over tot de bespreking van:

### III. Het bloedvaatstelsel.

Hebben wij hierboven aangegeven dat de holte van de slurpscheede niet anders is dan het archicoel, d. w. z. de holte die reeds van den aanvang af tusschen de beide kiembladen aanwezig is, zoo blijkt uit fig. 64, dat zoodanige beschouwing ook van toepassing is op het bloedvaatstelsel, althans op dat gedeelte er van, wat onder de slurpscheede gelegen is. De plaats toch, die later dit bloedvat zal innemen tusschen darm en slurpscheede, is ook hier onmiskenbaar een deel van het archicoelom, waarin nog niet door verdere ontwikkeling en differentiatie van de zwervende cellen, de spierachtige slurpscheede, het interstitieel bindweefsel en de vaatwand is te voorschijn gekomen (cf. fig. 67). Gaat dit proces in de volgende ontwikkelingsphases regelmatig zijnen gang, zoo valt het niet te ontkennen, dat in doorsneden van die phases de onmiddellijke continuïteit van de holte van het dorsale bloedvat moeilijk op ontwijfelbare wijze kan gedemonstreerd worden, terwijl evenmin de laterale vaten in de vroegste phases in de dwarse doorsneden worden aangetroffen. Integendeel schijnt in die vroegste phases (fig. 65, 66, 70), het hypoblast zóó eng tegen den lichaamswand aan te liggen, dat de aanwezigheid van zoodanig zijdelingsch lumen, afgaande op de preparaten, moet ontkend worden.

Intusschen, waar wij slechts te kiezen hebben tusschen twee mogelijkheden, òf dat het bloedvaatstelsel — en wel met inbegrip van de belangrijke lacune rond den oesophagus en van dat gedeelte van het dorsale vat dat *in* de slurpscheede verloopt — door een splijtingsproces *ad hoc* in het lichaamsparenchym te voorschijn geroepen wordt, òf dat het met de slurpscheede — waarbinnen het gedeeltelijk is opgesloten! — de laatste overblijfsels van het archicoelom representeert, van die holte in een woord, waarin reeds tijdens het blastula-stadium vocht bevat en vochtbeweging mogelijk was, zoo lijdt het geen twijfel of de laatste vormingswijze is de meest aannemelijke. Bovendien vereenvoudigt zoodanige opvatting het vraagstuk naar de beteekenis van het bloedvaatstelsel in deze diergroep zeer belangrijk, daar zij in dat stelsel — zooals voor de slurpscheede ontwijfelbaar kan worden aangetoond — niet eene nieuwvorming ziet, maar een zeer primair orgaanstelsel, dat alleen tijdelijk, wanneer de verschillende inwendige organen zoo krachtig groeien, dat zamenpersing binnen den niet snel genoeg toenemenden lichaamswand onvermijdelijk is, uit het oog verloren wordt. En al heeft het er den schijn van, alsof het stelsel der bloedruimten eerst daarna *de novo* gevormd wordt, mij komt het voor dat zoodanige nieuwvorming in het wezen der zaak niet plaats vindt. Te minder, omdat ik aan talrijke doorsnedenreeksen kon vaststellen — en de fig<sup>n</sup>. 72—81 geven daarvan een duidelijk beeld — dat althans de bloedlacune *bl* rondom den oesophagus, die zich bovendien voortzet in den kop (fig. 83), niet alleen de onmiddellijke voortzetting van het archicoelom is, maar vooral, dat daar ter plaatse dit archicoelom bij voortduring ruim en wijd blijft, en *niet* tijdelijk verdrongen wordt.

Belangrijk is ook het feit, dat de achterste hersenlobben (zijde-organen) ook in het volwassen dier geheel door die bloedlacune van den oesophagus omgeven worden. Niet-tegenstaande zij naar voren met de hersenen en terzijde dóór den spierwand heen met de

buitenwereld in verband zijn getreden, blijft dus nog haar hoofdmasse in de holte liggen, waarin wij ze het eerst zagen optreden, in het archicoel. Fig. 75—79, die deze zelfde organen in vroege embryonale phases vertoonen, zijn te dien aanzien bij uitstek leerzaam. Deze verklaring althans ligt meer voor de hand, dan eene andere, die deze ligging aan een secundaire omgroeiing van de achterste hersenlobben door het bloedvaatstelsel zou willen toeschrijven. Zoodanige verklaring zou meer gewrongen zijn dan eerstgenoemde.

Een derde mogelijkheid: dat nl. het bloedvaatstelsel bij deze diergroep door uitholling van oorspronkelijk soliede celstrengen en celgroepen tot stand zou komen, is door de preparaten van deze en volgende stadien *ten eenenmale buiten gesloten*.

#### IV. Het watervaatstelsel en de geslachtsorganen.

Aan hetgeen hierboven omtrent de eerste vorming van de nephridia in een betrekkelijk vroeg embryonaal stadium gezegd werd, heb ik hier ter plaatse niets toe te voegen; ik wees er reeds op, dat juist te dezen aanzien voortzetting der waarnemingen en nauwkeurige opgave omtrent eventueele tusschentrappen in de ontwikkeling, zeer gewenscht zijn.

Ten aanzien der geslachtsorganen kan ik evenzeer kort zijn. Preparaten als de in fig. 88 en 89 afgebeelde, geven grond aan de bewering, dat de van elkander afgescheidene, telkens tusschen twee blindzakken van het darmkanaal geplaatste zakjes, die, zooals bekend is, bij het volwassen dier de geslachtsapparaten uitmaken, *door instulping van het epiblast tot stand komen*.

Althans in eene doorsneden-serie van een zeer jong individu van weinige millimeters vind ik de geslachtsklieren op de hier afgebeelde wijze in regelmatige metamerie links en rechts aangelegd, waarbij op te merken valt, dat de meer achterwaarts in het lichaam gelegene reeds verder ontwikkelde geslachtsproducten — *in casu* eieren — bevatten. De in het oog vallende, binnenwaarts gerichte buiging van het epiblast, die de opening naar buiten vormt van deze embryonale geslachtsklier, levert een argument voor de zoeven geopperde hypothese. En zulks te meer, omdat deze openingen, die zonder uitzondering *onder de zenuwstammen gelegen zijn, op lateren leeftijd verdwijnen* en in de periode der geslachtsrijpte de uitwendige geslachtsopeningen, waardoor de geslachtsproducten naar buiten gevoerd worden als nieuw-vormingen ontstaan moeten, daar zij bij *Lineus obscurus* als eene dubbele rij poriën *aan de rugzijde* waarneembaar zijn.

Doorsneden bewijzen onwederlegbaar, dat deze definitieve uitvoerkanalen *boven de zenuwstammen* gelegen zijn en dus in geenerlei verband staan tot de oorspronkelijke instulpings (?) openingen (fig. 88 en 89) van de geslachtsklieren in haar eersten aanleg.

Stadiën van de allervroegste ontwikkelingsphases der geslachtsorganen, voorafgaande aan het in fig. 68 afgebeelde, waardoor dit vermoeden tot zekerheid zou kunnen worden verheven, ontbreken mij tot heden, zoodat hier inderdaad alleen van eene vermoedelijke wijze van ontstaan der geslachtsorganen, geenszins van eene met zekerheid geconstateerde sprake kan zijn. Ook daarom acht ik het hier niet de plaats om reeds nu op enkele punten uit het maaksel van nog primitiever georganiseerde Nemertinen te

wijzen, die nadere argumenten leveren voor de hypothese, dat bij de Nemertinen de geslachtsklieren als epiblastische instulpingen moeten beschouwd worden.

### V. De cellige huidlagen.

De laag, die bij de afsplijting der schijven uit het primaire epiblast te voorschijn komt, en die, nadat zich mesoblast-cellen als eene binnenste laag daartegen hebben aangelegd, tot een zamenhangend geheel rondom het geheele larvenlichaam versmelt, is, zooals ook uit de hierboven gegeven beschrijvingen volgt, de huidlaag van het jonge dier. En niets anders dan de huidlaag. Zij was bij haar ontstaan één celrij dik, zij blijft dit tot op eene late larven-periode, wanneer zich reeds betrekkelijk dikke spierwanden onder haar uit de mesoblast-cellen ontwikkeld hebben. Reeds vroeg treden in deze cellige huidlaag bepaalde cellen, als afscheidende, als kliercellen op.

De fig<sup>n</sup>. 69—71 geven daarvan de bewijzen en doen ons tevens den overgang zien van zoodanige cellen, in welke het optreden van korreligheid en het verbleeken van de kern, de eerste phase van hare omvorming tot kliercellen kenschetst (fig. 69 en 70), tot andere, waarin die korrelige massa reeds geheel het karakter heeft aangenomen van het eigenaardige secreet, dat door deze ééncellige klieren, ook bij het volwassen dier, wordt afgescheiden (fig. 71 en 87). Tevens is in dit laatst bedoelde preparaat de cuticula, die de huidcellen bedekt en op welke de cilia zijn ingeplant, ter plaatse waar de kliercellen naar buiten uitmonden, doorboord.

