Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Over neotenie bij Triton taeniatus Laur.

https://hdl.handle.net/1874/294182

A. qu. 192, 1928.

OVER NEOTENIE BIJ TRITON TAENIATUS LAUR.

DOOR

P. DE FREMERY



BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

1928

BIJ C. A. J. VAN DISHOECK TE BUSSUM

A. qu.
192

OVER NEOTENIE BIJ TRITON TAENIATUS LAUR.

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT
0494 9388

OVER NEOTENIE BIJ TRITON TAENIATUS LAUR.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS DR. B. J. H. OVINK, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 14 MEI 1928, DES NAMIDDAGS VIER UUR DOOR

PAUL DE FREMERY

GEBOREN TE BUSSUM



1928

BIJ C. A. J. VAN DISHOECK TE BUSSUM

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN VADER

VOORWOORD.

De mij door de uitgave van dit proefschrift geboden gelegenheid, om eenige woorden van dank te richten tot allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming bijdroegen, grijp ik volgaarne aan.

Mijn dank geldt in de eerste plaats U, Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde.

Mijn studierichting was oorzaak, Hooggeleerde WENT, dat ik slechts gedurende de eerste jaren onder Uw leiding werkte, maar ik reken het mij tot een eer, tot Uw leerlingen te hebben behoord. Hoeveel ik aan Uw leiding verschuldigd ben, wordt mij bij mijn werk dagelijks in herinnering gebracht.

Ook Uw colleges en practica, Hooggeleerde PULLE, hebben mij doen inzien, dat de planten-systematiek veel meer is dan een dorre indeelingswetenschap, daar zij levende en interessante problemen in zich bergt.

Gij waart het, Hooggeleerde RUTTEN, die mijn belangstelling voor de palaeontologie deed ontwaken. De tijd, gedurende welken ik onder Uw leiding werkte, zal mij steeds in aangename herinnering blijven.

Steeds heb ik het betreurd, Hooggeleerde JORDAN, dat ik niet in de gelegenheid ben geweest langer onder Uw leiding practisch te werken.

De tijd, gedurende welken ik mij onder Uw leiding aan de economische entomologie kon wijden, Hooggeleerde LE COSQUINO DE BUSSY, zal ik mij steeds dankbaar herinneren. Wees er van overtuigd, dat ik de gastvrijheid, die ik in het Koloniaal Instituut mocht genieten, benevens Uw belangstelling voor mijn werk, steeds op zeer hoogen prijs heb gesteld.

Hooggeleerde NIERSTRASZ, Hooggeachte Promotor, zeer veel dank ben ik U verschuldigd voor Uw leiding en de vrijheid, die gij mij steeds liet bij het kiezen van mijn onderwerpen. Zelfs waar het in dit proefschrift behandelde niet speciaal op Uw terrein lag, waart gij bereid daarbij als promotor op te treden. Veel ben ik aan Uw opbouwende kritiek verplicht.

Het is mij voorts een aangename plicht aan allen, die mij bij het samenstellen van dit proefschrift behulpzaam waren, mijn oprechten dank te betuigen.

Aan U, Zeergeleerden DE LANGE, in de eerste plaats. De gastvrijheid, die ik steeds op Uw Laboratorium mocht genieten, en de beschikbaarstelling van veel en belangrijk materiaal, hebben mij het verrichten van mijn onderzoek mogelijk gemaakt.

Ook aan U, Zeergeleerden DE MAREES VAN SWINDEREN, die mij steeds met raad en daad terzijde stond ben ik zeer veel verplicht. Vooral voor het kweeken van te onderzoeken dieren, waartoe mij zelf in verband met mijn werkkring tijd en gelegenheid ontbraken, ben ik zeer erkentelijk.

Ook U, waarde VAN VUGT, ben ik tot dank verplicht voor de behulpzaamheid, die ik van U bij de vervaardiging van de coupenseries mocht ondervinden.





Triton taeniatus, neotenisch mannetje, tijdens den bronsttijd. Links van de rug-, rechts van de buikzijde.

I.

Reeds aan de eerste onderzoekers van den levenscyclus der Amphibia, o. a. aan RUSCONI, is het opgevallen, dat de gedaanteverwisseling niet steeds op hetzelfde tijdstip optreedt (1821).