Een nog vroeger ontwikkelingsstadium van de huid geven de fig<sup>n</sup>. 63 en 64. Bij het eene is de huidlaag horizontaal getroffen en ziet men hoe de kernen betrekkelijk wijd uiteen staan en heldere ruimten tusschen zich bevatten. Deze ruimten, schijnbaar vacuolen, zijn de allereerste phases van het ontstaan der kliercellen te midden van het epithelium. In het nog vroegere stadium, het stadium nl. waarop de schijven als secundair epiblast van het primaire epiblast hebben losgelaten en toch nog ieder op zichzelf staan, valt op te merken, dat de celkernen veelal op ééne rij en wel in het midden der cellen gelegen zijn (fig. 23, 58 en 68).

In het verstgevorderde larven-stadium, dat door mij onderzocht werd, was het integument niet verder ontwikkeld dan fig. 87 aangeeft. Het komt mij voor, dat ook de diepere klierlaag, die bij volwassen dieren in de huid wordt aangetroffen, op lateren leeftijd uit deze zelfde cellaag gedifferentieerd wordt, terwijl het steunend bindweefsel, dat in dit diepere stratum van de huid meer op den voorgrond treedt, als het verst naar buiten reikende eindproduct van het mesoblast zal moeten beschouwd worden. Deze uitspraak berust intusschen voorshands nog niet op directe waarneming.

Wat het trilhaarkleed van de huid betreft, dit ontstaat reeds vroeg, lang voordat al de schijven zijn samengesmolten, en is, zooals reeds hierboven werd opgemerkt, op de cuticula ingeplant.

## VI. De celbekleding van het darmkanaal.

Bij de bespreking der vroegste ontwikkelingsphases hebben wij gezien, hoe reeds in de allereerste stadiën (fig. 9) twee afdeelingen in het darmkanaal te onderscheiden zijn: de voorste loodrecht naar boven gericht, met eene centrale holte (*a*), die door den mond naar buiten opent en boven blind eindigt, de achterste (*A*), het ware mesenteron, die onder een hoek met het voorste gedeelte samenhangt en zich meer achterwaarts in het lichaam uitstrekt.

Deze beide gedeelten vertoonen reeds van den aanvang af verschil in de cellen, waaruit hun wanden zijn opgebouwd, althans wat de chemische eigenschappen betreft. Zeer algemeen ten minste is het verschijnsel, dat de conservatie-toestand van de beide hier bedoelde gedeelten bij hetzelfde individu verschillend is. Waarop dit verschil berust, heb ik niet verder kunnen nagaan; ik moet mij vergenoegen met te constateeren dat het bestaat.

De verdere rol, die deze beide gedeelten in de larve spelen, werd hierboven reeds geschetst.

De binnenwand van de voorste darmafdeeling is van den aanvang af met een dicht trilhaarkleed bedekt; de uitwendige opening wordt de definitieve mond, wanneer het primaire epiblast als larvenhuid wordt afgeworpen en het secundaire epiblast zich daar ter plaatse rondom den uitgang tot het darmkanaal aaneensluit.

Eindelijk verdient het opmerking, dat de definitieve oesophagus zich in het lichaam vóór de mondopening nog een klein eind voorwaarts in de richting van den kop uitstrekt en dat zich te dier plaatse de blinde uitzakkingen daaraan ontwikkelen, die door BÜRSCHLI en BARROIS gezien en door den laatsten verkeerd geïnterpreteerd werden. Dit stadium kan nl. BARROIS aanleiding gegeven hebben tot de bewering, dat deze achterste hersenlobben (*organes latéraux*) door een weefselsteel (*pédoncule*) met den oesophagus in verband blijven staan. Zoodanig verband blijkt nu in werkelijke doorsneden niet te bestaan, het is alleen een dicht aaneenliggen van het weefsel van beiden. Evenmin is er natuurlijk sprake van een samenhang van de holte der hersenlobben met die van den oesophagus, zooals zij door BARROIS uitvoerig geschilderd wordt; wij hebben hierboven (blz. 13 en 29) met voldoende uitvoerigheid het wordingsproces der achterste hersenlobben en hare holte nagegaan om hier niet in herhalingen behoeven te treden van onze wederlegging der uitkomsten van BARROIS.

En wat nu het achterste gedeelte van het darmkanaal betreft: de middendarm, die het echte mesenteron representeert; deze legt zich al dadelijk tegen de spierlagen van den lichaamswand aan (fig. 64—66, 70, 81).

De verdere ontwikkeling van dit gedeelte levert nog eenige duistere punten op. Althans leiden de uiterst talrijke doorsneden, die daarvan in mijn bezit zijn, geenszins tot overeenstemmende uitkomsten. Vooreerst biedt de conservatie-toestand, ook bij gebruik van identieke reagentia, somtijds zeer uiteenlopende verschillen aan, en terwijl het bij sommigen wil schijnen, alsof de geheele inhoud der hypoblast-cellen eene vette degeneratie

heeft ondergaan, is daarentegen bij weder anderen niet alleen een netwerk van protoplasma en vrij scherpe celgrenzen waarneembaar, maar zijn ook de kernen scherp gekleurd, en vertoonen zij verschil in grootte en karakter (fig. 29 en 30). Nog meer opmerkelijk is het feit, dat, terwijl wij bij BARROIS vermeld vinden, dat het binnenste deel dezer hypoblast-cellen naar binnen afgesnoerd en daaruit eene min of meer amorphe voedingsmassa gevormd wordt, die binnen den nu definitief gevormden darm komt te liggen, andere exemplaren (fig. 65, 66) van zoodanige afsplijting geen spoor vertoonen, hoewel zij in hetzelfde ontwikkelings-stadium verkeerden. Mij bevreemde dit te meer, omdat — zooals hierboven (blz. 19) reeds vermeld werd — ik weder andere exemplaren aantrof waarop de beschrijving van BARROIS in haar geheel paste en waarbij ik werkelijk binnen in den darm eene ophooping van celmateriaal met kernen aantrof (fig. 81), dat blijkbaar als voeding voor het jonge dier dienen kon, terwijl daarbij ook de darmwand als eene veel minder hooge cellaag dan aanvankelijk in het oog valt. Dat bij andere larven, zooals de in fig. 66 afgebeelde, dit verschijnsel blijkbaar uitbleef en de oorspronkelijke hypoblast-cellen in hun geheel tot het definitieve celbekselsel van den darm werden, is eene afwijking van den regel, waarop ik de aandacht wilde vestigen, maar waarvan ik niet in staat ben voorshands eene verklaring te vinden.

### Korte samenvatting van de resultaten van dit onderzoek en vergelijking daarvan met de reeds voorhandene gegevens omtrent de ontwikkelingsgeschiedenis der Nemertinen.

De lijst der verschillende natuuronderzoekers, die ons gegevens verschaffen omtrent de ontwikkelingsgeschiedenis der Nemertinen, vindt men uitvoerig aangegeven in het werk van BARROIS (21, p. 2). Volledigheidshalve heb ik haar in de hierachter volgende litteratuur-opgave overgenomen, zonder echter het voornemen te hebben in eene herhaling te vallen van het uitvoerig overzicht van den inhoud dier verschillende bijdragen, reeds door BARROIS terzelfder plaatse gegeven.

Die lijst is echter sedert 1877, toen het werk van BARROIS verscheen, toegenomen en op de resultaten van enkele dier latere onderzoekingen, moet zonder twijfel het oog gehouden worden, wanneer wij, onze uitkomsten samenvattende willen opmaken in welk opzicht de inhoud der vorige bladzijden nieuwe gezichtspunten voor de Nemertinen-embryologie oplevert.

Men houde het mij ten goede, zoo ik, ook ten aanzien dezer nieuwere schrijvers, niet in een uitvoerig overzicht treden en alleen zoodanige punten ter sprake breng, die op de hoofdzakelijke betrekking hebben.

Vooraf moet ik er vooral nadruk op leggen, dat ik de Nemertinen als echte Plathelminthen wensch te beschouwen en de opvatting huldig, die door O. en R. HERTWIG in hun «Coelomtheorie» en door mijzelf in het artikel «Nemertea» in dl. XVII der Ency-

clopaedia Britannica gegeven is, volgens welke van eene werkelijke lichaamsholte bij deze dieren geen sprake is, maar een continu samenhangende, gelatineuse bindweefsel-massa alle organen tusschen darmwand en lichaamswand volledig omsluit.

Eene eerste vraag van gewicht, die wij, in verband daarmee, aan het embryologische onderzoek hebben te stellen, is:

Van waar komen de holten, die, behalve de darm, te midden van dit lichaamsparenchym aanwezig zijn: de holten van de slurpscheede, van het bloedvaatstelsel, van de nephridia en van de geslachtsorganen?

Ons onderzoek geeft ten aanzien van de slurpscheede een positief antwoord. *Zij is de onmiddellijke voortzetting van de aanvankelijke klievingsholte.*

Ten aanzien van de bloedlacune, rond den oesophagus, zijn onze uitkomsten in dezelfde mate positief en is dus deze holte en dan met zeer groote waarschijnlijkheid ook de overlansche bloedvaten in het overige lichaam, van *geheel gelijksoortigen oorsprong als de slurpscheede, en dus onmiddelijk tot de klievingsholte terug te brengen.* Voor zoodanige holten sloegen wij den naam archicoel voor, in plaats van de namen blastocoel of schizocoel, die in verschillenden zin tot misvatting kunnen aanleiding geven.