Sommigen, o. a. SWAMMERDAM (1669), waren vroeger de phantastische meening toegedaan, dat de larvale vorm een soort popstadium was, waarin het volwassen dier besloten ligt; na het openbarsten van de larvenhuid zou het volwassen dier plotseling te voorschijn komen, zooals b.v. een kever plotseling uit de pop te voorschijn komt. In 1766 verscheen een boekwerkje, uit het Fransch in het Nederlandsch vertaald door PASTEUR, maar „uitgegeven door een schrijver, die zig reeds door een Cours d'Histoire aan de geleerde Wereld heeft bekend gemaakt, maar die zijn geslagtnaam verkiest te verbergen", waarin deze phantastische opvatting omtrent de gedaanteverwisseling gehandhaafd wordt. Reeds uit den titel van genoemd werkje „Kort begrip van de Historie der Insecten" blijkt, dat de kikvorsch, die uitvoerig beschreven wordt, op grond van z'n popstadium destijds tot de insecten gerekend werd. Het moment, waarop de „pophuid" openbarst en het volwassen dier te voorschijn komt, vindt men zelfs afgebeeld! Het boekje behandelt de salamanders niet. Het is mij niet bekend, of ook de salamander-larve werd beschouwd als een „popstadium" en het volwassen dier als een „insect."

Het is duidelijk, dat deze eigenaardige opvatting van de metamorphose der Amphibiën verdwijnen moest, zoodra nauwkeurige

waarnemingen werden verricht. Zoo heeft RUSCONI in 1821 in een fraai geillustreerde monographie den geheelen levenscyclus van Triton cristatus en Triton taeniatus nauwgezet beschreven. Daarbij bepaalde hij zich niet tot de uitwendige veranderingen, die optreden, maar ook de metamorphose der kieuw-arteriën werd door RUSCONI nauwkeurig nagegaan. Op grond van deze onderzoekingen kwam hij tot het resultaat, dat Siren lacertilia geen volwassen dier, maar eigenlijk een larve is ... „c'était la persuation intime que j'avois que par ce moyen (de bloedsomloop) il m'auroit été facile de prouver invinciblement que la sirène lacertine n'est pas un animal parfait." Afgaande op de afmetingen van dit dier, komt RUSCONI tot de conclusie, dat Siren lacertilia de larve zou kunnen zijn van Cryptobranchus allegheniensis, welke destijds nog onbekend was.

Terloops vermeldt verder RUSCONI, dat soms ook zeer groote larven van Triton taeniatus gevonden worden en dat deze in staat zijn als larven te overwinteren. Het tijdstip, waarop de gedaanteverwisseling optreedt, zou dus niet geheel en al gefixeerd zijn; zelfs zou de mogelijkheid bestaan, dat de larvale toestand levenslang behouden blijft, o. a. bij de reeds genoemde Siren lacertilia, waarbij niet steeds verwisseling in Cryptobranchus allegheniensis zou behoeven op te treden. Het is natuurlijk gebleken, dat RUSCONI's voorbeeld voor dit verschijnsel verkeerd gekozen was; desniettegenstaande moet hij als de eerste onderzoeker beschouwd worden, die de mogelijkheid van een dergelijke abnormaliteit veronderstelde.

Pas zeer veel later, omstreeks 1870, gelukte het aan MARIE VON CHAUVIN om de destijds als Perennibranchiaat beschouwde axolotl tot gedaanteverwisseling te brengen. Reeds in 1866 had AUGUST DUMÉRIL de metamorphose van de axolotl waargenomen, maar pas het experimenteele onderzoek van MARIE VON CHAUVIN, trok de algemeene aandacht. De perennibranchiate axolotl bleek een larve te zijn, waarbij de gedaanteverwisseling, indien men niet ingreep, levenslang kon uitblijven. Zij was niet alleen in staat axolotls zich in Amblystoma's te doen veranderen, maar ook om

de metamorphose van dit dier halverwege te onderbreken, waarna het van de door haar aangewende „geeignete Mittel" afhankelijk was, of de gedaanteverwisseling werd voortgezet, of dat het dier halverwege het proces staan bleef, of dat het wederom tot axolotl „regenereerde". WINTREBERT beschreef later een dergelijke „regeneratie" van een axolotl. Van een dusdanigen terugkeer tot den larvalen vorm, nadat de gedaanteverwisseling begonnen was, is bij geen enkele andere Amphibie iets bekend. Dat bij Urodelen de geslachtsrijpheid niet aan den volwassen toestand gebonden is, werd door deze proeven bewezen. Ik zal later op deze experimenten nader ingaan. (Zie hoofdstuk 2).

De ontdekking van MARIE VON CHAUVIN baarde veel opzien en de metamorphose van de Amphibiën trok hierna zeer sterk de belangstelling. Het gevolg hiervan was, dat herhaaldelijk afwijkingen van het normale metamorphose-proces werden gevonden; bijzonder groote larven, die jaren lang het waterleven voortzetten, zelfs larven van bekende vormen, die zich als larven voortplantten! Meer en meer bleek, dat de axolotl volstrekt niet de eenige Urodele was, waarbij de voortplanting gedurende het larvale leven optreedt. Talrijke soorten vertoonen, als zeldzame uitzondering, het verschijnsel, dat bij de axolotl zoo verbazend regelmatig optreedt.

CAMERANO heeft de bekend geworden feiten samengevat in een zeer scherpzinnig artikel (1883). Vele van zijn opvattingen bleven gedurende langen tijd gehandhaafd.

Hij vermeldt reeds, dat er twee verschillende wijzen zijn, waarop het larve-stadium langer dan normaal gehandhaafd wordt. CAMERANO schrijft, samenvattend, daaromtrent: „E d'uopo distinguere due categorie del prolungamento di vita branchiale. Da prima comprende i fatti dello svernamento simplice di quegli individui i quali non hanno potuto compiere in tempo il loro sviluppo, e che lo compiono poi nella buona stagione successiva. Questi casi sono frequenti negli Anfibi anuri. La seconda categoria comprende i fatti del prolungarsi per vari anni dello stato branchiale. Questa seconda categoria di fatti dà luogo a considerazioni diverse, secunod

che essi si riferiscono agli Anfibi urodeli o agli Anfibi anuri."

Deze verdeeling der feiten is volkomen juist, zooals ik vervolgens nog nader hoop aan te toonen.

Voortduren is iets geheel anders dan uitstellen. Het laatste komt veel algemeener voor dan het eerste, waar het de metamorphose van de Urodelen betreft.

Vervolgens meent CAMERANO, in aansluiting bij BOAS (1881), dien hij echter niet citeert, dat de Perennibranchiaten dieren zijn, waarbij de gedaanteverwisseling totaal is onderdrukt; secundair zouden zij wederom tot waterdieren geworden zijn. Deze opvatting werd later door VERSLUYS gedeeld. Hij kwam tot de overtuiging, dat alle Urodelen de neiging hebben om permanente waterdieren te worden. Later zag BOLK in deze vertraging van de ontogenese een voorbeeld voor zijn retardatie-theorie. Waar bij de Amphibiën de gedaanteverwisseling geen kriterium voor „volwassen zijn" schijnt te wezen, heeft CAMERANO zich met het vraagstuk bezig gehouden; wanneer een Amphibie dan wél volwassen genoemd dient te worden.

Hierover schrijft CAMERANO concludeerend:

„Dico in ultimo che negli Anfibi si può considerare adulto l'animale quando è compiuta la maturanza dei suoi organi riproduttori, sensa tener conto della vita branchiata o abranchiata dell' animale, poichè questi due stati sono da considerarsi nelle forme, che le presentano allo stato adulto, come un caso di *dimorfismo* per adattamento alle condiziono locali." (Cursiveering van CAMERANO).

Of in dit geval wel van een dimorphisme mag gesproken worden, is de vraag. Want de dieren, die niet metamorphoseeren, kunnen dit, indien zij op speciale wijze geprikkeld worden, wèl; er bestaan dus niet twee geheel verschillende vormen, die geslachtsrijp worden, maar er is slechts één vorm in twee verschillende toestanden en in dit geval kan men niet van dimorphisme spreken.