De nephridia konden wij in hun aanvankelijken samenhang met de voorste darmholte bespieden. Van de geslachtsorganen mochten wij met groote waarschijnlijkheid een epiblastische herkomst aannemen.

Gelijksoortige opvatting van het ontstaan dezer verschillende holten in het Nemertinen-lichaam vinden wij bij vroegere schrijvers niet vermeld. Wel vinden wij bij BARROIS, (21, p. 200) aangegeven, dat ook hij in de holte der bloedvaten eene continuïteit meent te herkennen met de klievingsholte, maar aangezien hij dit tevens aanneemt voor de geslachtsholten, deze laatste bovendien eene rol laat spelen in de circulatie en eindelijk nog eene algemeene lichaamsholte aanneemt, waarin de bloedvaten zijn opgehangen — althans bij Hoplonemertea — zoo zijn zijne voorstellingen van deze verschillende holten in het Nemertinen-lichaam blijkbaar zóózeer met de resultaten van directe waarneming in strijd, dat wij hem te dezen aanzien geenszins als veiligen gids kunnen aannemen.

SALENSKY'S opgaven (26) van wat hij bij Nemertes vivipara vond, zijn al evenmin met onze resultaten in overeenstemming te brengen. Van de bloedvaten zegt hij: «Die-selben treten in Form von drei Stämmen schon lange vor der Bildung der Leibeshöhle auf.» Hij beschouwt de aanwezigheid van eene lichaamsholte niet alleen als vaststaande, maar zegt zelfs, nadat hij het mesoderm als een dubbel blad beschreven heeft, waarvan hij het binnenste splanchnopleura noemt: «Zwischen beiden Schichten bildet sich ziemlich spät die Leibeshöhle welche in der ganzen Länge des Embryos mit einem Male auftritt.» De holte van de slurpscheede «ist von der Leibeshöhle durchaus unabhängig.» Deze holte ontstaat door eene eigen splinging tusschen twee, de slurp omgevende cellagen.

Daar Nemertes vivipara niet door mij onderzocht werd, moet ik er mij toe bepalen er op te wijzen, hoe deze opvatting van SALENSKY ten eenenmale indruischt tegen de beschouwingen hierboven reeds geciteerd, waartoe de gebroeders HERTWIG en ik zelf gekomen zijn met betrekking tot het anatomisch maaksel der Nemertinen; beschouwingen

die zich toch baseeren op het vergelijkend onderzoek van een zeer groot aantal vormen, en als zoodanig meer gewicht in de schaal mogen leggen, dan de ter loops gedane waarneming van SALENSKY.

HOFFMANN (23, 24) heeft de embryologie van tetrastemma en malacobdella niet ver genoeg gevolgd, dat hij omtrent de wording der orgaanstelsels, die ons thans bezig houden mededeelingen zou kunnen doen: alleen de allereerste ontwikkelingsphases worden door hem vermeld.

Hebben wij ons tot hiertoe met de ontwikkeling der *holten* in het Nemertinen-lichaam bezig gehouden, thans moet een terugblik geworpen worden op het ontstaan der weefsels zelve, waaruit dat lichaam is opgebouwd. Zooals bekend is, wordt het epiblast in de ontwikkeling van die Nemertinen-geslachten (*Cerebratulus*, *Lineus*), bij welke wij de *Pilidium*-larve en de *Desor'sche* larve aantreffen in zekere phase van het ontwikkelingsproces als uitwendige larvenhuid afgestooten, en treedt een nieuw, een secundair epiblast, dat zich daaronder gevormd heeft, als de buitenste grenslaag van het larvenlichaam aan den dag. Terwijl dit secundaire epiblast bij de *pilidium*-ontwikkeling aan eene invaginatie, die op vier punten gelijktijdig aanvangt, zijn ontstaan verschuldigd is, volgens de overeenstemmende opgave van talrijke onderzoekers (14, 16), hebben wij in de voorafgaande bladzijden trachten aan te toonen, dat dit proces in de *Desor'sche* larve van *Lineus obscurus* gedeeltelijk eene *pseudo-invaginatie*, gedeeltelijk eene *delaminatie* is, terwijl hier de vorming van het secundair epiblast niet op vier maar op vijf punten gelijktijdig aanvangt.

Beide verschijnselen zijn aan BARROIS, den eenigen die zich uitvoerig met de embryologie van *Lineus* heeft bezig gehouden, ontgaan. De delaminatie kan, wat de dorsale epiblastschijf betreft, zóózeer in bijzonderheden vervolgd worden, dat wellicht nergens de uitspraak van O. en R. HERTWIG (*Coelomtheorie*, p. 36), dat nl.: «die Delamination ein Zellbildungsvorgang ist welcher zwar häufig beschrieben, niemals aber mit Sicherheit nachgewiesen worden ist,» gemakkelijker kan gelogenstraft worden.

Een volgend resultaat, dat het onderzoek der vorige bladzijden heeft opgeleverd, is, dat geen verdere delaminatie dezer secundaire epiblastschijven optreedt. Tegenovergesteld dus aan de uitspraak van METSCHNIKOFF (voor het *pilidium*) en van BARROIS (voor *Lineus obscurus*). Beide willen de spierlagen van den lichaamswand door splinging uit dit secundaire epiblast hebben zien te voorschijn komen, ons is echter gebleken, dat althans bij *Lineus obscurus*, deze spierlagen worden opgebouwd uit zwerfende mesoblast-cellen, die wij zoowel uit *epi-* als *hypoblast* haren oorsprong zagen nemen.

Het feit van het optreden van mesoblastische elementen tusschen beide kiembladen in zeer vroege ontwikkelingsstadiën werd waargenomen door SALENSKY, METSCHNIKOFF en BÜTSCHLI. METSCHNIKOFF (25) is de eenige, die aangeeft van welk kiemblad hij deze zwerfende cellen zag ontstaan en noemt als zoodanig het hypoblast. BARROIS' opgave omtrent het voorkomen van zwerfende cellen kunnen wij alweder ter zijde laten, daar hij ze almede als eindproducten derzelfde splinging opvat, die aan de binnenvlakte der secundaire epiblastschijven zou plaats grijpen. Ook HOFFMANN'S uitkomsten te dezen aanzien

blijven hier onvermeld, omdat zij niet op de Desor'sche larve of op het pilidium betrekking hebben. Het meest naderen de opgaven van BÜTSCHLI tot de resultaten van onze onderzoekingen.

*Als verdere producten van deze zwerfende mesoblast-cellen, die zich tusschen hypoblast en secundair epiblast rangschikken leerde dit onderzoek ons, behalve de spierlagen van den lichaamswand, nog kennen: den spierwand van den slurp, de celbekleding en den spierwand van de slurpscheede, de gelatineuse tusschenzelfstandigheid met de bindweefsel-elementen, die daarin vervat zijn, alsmede het geheele zenuwstelsel, zoowel hersenen als overlangsche stammen.*

Deze laatste bijzonderheid vooral verdient de aandacht: zij past voortreffelijk in de beschouwingen die O. en R. HERTWIG omtrent de Plathelminthen in hunne «Coelomtheorie» ontwikkeld hebben. Zij is bovendien in strijd met de algemeen heerschende meening, die ook bij Nemertinen het centraal zenuwstelsel onmiddellijk uit het epiblast wil afleiden, eene meening grootendeels steunende op de opgaven van METSCHNIKOFF (14, p. 55) en BARROIS. Ook SALENSKY meent (bij Borlasia (?) vivipara) bewezen te hebben, dat het centraal zenuwstelsel van zuiver epiblastischen oorsprong is. Hij schildert het ontstaan van eene «Scheitelplatte» en hoe van deze de twee laterale zenuwstammen achterwaarts uitgroeien.

SALENSKY komt hierdoor tot de gevolgtrekking, dat de laterale stammen der Nemertinen het homologon zijn van de oesophageaal-commissuur der Anneliden!

Ik moet er hier met nadruk op wijzen, dat bij Lineus obscurus ook in de verte geen spoor wordt aangetroffen van eene ontwikkelingswijze van het zenuwstelsel, zooals zij door SALENSKY geschilderd wordt, dat de laterale stammen op de hierboven beschreven wijze zich gelijktijdig differentieeren en niet naar achteren uitgroeien en dat hier aan eene homologiseering als door SALENSKY bedoeld wordt, door niemand kan gedacht worden.

Leggen wij ons ten slotte de vraag voor, of wij in dezen mesoblastischen oorsprong van het centraal zenuwstelsel een verschijnsel voor ons hebben, dat ook reeds op zich zelf voldoende zou zijn om een diepe kloof te scheppen tusschen deze vormen en zoodanige waar het zenuwstelsel in het epiblast ontstaat, dan ben ik zelf niet geneigd haar toestemmend te beantwoorden. Hierboven (bl. 9 en 22) wees ik er reeds op, dat er eene zekere waarschijnlijkheid *a priori* is, dat het zenuwstelsel zich bij voorkeur uit die mesoblast-cellen ontwikkelen zal, die uit het primaire epiblast te voorschijn kwamen. En in dat geval zou het feit van de verplaatsing dier vormelementen meer eene physiologische bijzonderheid dan een morphologisch grondverschil kenschetsen. Daar volgens O. en R. HERTWIG bij Coelenteraten (Actiniën) ook het hypoblast zenuwweefsel kan leveren, verliest echter die vraag nog meer van hare beteekenis. En, mijns inziens, mag dus de mesoblastische oorsprong van het centraal zenuwstelsel geenszins een aanleiding zijn om aan de Nemertinen en hare ontogenie het archaische karakter te ontzeggen, dat zij in zoovele opzichten onmiskenbaar vertoonen.