Over hetgeen CAMERANO zegt betreffende den invloed van de plaatselijke omstandigheden op de gedaanteverwisseling, kom ik nader terug.

In hetzelfde jaar, waarin het aangehaalde artikel van CAME-

RANO verscheen, n.l. in 1883, bestudeerde KOLLMANN dezelfde verschijnselen. In verband met het geslachtsrijp worden van de axolotl in larvale gedaante schrijft KOLLMANN: .... „sie halten ihre jugendliche Form fest, eine Erscheinung, die ich der Kürze halber mit *Neotenie* bezeichnet habe." De beschrijving van dit begrip is kort maar duidelijk. Door latere auteurs echter werd het woord „neotenie" onjuist gebruikt, zoodat tenslotte DE MAREES VAN SWINDEREN schreef: „ik handhaaf het als ongedefinieerde aanduiding van een verschijnsel, wat zelf ongedefinieerd is." Dieren, waarbij geen speciale „jugendliche Form" voorkomt, kunnen nooit neotenisch worden genoemd; dat zijn de dieren zonder gedaanteverwisseling. B.v. het zoogdier-jong is geen „jugendliche Form," geen larve. Het bezit alle organen en de levenswijze van het volwassen dier. De nog onvolwassen organen groeien verder, precies als die van een juist gemetamorphoseerde, niet volgroeide Amphibie. Daar, waar KOLLMANN schreef over z'n neotenie-begrip, heeft hij niet het jong, maar de larve, dus den levensvorm, welke over andere organen dan het volwassen dier beschikt, bedoeld. Dit dient men, bij het gebruik van KOLLMANN's begrip, zeer duidelijk voor oogen te houden.

Een dier, waarbij de metamorphose nooit optreedt, noch optreden kan, is niet neotenisch, zelfs al behoort het tot een diergroep, waarin gedaanteverwisselingen regel zijn. Voorbeelden van dergelijke dieren vormen de Perennibranchiaten. Zij bezitten geen gedaanteverwisseling en wat men ten onrechte de larve noemt, is hier het jonge dier; een speciale „jugendliche Form" ontbreekt geheel. Ook die Amphibiën, welke slechts gedurende een winter hun larvalen vorm behouden, zijn niet neotenisch; er is hier sprake van uitstel, volstrekt niet van „festhalten". Bovendien metamorphoseeren dergelijke dieren, vóór de geslachtsrijpheid optreedt. De door CAMERANO in de eerste groep samengevatte verschijnselen vallen dus niet onder het begrip neotenie. Een neotenisch dier heeft zijn eindvorm niet bereikt; mogelijkheden tot verdere ontwikkeling blijven bestaan. Bij de Perennibranchiaten ontbreken deze mogelijkheden; zij zijn niet neotenisch. De axolotl

daarentegen is door kunstgrepen tot metamorphose te brengen. Hier bestaat wel degelijk de mogelijkheid, dat de gedaanteverwisseling toch plaats vindt en in den natuurlijken staat is het spontaan volbrengen van de geheele ontwikkeling volstrekt geen zeldzaamheid (SPENGEL). Dit geval is geheel anders, dan dat bij de Perennibranchiaten. Immers is het gebleken, dat alle middelen, welke een axolotl tot gedaanteverwisseling brengen, hetzij injecties, of voeding met bloedklierpraeparaten, hetzij ingrijpende milieuveranderingen, geen invloed op de Perennibranchiaten uitoefenen. De phylogenie der Perennibranchiaten wil ik hierbij geheel buiten beschouwing laten. Of neotenie aanleiding werd voor hun ontstaan, wil ik later in het kort bespreken. (Zie hoofdstuk 2).

KOLLMANN heeft er zich niet over uitgesproken, of neotenie steeds samen dient te gaan met geslachtsrijpheid of niet. Latere auteurs hebben terecht dit kenmerk aan het begrip verbonden (REMANE, 1923). Want er bestaat wel degelijk verschil tusschen het abnormaal lang voortduren van het larvenstadium en het geslachtsrijp worden als larve. Bij Anuren kan het waterleven jaren lang gerekt worden, maar geslachtsrijp worden dergelijke dieren nooit. Er is tot op heden nog nooit een geslachtsrijpe Anuren-larve gevonden, in tegenstelling met de Urodelen, waar dit verschijnsel juist zoo de aandacht trekt. Reeds vermeldde ik, dat CAMERANO een Amphibie eerst volwassen noemt, zoodra z'n geslachtsorganen volledig ontwikkeld zijn. In verband hiermede spreekt hij over een dimorphisme. Verstaat men onder volwassen zijn tevens volgroeidheid, dan is zijn kriterium onjuist, gezien de geslachtsrijpe axolotl, die de potentie om te metamorphoseeren bezit. In tegenstelling met CAMERANO meen ik, dat juist een der typische eigenaardigheden van sommige Urodelen is, dat zij geslachtsrijp worden zonder volwassen te zijn.

Immers moet men onder „volwassen zijn" het eindpunt van de geheele ontogenese verstaan; in de neotenische axolotl sluimeren echter nog potenties voor verdere ontwikkeling. Volwassen is de geslachtsrijpe Perennibranchiaat.

KOLLMANN heeft die gevallen, welke CAMERANO in z'n tweede groep

samenvat, Anuren en Urodelen, gezamenlijk neotenisch genoemd. Beiden leggen het zwaartepunt op het voortduren van het larvale stadium, niet op de geslachtsrijpheid. CAMERANO meent, dat het voortdurende branchiale leven bij Anuren wanorde in de ontwikkeling teweeg brengt, waardoor o.a. de geslachtsapparaten het nooit tot rijpheid brengen; dit zou bij Urodelen niet het geval zijn. Niettegenstaande dit vereenigt hij de afwijkingen uit beide onderorden in dezelfde groep van verschijnselen.

In een later artikel heeft hij zich bij KOLLMANN's meening aangesloten. Ik zal er op terugkomen, dat het verwerven van de geslachtsrijpheid in de larvale Urodele verschijnselen opwekt, die bij een voortduren van den branchialen staat zonder meer ontbreken en die tevens nooit bij Anuren werden aangetroffen (Hoofdstuk 3). Het komt mij dan ook voor, dat CAMERANO's verdeeling niet juist is, ook al zag hij helder in, dat het overwinteren als larve niet hetzelfde is als het levenslang larve blijven. Alle Anuren schijnen tot de eerste groep, die naar ik reeds zeide niet neotenisch is, te behooren. Ook REMANE is van oordeel, dat neotenische Anuren niet voorkomen.

Het blijkt, dat, waar bij Urodelen van een „festhalten einer jugendlichen Form" gesproken mag worden, tevens geslachtsrijpheid optreedt, of, m. a. w. neotenie gaat steeds samen met geslachtsrijpheid. Talrijke auteurs verstaan onder neotenie het geslachtsrijp worden van larven. Ze verbinden dus neotenie met geslachtsrijpheid en dit is, naar het mij voorkomt, volstrekt niet ten onrechte. Toch mag men niet vergeten, dat KOLLMANN zelf in direct verband met zijn formuleering van het begrip „neotenie" niet over geslachtsrijpheid heeft gesproken.

Het Kollmannsche neotenie-begrip, hetwelk wij dus als een langdurige voortzetting van het larvale leven, gepaard gaande met geslachtsrijpheid, hebben leeren kennen, zou waarschijnlijk geheel vergeten zijn, indien BOAS er in 1896 niet opnieuw de aandacht op gevestigd had.

BOAS heeft in zijn artikel „Über Neotenie," verschenen in het „Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbauer,"

KOLLMANN's woord algemeene bekendheid verschaft. Of hij naast het woord ook het begrip met zijn artikel gediend heeft, staat te bezien.

Naast de door KOLLMANN neotenisch genoemde Urodelen heeft BOAS naar meer gevallen gezocht, die dezelfde verschijnselen vertoonen; op deze wijze heeft hij de verbreiding van de neotenie in de natuur nagegaan.

Overal, waar bij een volwassen dier organen voorkomen, die zelf niet „volwassen" zijn, spreekt hij van neotenische verschijnselen, ook daar, waar van een verdere ontwikkeling dier organen nooit de minste sprake is. Ter verduidelijking, van wat BOAS onder neotenische verschijnselen verstaat, zal ik enkele van zijn voorbeelden opnoemen:

Het kraakbeenig blijven van den handwortel en het uitblijven van den descensus testiculorum bij de Cetacea.