*Een gedeelte van het zenuwstelsel ontwikkelt zich intusschen op eene wijze die geheel verschillend is van het hier beschrevene mesoblastische ontstaan van hersenen en laterale stam-*

men. En wel het binnenbkleedsel van de holte der bovenste achterste hersenlobben, der zoogenaamde zijde-organen. Op het innig verband dezer lobben met het zenuwstelsel en op het feit, dat zij histologisch voor het grootste deel uit zenuwcellen en zenuwvezelen bestaan, werd door mij zelf (Verh. Ak. Amst. 1880) het eerst opmerkzaam gemaakt. Omtrent hare ontwikkelingswijze vinden wij ook reeds bij de meeste vorige schrijvers opgaven, die intusschen verre van overeenstemmend zijn. Men ziet in hen of eene instulping van het epiblast (BÜTSCHLI), of eene instulping van den oesophagus (BARROIS, METSCHNIKOFF), die zich later van deze laatste afsnoert. METSCHNIKOFF beweert zelfs (14, p. 57), dat deze blaasvormige uitstulpingen later in samenhang treden met de zijdelingsche vaten. Deze laatste bewering blijkt bij het onderzoek van de volwassen vormen zeer bepaaldelijk onjuist zijn.

De bijzonderheden omtrent het ontstaan van de holten dezer achterste hersenlobben werden in de voorgaande bladzijden op den voet gevolgd. Zij vertoonen zich eerst als instulpingen van het primaire epiblast, links en rechts van den mond, en nemen dus niet uit den oesophagus, maar uit het epiblast, links en rechts daarvan haren oorsprong. Vervolgens worden deze instulpingen afgesnoerd, veranderen van plaats en komen te liggen, op het grensgebied, waar de voorste en achterste schijven met elkander zullen samenvloeien. Hare thans geheel gesloten inwendige holte, treedt eerst later ten tweeden male met de buitenwereld in verbinding en wel ter plaatse waar een plooi in het epiblast ter weerszijden de zijdelingsche kopspletten doet ontstaan.

Ten aanzien van den slurp zijn alle vorige waarnemers vrijwel eenstemmig en beschouwen hem als eene epiblastische instulping. Alleen HOFFMANN (23) meent het ontstaan van een deel van den slurp uit den darmwand te hebben waargenomen. Onze uitkomsten hebben geleerd, dat het inwendig celbkleedsel van den slurp in den eersten aanleg als eene geheel zelfstandige delaminatie in het primaire epiblast optreedt, om daarna met de kopplaten van het secundaire epiblast te versmelten. De spierwanden van den slurp en hare scheede zagen wij uit mesoblast-cellen opgebouwd worden.

In de huid treden de eencellige klieren reeds in een vroeg stadium op en wel in belangrijk aantal. Eene cuticula is aanwezig.

Aan den darm zijn twee gedeelten reeds van de vroegste stadiën af scherp te onderscheiden, hoewel zij van gemeenschappelijken oorsprong zijn en te samen het archenteron vormen. De achterste wordt tot middendarm; uit het benedendeel van de voorste wordt de oesophagus, uit het bovendeel daarvan het gepaarde nephridium gevormd. De blastoporus wordt de definitieve mond, de communicatie tusschen den oesophagus en den middendarm treedt eerst in een laat ontwikkelingsstadium op.

De wand van den oesophagus heeft gedurende die periode veel belangrijker differentiatie ondergaan, dan die van den middendarm, welke laatste nog lang het embryonale karakter behoudt.

Het belangrijke verschijnsel van de wisselende verhoudingen van oesophagus en middendarm werd door BARROIS over het hoofd gezien; METSCHNIKOFF maakt van een gelijksoortig verschijnsel bij de pilidium-larve wel ter dege melding, maar geeft daarvan eene andere interpretatie.

Alles nog eenmaal samenvattende hebben wij in de ontwikkelingsgeschiedenis van Lineus bijzonderheden leeren kennen, die voor de vergelijkende ontogenie der Evertebraten van zeer veel belang zijn. De beteekenis der zwervende mesoblast-cellen is in eene onverwachte mate op den voorgrond getreden, epi- en hypoblast vormen alleen de cellige huidlagen en den celligen darmwand, de inwendige slurpbekleding en een onderdeel van het zenuwstelsel, waarin eene inwendige holte wordt aangetroffen, die geacht mag worden ten deele met zintuig-epithelium bekleed te zijn. Alle overige weefsels ontstaan uit de zwervende mesoblast-cellen.

Het tegenwoordig onderzoek heeft nog niet kunnen uitmaken of de zwervende cellen, die van het hypoblast afstammen, een andere rol spelen en andere weefsels leveren, dan die uit het epiblast afkomstig zijn. Zoodanig onderzoek stuit voorloopig nog op onoverkomelijke bezwaren. Toch zal daarop in het vervolg in de eerste plaats de opmerkzaamheid moeten gericht zijn. Vooral nu het blijkt, dat ook ten opzichte van de vorming van haar mesoblast, de Nemertinen — althans Lineus — een recht primitief standpunt innemen, waarvan de juiste waardeering voor eene vergelijkende beoordeeling van de samengestelde verschijnselen, die met de vorming van het mesoblast in hoogere diergroepen gepaard gaan, van overwegend belang is.

## N A S C H R I F T.

Nadat bovenstaande verhandeling geheel geschreven en bij het Provinciaal Utrechtsch Genootschap ingediend was, verscheen in de Archives de Biologie (T. V. p. 517), een meer uitvoerig opstel van W. SALENSKY (27), dan het korte uittreksel, dat in het Biologische Centralblatt het licht had gezien (26) en dat hierboven herhaaldelijk geciteerd en gedeeltelijk wederlegd werd.

De meer uitvoerige, fransche verhandeling wordt door drie platen vergezeld en daardoor de beoordeeling van SALENSKY'S resultaten zeer vergemakkelijkt. Ik besloot er toe, hier in een naschrift nog eenigszins uitvoeriger de uitkomsten van den Russischen natuuronderzoeker te bespreken, omdat het mij mogelijk schijnt, dat in werkelijkheid de ontogenie van *Amphiporus viviparus*<sup>1)</sup> (= *Monopora vivipara* Sal.) en die van *Lineus obscurus* veel minder van elkaar afwijken, dan zijne en mijne beschrijving van beider ontwikkelingsgeschiedenis zou doen vermoeden. SALENSKY'S onderzoek is gedeeltelijk aan microscopische doorsneden verricht, hij treedt op vele punten in meer bijzonderheden, dan eenige zijner voorgangers en ik acht het dus wel degelijk van belang, aan de hand der door hem gegevene afbeeldingen, zijne interpretatie van verschillende phases uit dit ontwikkelingsproces met de mijne te vergelijken. Het verdient opgemerkt te worden, dat hij zijne doorsneden verkreeg door het *geheele* dier met de daarbinnen besloten larven te microtomiseeren, en van scherp richten der larven, als door mij bij *Lineus* gedaan is, dus geen sprake kon zijn. Daar hij een van de *Hoplonemertea* onderzocht heeft en ik een van de *Schizonemertea* bestudeerde en daar, zooals bekend is, de eerste zich direct, de tweede zich als Desor'sche of pilidium-larve uit het ei ontwikkelen, zou het zeker van belang voor onze algemeene beschouwingen over deze diergroep mogen genoemd worden, indien eene

1) De nieuwe geslachtsnaam *Monopora* is geheel overbodig, wanneer men bedenkt, dat het eenige kenmerk, waarop SALENSKY het nieuwe genus vestigt — de gemeenschappelijke uitmonding, door ééne opening, van slurp en slokdarm — ook in het geslacht *Amphiporus* wordt aangetroffen. Zóó bij *Amphiporus pulcher*, *lactifloreus*, *hastatus*, enz. (cf. Notes of the Leyden Museum, vol. I, 1879, p. 224).

werkelijke overeenkomst der ontogenetische processen op voornamelijk punten kon worden aangetoond.

Wat betreft de vorming van het mesoblast, zoo verdient het opmerking, dat SALENSKY, die *niet* uitdrukkelijk zegt, dat hij het mesoblast zoowel uit het epi- als uit het hypoblast heeft zien ontstaan, toch afwijkt van de resultaten van METSCHNIKOFF (25), volgens wien bij *Lineus lacteus* «les cellules mesodermiques procèdent seulement du pôle d'invagination» d. i. van het hypoblast. Van het eerste verschijnen der mesoblast-cellen in de blastula van *Amphiporus viviparus*, zegt nu echter SALENSKY: «elles sont reconnaissables en plusieurs endroits,» en wijst er op, dat hij hierin van METSCHNIKOFF verschilt. Het is uit deze korte opgave mijns inziens toch zeer waarschijnlijk, dat ook SALENSKY mesoblast-cellen heeft zien te voorschijn komen uit gedeelten van den blastula-wand, die na de gastrula-vorming als epiblast zullen moeten beschouwd worden. Op dit belangrijke hoofdpunt: de herkomst van het mesoblast zou dus overeenstemming tusschen zijne en mijne resultaten, die bij verschillende soorten verkregen zijn, bestaan.

Andere punten van meer of min volledige overeenkomst betreffen: *a.* de vorming van het slurp-epiblast, *b.* de vorming van de spierlagen van den slurp, van den slurp-retractor en van den wand der slurpscheede uit mesoblast-cellen, *c.* de vorming der klier-cellen in de buitenste huidlaag, *d.* de eigenaardige wijzigingen in de hypoblast-cellen, die tot den middendarm behooren, *e.* de late vorming van den anus, *f.* het ophouden van het direct verband tusschen de holte van den middendarm en de buitenwereld langs den weg van den blastoporus.

De verschillen waarop meer bijzonder de aandacht moet gevestigd worden, betreffen:

*a.* de vorming van den oesophagus na het ophouden van de open gemeenschap tusschen middendarm en buitenwereld. SALENSKY zegt beslist, dat na de sluiting van den blastoporus de oesophagus uit eene woekering van het epiblast ontstaat, die naderhand hol wordt, terwijl deze holte secundair in verband treedt, naar achteren met den middendarm, naar voren met de buitenwereld.

*b.* de vorming van de hersenen, die SALENSKY, zooals wij reeds hierboven gezien hebben, eveneens uit het epiblast afleidt. Uit deze hersenlobben, die aanvankelijk alleen door eene ventrale commissuur verbonden zijn, groeien later de zijdelingsche zenuwstammen in achterwaartsche richting naar buiten, terwijl zij zich daarbij steeds verder achterwaarts tusschen mesoblast en hypoblast inschuiven.

Het is vooral op deze twee verschilpunten, dat wij thans, aan de hand zijner afbeeldingen, ons beider resultaten nader zullen vergelijken.

Immers over de vorming van de zijde-organen en de nephridia zwijgt SALENSKY's onderzoek.

En dan blijkt het, dat er eene zóó merkwaardige overeenstemming bestaat tusschen SALENSKY's figuren 34, 34 A, 36, 38 en 40 en mijne bij deze verhandeling behorende fig<sup>n</sup>. 81, 82 en 83, dat ik het vermoeden niet kan onderdrukken, dat SALENSKY doordien hij zoo weinig *jonge* stadiën heeft kunnen onderzoeken, op een dwaalspoor geleid is, toen

hij aannam — zie vooral zijn fig. 24 — dat de blastoporus nabij het achterste lichaams-einde zou liggen. Is dit vermoeden juist, dan is ook in SALENSKY'S fig. 21 niet de bovenste, maar de onderste helft het latere vooreinde der larve en zodoende is de richting die het zich ontwikkelende hypoblast bij Amphiporus inslaat, rechtstreeksch vergelijkbaar met wat wij bij Lineus zagen en in fig. 10 en 96 afbeeldden. SALENSKY'S meening, dat er eene splitsing van het mesoblast in twee groepen, die hij als slurp-mesoblast en als somatisch mesoblast onderscheidt, valt waar te nemen, zou dan echter onhoudbaar worden. Trouwens voor de mogelijkheid om inderdaad tusschen die twee eenig scherp onderscheid te erkennen, leveren noch de verdere afbeeldingen van SALENSKY, noch de resultaten die bij Lineus verkregen zijn, eenigen grond.

Dat de blastoporus zich geheel sluit bij Amphiporus, komt mij uit de afbeeldingen van SALENSKY zeer waarschijnlijk vóór, daar de definitieve mond met het slurpvestibulum samenvalt. Toch bestaat er mogelijkheid, wanneer de hierboven gegeven interpretatie juist is, dat er na deze sluiting in het hypoblast eene gelijksoortige modificatie optreedt als hierboven voor Lineus beschreven werd, m. a. w. dat ook hier de definitieve oesophagus zich uit een deel van het ingestulpte hypoblast ontwikkelt, al is dit gedeelte niet blijvend in samenhang met de buitenwereld. De afbeeldingen toch, waarmede SALENSKY het ontstaan van den oesophagus uit eene epiblastische woekering toelicht (l. c. fig. 27 C.), laten voor het door mij uitgesproken vermoeden evenzeer ruimte. Vooral de nauwe overeenstemming tusschen zijn fig. 34 en 34 A. en mijne fig. 82 en 83 geven hieraan een zekeren graad van waarschijnlijkheid. Ook de algemeene habitus van den zich ontwikkelenden oesophagus, die nog niet met den middendarm in verband is getreden, is geheel overeenkomstig aan dien van Lineus.

Een nog gewichtiger punt dan de ontwikkeling van den slokdarm, is die van de hersenen en zijdelingsche zenuwstammen.

De gevolgtrekking door SALENSKY gemaakt, uit een preparaat als door hem in zijn fig. 27 wordt afgebeeld, dat de hersenlobben uit het epiblast te voorschijn treden, schijnt mij geenszins gewettigd en vergelijking van zijne fig<sup>n</sup>. 27, 27 B. en C., 29, 30 en 37 met mijne eigene preparaten doet het mij alweder hoogst waarschijnlijk achten, dat ook bij dezen Amphiporus de elementen van het zenuwstelsel uit mesoblast-cellen worden opgebouwd. De grens tusschen epiblast en zenuwstelsel is steeds zóó scherp, de ophooping van mesoblastische elementen in het prostomium, ter plaatse waar later de zenuwcentra liggen, ook door SALENSKY zoo onmiskenbaar in zijn fig. 26 afgebeeld en zoo overeenkomstig met mijne fig. 59 en 60, dat ik alleen die interpretatie aannemelijk acht, die eene gelijksoortige vormingswijze der zenuwelementen bij Lineus en bij Amphiporus vooropstelt. Dat de zenuwstammen op gelijksoortige wijze in het romp-mesoblast ontstaan, als waarop wij hen bij Lineus zagen te voorschijn komen, bewijzen mij zijne fig<sup>n</sup>. 30 A. B. en 37 D. vergeleken met mijne fig<sup>n</sup>. 66, 69 en 70. Eene uitgroeiing van deze stammen, van de hersenen uit, te willen aannemen, is eene gevolgtrekking, waartoe men bijna gedwongen wordt, wanneer men den epiblastischen oorsprong der hersenen met SALENSKY boven twijfel verheven acht, maar die zeer weinig waarschijnlijkheid voor zich heeft. Deze gevolgtrekking wordt

nog onaannemelijker, wanneer men ziet, dat SALENSKY in zijne fig<sup>n</sup>. 31—33 de eenige en stevigste basis vinden moet, waarop zij rust, terwijl deze geen doorsneden, maar doorschijnend gemaakte larven voorstellen en deze preparaten mijns inziens alleen bewijzen, dat de overlangsche zenuwstammen vóór in het lichaam eerder zijn aangelegd dan achter, dat m. a. w. de overgang van neutrale mesoblast-cellen tot gedifferentieerde elementen der zijdelingsche zenuwstammen van voor naar achter voortschrijdt. Ik zal er hier niet nader bij stilstaan, hoe daarmede SALENSKY'S vergelijking van de zijdelingsche stammen met een deel van het zenuwstelsel der Anneliden haren grondslag verliest en alleen nogmaals herhalen, dat eene nauwkeurige vergelijking van SALENSKY'S afbeeldingen er mij toe brengt eene gelijkvormigheid in de hoofdpunten der ontogenie van Hoplo- en Schizonemertea aan te nemen, die men uit eene vergelijking van ons beider tekst, voorzeker niet zou opmaken.

Omtrent het kritieke punt der lichaamsholte zegt SALENSKY alleen: «le coelome est réduit chez Monopora au point de ne former qu'une fente insignifiante, seulement appréciable sur une coupe dans le cas où la lame somatique du péritoine se trouve séparée, par hasard, de la lame splanchnique.» Dat in zijn opstel ook geen duidelijke uiteenzetting van de verhouding der klievingsholte tot de definitieve holten van het volwassen dier (ons archicoelom) gegeven wordt, behoef ik niet te vermelden; zijne aanduiding — niet nader door figuren opgehelderd — dat de slurpscheede door splijting in het mesoblast zou ontstaan hebben wij bij Lineus zeer zeker gelogenstraft gevonden en acht ik ook bij Amphiporus geheel onbewezen, terwijl eene gelijksoortige ontwikkeling van deze holte als bij Lineus door zijne fig<sup>n</sup>. 37 D., 38 en 40 haast boven allen twijfel verheven wordt.

## LITERATUR-OPGAVE.

1. 1847. JOH. MÜLLER. Pilidium gyrans. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1847, p. 159.
2. 1848. E. DESOR. Embryologie von Nemertes. MÜLLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie. 1848. p. 511.
3. 1848. ———— Embryology of Nemertes. Proc. Boston nat. Hist. Soc. Vol. VI.
4. 1851. W. BUSCH. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. 1851. p. 107.
5. 1851. MAX SCHULTZE. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. p. 60, p. 6.
6. 1853. ———— Zoologische Skizzen. Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie. Bd. IV. (1853), p. 178.
7. 1854. C. GEGENBAUR. Bemerkungen über Pilidium gyrans etc. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. V, 1854, p. 345.
8. 1854. JOH. MÜLLER. Ueber verschiedene Formen von Seethieren. MÜLLER'S Archiv. 1854, p. 82.
9. 1858. J. KROHN. Ueber Pilidium und Actinotrocha. MÜLLER'S Archiv. f. Anat. et Physiol. 1858, p. 289.
10. 1858. LEUCKART und PAGENSTECHER. Untersuchungen über niedere Seethiere. MÜLLER'S Archiv. 1858, p. 569.
11. 1861. P. J. VAN BENEDEEN. Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mémoires de l'Acad. des Sc. de Belgique. T. XXXII. Brux. 1861.
12. 1862. W. KEFERSTEIN. Untersuchungen über niedere Seethiere. Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie. Bd. XII.
13. 1863. E. CLAPARÈDE. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung wirbelloser Thiere.
14. 1869. E. METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. Imp. St. Petersbourg. Serie VII, Tome XIV, N<sup>o</sup>. 8.
15. 1870. ULJANIN. Reischnetschnie (Turbellaria) Sevastopoliskoi bourti (Moscou).
16. 1873. O. BÜTSCHLI. Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidiums. Archiv. f. Naturgeschichte. 1873.
17. 1873—74. W. C. MAC INTOSH. Monograph of the Nemerteans. Ray Society.
18. 1874. A. F. MARION. Annales des sciences naturelles, 5<sup>e</sup> Serie, Tom. XVII et Hautes Etudes, T. X.
19. 1874. G. DIECK. Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.
20. 1874. A. A. W. HUBRECHT. Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf v. Neapel. Niederl. Archiv. f. Zoologie.
21. 1877. J. BARROIS. Recherches sur l'Embryologie des Nemertes. Lille 1877.
22. 1877. C. K. HOFFMANN. Over de ontwikkelingsgeschiedenis van Tetrastemma varicolor. Verslagen en mededeelingen der Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 2. Dl. X.
23. 1877. ———— Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma varicolor. Niederl. Archiv, Bd. III.
24. 1877. ———— Zur Anatomie und Ontogenie von Malacobdella. Niederl. Archiv. f. Zool. Bd. IV.
25. 1882. E. METSCHNIKOFF. Vergleichend embryologische Studien. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XXXVII, p. 286.
26. 1883. W. SALENSKY. Zur Entwicklungsgeschichte der Borlasia vivipara. Ulj. Biologisches Centralblatt. Bd. II, N<sup>o</sup>. 24.
27. 1884. ———— Recherches sur le développement du Monopora vivipara. Archives de Biologie. Tom. V.
28. 1885. A. C. OUDEMANS. The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea. Quart. Journ. of Micr. Science. Supplement. 1885.



## VERKLARING DER PLATEN.

PLAAT I. Fig. 1—6. Werkelijke doorsneden door blastula- en gastrula-stadiën van *Lineus obscurus*.

*Ep.* Epiblast; *Hy.* Hypoblast; *Bl.* Blastocoel.

Van deze figuren is alleen fig. 5 met de camera ontworpen, 1—4 en 6 werden reeds in 1876 geteekend, naar doorsneden door in chroomzuur geharde klievingsstadiën dezer species, maar zonder behulp der camera.

Fig. 7 en 8. Latere gastrula-stadiën. De blastoporus is belangrijk vernauwd. *A.* Archenteron, *a.* benedenste gedeelte hiervan, dat door een hier voor het eerst optredende bovenwaartsche vernauwing langzamerhand van *A.* afgescheiden wordt.

Fig. 9. Stadium, waarin deze scheiding is voltrokken en bilaterale symmetrie begint op te treden. *A.* holte van de achterste, *a.* van de voorste darmafdeeling. Deze drie en alle volgende fig<sup>n</sup>. op Pl. I, met de camera geteekend.

Fig. 10. Gelijksortig stadium. Mesoblast-cellen treden uit het hypoblast in het blastocoel.

Letters als in de vorige figuren. *O.* blastoporus.

Fig. 11. Verschillende kernvormen, zooals zij in het stadium van fig. 10 in dezelfde doorsneden in verschillende deelen van het hypoblast worden aangetroffen.

Fig. 12—14. Verschillende plekken, waar in het primaire epiblast van zeer vroege gastrula-stadiën door delaminatie mesoblast-cellen ontstaan, die zich van de buitenste losmaken en zich in het blastocoel begeven.

Fig. 15. Cellen van het primaire epiblast met de kern in het buitenste derde gedeelte en met zichtbare weefselverandering in het binnenste derde.

Fig. 16. Doorsnede door een gastrula-stadium, ongeveer volgende op fig. 5 en 6.

*Ep.* primair epiblast, *ep.* eerste wijzigingen daarin, ter plaatse waar een deel van het secundair epiblast daaruit zal ontstaan. *A.* Archenteron; *Bl.* Blastocoel.

Fig. 17. Iets verder stadium dan het voorgaande. Links is reeds eene indeuking ter plaatse van de beginnende vorming der secundaire epiblastplaat aanwezig. Mesoblast-cellen vormen zich uit het hypoblast en uit het epiblast (cf. fig. 12—14).

Fig. 18. Deel van de doorsnede volgende op de in fig. 17 afgebeelde, ten einde aan te toonen, hoe de combinatie dezer twee doorsneden recht geeft tot de bewering, dat de mesoblastcellen in dit stadium bezig zijn zich uit het hypoblast vrij te maken.

Fig. 19 en 20. Twee gastrula-stadiën, ongeveer overeenkomende met dat van fig. 7.

Mesoblast-cellen zijn in beide stadiën aanwezig. Het secundaire epiblast *ep* is in fig. 19 nog niet veel verder ontwikkeld dan in fig. 16. In fig. 20 worden de schijven secundair epiblast ter weerszijden welhaast weder door primair epiblast overdekt.

Fig. 21 en 22. Twee afbeeldingen van verschillende doorsneden, om de wijze, waarop deze overdekking plaats heeft, nog nader te verduidelijken.

NB. *De vergrooting van de figuren op deze en de volgende platen is eene zeer verschillende. De ware afmeting van larven in het stadium van Pl. I—III is 0.3—0.4 Mm., van Pl. V, fig. 72—81, 0.4—0.5 Mm. Uit deze gegevens zijn de vergrooingen gemakkelijk af te leiden.*

PLAAT II. Fig. 23. Scheeve doorsnede door een stadium als fig. 9. Men heeft zich het snedevlak te denken als loopende in die figuur door de letter *A* en vervolgens links boven langs *a*.

*Ep.* het primaire epiblast, waarvan de buikplaten *ps.* links en rechts reeds afgesplitst zijn. De rugplaat *ds.* is in de eerste phase van delaminatie. *Mes.* zwervende mesoblast-cellen, die zich ook tegen het secundaire epiblast ophoopen. *qq.* Locale weefselwijzigingen in het primaire epiblast, waaruit het epithelium der achterste hersenlobben zal ontstaan.

*A* en *a* de holtten der beide gedeelten van het archenteron.

Fig. 24, 25 en 26. Verschillende doorsneden door epi- en hypoblast om de delaminatie-verschijnselen, die tot het ontstaan der mesoblast-cellen en van de rugplaat medewerken, nader toe te lichten.

Letters als in de vorige figuren.

Fig. 27. Ophooping van mesoblast-cellen tegen het secundaire epiblast der buikplaten in eene andere doorsnede.

Fig. 28. Verschillende vormen van mesoblast-cellen.

Fig. 29 en 30. Twee doorsneden; één overlangs, één overdwars door stadia, waarbij de rugplaat *ds* reeds zelfstandiger geworden is en de mesoblast-cellen zich aan de rugzijde tot een samenhangend blad *Mes.* vereenigd hebben. *A.* achterste, *a.* voorste darmholte; *O.* blastoporus.

Fig. 31 en 32. De blastoporus van dit stadium, zooals zij zich bij de levende larve van ter zijde en van onderen voordoet.

Fig. 33. Eene doorschijnend gemaakte larve in datzelfde stadium van boven gezien. Mesoblast-cellen liggen vrij in het blastocoel en worden ook in dit stadium nog vrij uit het epiblast.

*as.* secundair epiblast der kopplaten. Overige letters als in de vorige figuren.

Fig. 34. Hetzelfde van terzijde gezien, in een verder stadium, waarbij de secundaire epiblastplaten grootendeels samengesmolten zijn. De instulpingen zijdelings van den blastoporus en de darmomtrek zijn hier niet aangegeven.

Fig. 35—42. Verschillende ontwikkelingsstadiën van de epiblast-instulpingen *qq.* ter weerszijde van den blastoporus, die het inwendig epithelium van de achterste hersenlobben — zijde-organen — leveren.

In fig. 35 is het vroegste, in fig. 41 het verste stadium (een gesloten zakje) afgebeeld. In 39 en 40 leggen zich mesoblast-cellen buiten tegen de instulpingen aan; in fig. 42 zijn de instulpingen nog meer op de lippen van den blastoporus gelegen.

PLAAT III. Fig. 43—54. Twaalf doorsneden loodrecht op de lengte-as door eene larve in het stadium van fig. 33.

In fig. 43—47 zijn de kopplaten en de aanleg van den slurp; in fig. 45—48 is de voorste, in fig. 49—54 de achterste darmholte (*M*) getroffen.

In fig. 46—48 vindt men de instulpingen *qq* (cf. fig. 35—42) terug. In fig. 49—54 kan de uitbreiding van buikplaten en rugplaat, in allen de aanwezigheid van zwervende mesoblast-cellen geconstateerd worden.

PLAAT IV. Fig. 55. Allereerste optreden van den slurp als delaminatie (*pr*) in het primaire epiblast *E*.

Fig. 56 en 57. Verdere stadiën in dit delaminatie-proces, naar andere doorsneden afgebeeld.

Fig. 58 en 59. De slurp *pr.* is vrijgeworden van het primaire epiblast en langs zijn randen met het secundaire epiblast der kopplaten samengegroeid. In fig. 59 is aan dat slurpbeginsel reeds een sterke groei binnenwaarts te constateeren. De mesoblast-cellen van fig. 58 hebben zich hier ook nog meer rond den slurp opgehoopt.

- Fig. 60. Doorsnede, iets verder volgende in de reeks, waartoe die van fig. 59 behoort. De ophooping van mesoblast-cellen in den kop, binnen tegen de kopplaten aan, waaruit zich het spierweefsel van den kop en de hersenen zullen ontwikkelen, zijn hier vooral niet minder duidelijk waarneembaar dan in fig. 59.
- Fig. 61 en 62. Twee opeenvolgende doorsneden ter plaatse waar buik- en kopplaten samensmelten en waar de instulpingen *gg.* (cf. fig. 35—42, 46—48) thans definitief komen te liggen en zich tot de holte der achterste hersenlobben (zijde-organen) ontwikkelen.
- Fig. 63. Het secundaire epiblast, met kernen en vacuolen, van het stadium van fig. 64, in tangencieele doorsnede.
- Fig. 64—66. Doorsneden door den romp van eene reeds uitgeslopen larve. Onder het secundaire epiblast hebben zich reeds spier- en zenuwlagen uit het mesoblast ontwikkeld.
- M.* Darmholte; *A.* Archicoel, ter plaatse waar de slurpscheede daarin zal optreden. In fig. 66 is de slurp *pr.* doorgesneden, in fig. 64 (vergroot naar fig. 65) en 66 beginnen zich mesoblast-cellen tot een eerste begin eener slurpscheede te rangschikken. *C.* cuticula met trilharen, *H.* Epidermis met vacuolen; *D.* darmepithelium, *ZS.* zenuwstam, *H.* + *OL.*; Huid en overlangsche spierlagen.
- Fig. 67. De slurpscheede *Prs.* in een jongen worm van meerdere millimeters, *dv.* bloedvat onder de slurpscheede; *D.* darmepithelium; *kl.* kringspierlaag; *ol.* binnenste overlangsche spierlaag.
- Fig. 68. De mesoblast-cellen (*Mes.*) zich onder het secundaire epiblast *ep.*, dat tot epidermis wordt, tot eene aaneengeslotene laag vereenigend, waaruit alle verdere weefsels tusschen de epidermis en den darm *IIy* zullen ontstaan.
- Fig. 69 en 70. Twee dwarsdoorsneden ter plaatse van den overlangschen zenuwstam (*Zs.*) in een latere phase. Ook hier is de scheiding tusschen epiblastische en mesoblastische weefsels scherp. In 69 is het eerste optreden van huidklieren bemerkbaar.
- Fig. 71. Verder ontwikkelingsstadium van de huidklieren *Dr.* *C.* Cuticula; *Mes.* Mesoblast; *D.* buitenste darmgrens.

PLAAT V. Fig. 72—81. Eene reeks overlangsche doorsneden, waardoor de verdeling van het archicoel in slurpscheede en bloedruimten, alsmede de vorming van slokdarm en nephridia nader toegelicht wordt.

*Ke.* kopspleet; *Ne.* nephridium; *q<sup>1</sup>.* uitvoergang naar buiten in de kopspleet, *q.* lichaam van de achterste hersenlob en hare inwendige holte; *Pr.* slurp vastgehecht vóór in den kop en achter tegen den lichaamswand; *Pro.* uitwendige slurpopening; *bl.* bloedruimte (die in den kop in fig. 80 communiceerende met het achterwaarts gelegen archicoel van fig. 72—79). *Oe.* oesophagus; *O.* mond; *Ge.* gangliën-cellen der hersencommissuur; *M.* darmholte met losse hypoblast-cellen; *H.* huid met klierzellen. Het mesoblast in den kop is reeds ver ontwikkeld, de rompwand is in vergelijking zeer dun, de wand van de slurpscheede nog pas in allereersten aanleg aanwezig; de oesophagus, de achterste hersenlob en het nephridium zijn vrij in het archicoel opgehangen.

- Fig. 82 en 83. Twee andere doorsneden, scheef uitgevallen, om den gemeenschappelijken oorsprong van oesophagus, (*oe*) en nephridium (*ne*) nader te verduidelijken. *G* en *G<sup>1</sup>* deelen van het centraalzenuwstelsel. Andere letters als in vorige fig<sup>n</sup>.
- Fig. 84. De voorste darmafdeeling *a.* der fig<sup>n</sup>. 23, 30 en 34 horizontaal doorgesneden nabij den blastoporus. Zijdelingsche celvermeerdering als begin van de vorming van het definitieve slokdarmepithelium.
- Fig. 85 en 86. Het lumen dezer zelfde darmafdeeling in andere preparaten, en wel nog hooger, doorsneden om de mediane vernauwing aan te toonen. In fig. 86 zijn nog slechts twee enge lumina over, rondom welke sterke celvermeerdering plaats heeft, waardoor materiaal wordt geleverd voor oesophagus en nephridia. *Pr.* slurp.
- Fig. 87. Doorsnede door mond en hersenen van eene oudere larve. Aangezien de doorsnede scheef uitviel, zijn de hersenlobben (*III.*) rechts veel verder voorwaarts getroffen dan links.

*q.* achterste hersenlob en hare holte eng verbonden met het achtereinde van de voorste (bovenste) hersenlob. *Zs.* Overlangsche zijdelingsche zenuwstam, voortzetting van de onderste hersenlob, die rechts nog getroffen werd. *Prs.* epithelium van de slurpscheede; *Pr.* slurp met netelcellen in het

slurp epithelium. *O.* mond; *oe.* oesophagus, met bovenwaarts gerichte, zijdelingsche blindzak (de rechter blindzak volgt in de latere doorsneden); *Ol.* overlangsche spiervezels, *Ec.* embryonale cellen, die zich nog niet op duidelijk herkenbare wijze tot spiervezels gedifferentieerd hebben. In de achterste hersenlobben is de weefsel-modificatie opgetreden, die op blz. 29 uitvoeriger vermeld werd.

Fig. 88 en 89. Twee doorsneden door een jong individu van enkele millimeters, eene vroege phase in de ontwikkeling der geslachtsklieren voorstellend. *H.* Huid-laag, waarmede in beide figuren de geslachtsklieren door een weefselstreng onder den zenuwstam — niet de definitieve uitvoergang! — in verband staan. *OL.* buitenste; *ol.* binnenste overlangsche spierlaag; *Kl.* kringspieraag; *Ec.* nog niet gedifferentieerde cellaag te midden der buitenste overlangsche spieren. De zenuwplexus, buiten tegen de kringspieraag aanliggend, staat in direct verband met den zijdelingschen zenuwstam en is evenals deze door een roode kleur, en wel door stippeling, aangegeven.

PLAAT VI. Schematische figuren ter verduidelijking van de verschillende ontwikkelingsphases van *Lineus obscurus*.

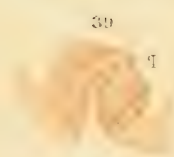
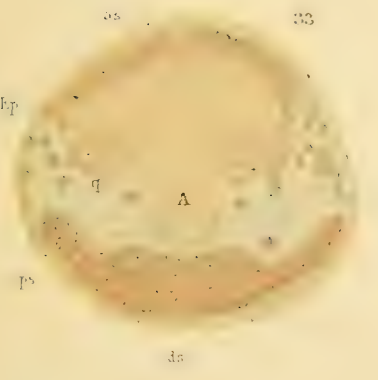
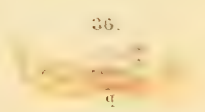
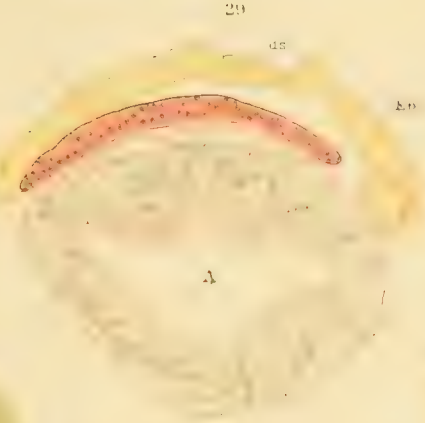
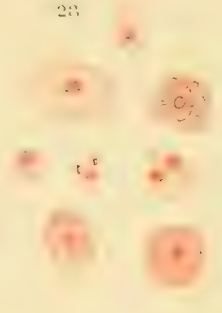
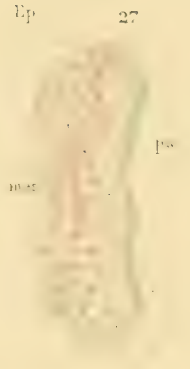
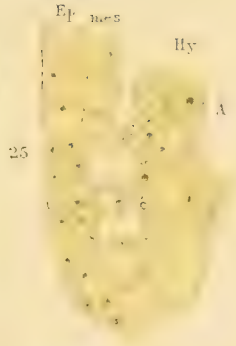
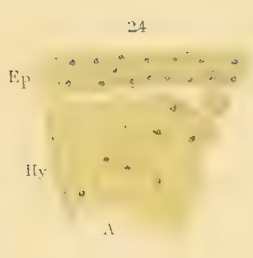
Met opzet is nadere letteraankwijzing in deze figuren weggelaten.

Fig. 90—95 zijn dwarse doorsneden, loodrecht op de lengte-as van de larve; fig. 96—98 en 102 zijn overlangs en evenwijdig aan de lengte-as; fig. 99—101 horizontaal en evenwijdig aan die zelfde as; fig. 103 en 104 weder dwars en loodrecht op die as.

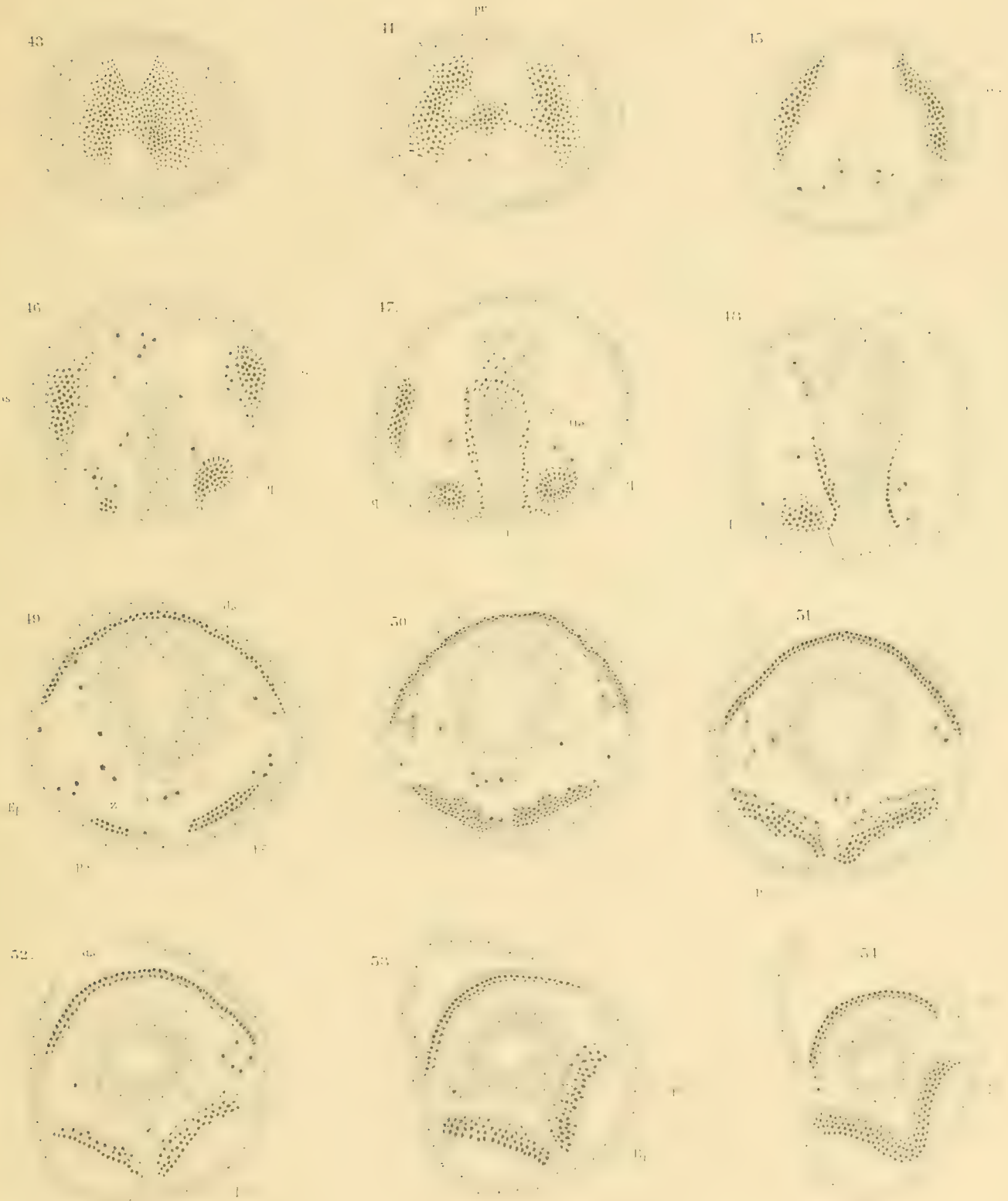
- Fig. 90. Gastrula-stadium met het primaire epiblast, dat door eene gele, en het hypoblast, dat door een lichtroode kleur wordt aangegeven.
- Fig. 91. Eerste optreden van het secundaire epiblast (bruin) en van de zwervende mesoblast-cellen (grijs).
- Fig. 92. Overkapping der buikplaten van het secundaire epiblast, eerste vorming van de rugplaat.
- Fig. 93. De instulpingen van het primaire epiblast ter weerszijde van den blastoporus.
- Fig. 94. Diezelfde instulpingen na hare afsnoering, rug- en buikplaten verder ontwikkeld, voorste darmafdeeling meer afgeplat, blastoporus meer spleetvormig.
- Fig. 95. De instulpingen (achterste hersenlobben) zijn van plaats veranderd, het mesoblast begint zich nauwer aaneen te sluiten, de vorming van den definitieven slokdarm in het benedendeel van de voorste darmafdeeling treedt voor het eerst op.
- Fig. 96. Mediane overlangsche doorsnede. Eerste slurpvorming uit het primaire epiblast. Het archenteron in twee holten afgedeeld. Optreden van de rugplaat.
- Fig. 97. Meer tangentieele overlangsche doorsnede, waardoor de holte van de voorste darmafdeeling niet meer, de kop- en buikplaten wèl getroffen zijn.
- Fig. 98. Versmelting van het secundaire epiblast onderling en van den slurp met de kopplaten. Toename van het mesoblast; voortdringen van den slurp in het archicoel, begin van de vorming van den definitieven oesophagus.
- Fig. 99. De kop- en buikplaten van het secundaire epiblast en de eerste slurpaanleg op horizontale doorsnede. Afscheiding van de twee deelen van het archenteron.
- Fig. 100. Hetzelfde in een verder gevorderd stadium. Plaatsing van de achterste hersenlobben op de grens van kop- en buikplaten.
- Fig. 101. Nog verder ontwikkeld stadium, waarin het secundaire epiblast onderling vergroeid en de slurp nog verder in het archicoel binnengedrongen is. Begin van vorming der hersenen uit de mesoblast-cellen in den kop en der slurpscheede rondom den slurp.
- Fig. 102. Hetzelfde stadium overlangs. De definitieve oesophagus is secundair in verbinding getreden met den middendarm, de slurp reeds vastgehecht aan den lichaamswand.
- Fig. 103. Dwarsdoorsneden door den romp van een later stadium. Vorming van slurpscheede en dorsaal bloedvat.
- Fig. 104. Doorsnede door den romp van een volwassen individu. Slurpscheede en zijdelingsche zenuwstammen, afzonderlijk in het mesoblast aangegeven. Naast de slurpscheede, de beide nephridia. Tegen den darm, de drie overlangsche bloedvaten.











P.W.M. Trap impr.

A.J. Wendel sculps





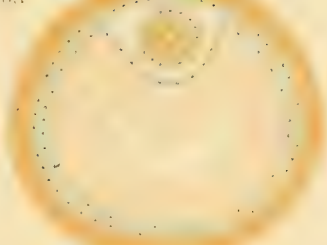
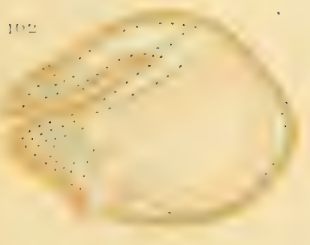
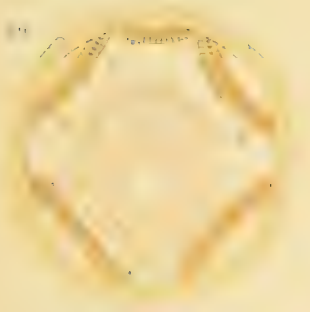
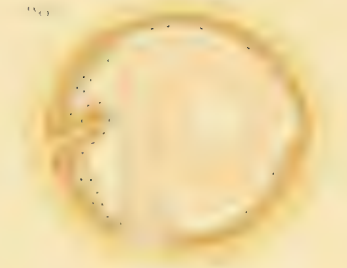
F. W. M. Trap and v

A. J. Wendel's culps









Habr. et de Groot del

P. W. M. Trap impr

A. J. Verbeek del













SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00555 1346