Het kraakbeenig sternum van het paard.

Het persisteeren van de chorda bij Holocephali, Dipnoi en Chondrostei enz. enz.

Mag men aannemen, dat de handwortel van de Cetacea zijn jeugdvorm vasthoudt? Oogenschijnlijk wel; immers verbeent de handwortel normaliter, maar hij wordt kraakbeenig aangelegd. Bij de Cetacea daarentegen persisteert de kraakbeenige handwortel steeds. Dit is kenmerkend voor de geheele groep; men zou kunnen zeggen: kenmerkend voor de Cetacea is een kraakbeenige handwortel. Maar wij zagen reeds, dat voor een axolotl het uitblijven van een metamorphose, vooral in den natuurlijken staat, volstrekt niet kenmerkend is; voor Tritonen is deze toestand een zeldzame uitzondering. Terwijl de verbeening van de handwortel der Cetacea totaal is uitgesloten, kan de gedaanteverwisseling van de axolotl, of van de neotenische exemplaren van TRITON, onder bijzondere omstandigheden toch verloopen. Voor de overige naar BOAS geciteerde gevallen, die overigens met vrijwel alle door genoemden auteur verzamelde voorbeelden te vermeerderen zouden zijn, gelden dezelfde overwegingen. BOAS schrijft, terecht, zijn voorbeelden het navolgende gemeenschappelijk kenmerk toe:

„Sämmtliche hier angeführten Fälle von Neotenie haben das Gemeinsame, daß das Thier auf einer Entwickelungs-Stufe geschlechtreif wird, auf welcher seine übrigen Organe — alle oder einige — nicht die volle Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen."

Het is deze interpretatie van het begrip neotenie, welke algemeen ingang vond en ook in sommige handboeken wordt aangetroffen. (Zie o.a. HESSE).

Maar tevens heeft het niet aan kritiek ontbroken. Zoo meent MARTINI, evenals ik, dat men het begrip „neotenie" dient te beperken tot die gevallen, waarvoor het door KOLLMANN oorspronkelijk werd ingevoerd.

De definitie van BOAS is zonder twijfel juist. Vertraagde ontwikkeling van een orgaan in verband met de andere organen is geen zeldzaamheid. Ook BOLK heeft, vooral in verband met het ontstaan van den mensch, uitvoerig hierop gewezen en relatief vertraagde orgaanontwikkeling „retardatie" genoemd. Het wil mij voorkomen dat, hetgeen indertijd door BOAS onder „neotenische verschijnselen" werd verstaan, later door BOLK met het begrip „retardatie" is aangeduid. Maar dergelijke retardaties zijn volstrekt niet identiek met „neotenie". Vooreerst kan men in de door mij geciteerde voorbeelden en in de overige door BOAS bijeengebrachte gevallen evenmin, moeilijk spreken van het „festhalten einer jugendlichen Form." Of bereiken de Cetacea nooit het eindpunt van hun ontwikkeling en kunnen zij onder bepaalde omstandigheden hun ontogenese voortzetten, waarbij hun „jugendliche Form" verloren gaat, sommige organen zich verder ontwikkelen en andere verdwijnen?

Of is het paard een geslachtsrijpe variant van een diervorm, in staat zijnde zich ontogenetisch verder te ontwikkelen?

Het is juist, dat BOLK de door hem hoofdzakelijk voor den mensch beschreven vertraagde orgaan-ontwikkeling, niet met het woord „neotenie", maar met „retardatie" heeft aangeduid.

Zelf heeft BOLK retardatie (bij den mensch) en neotenie (bij Urodelen) als verschijnselen geïdentificeerd: „Diese neotenischen

Organismen stellen ebensogut Hemmungsformen dar, wie der Mensch."

Hij heeft dit gedaan in verband met de opvatting van VERSLUYS, die de Perennibranchiaten als constant neotenische dieren beschouwt.

Retardaties zijn wet voor bepaalde diersoorten.

De neotenie echter is een afwijking. Neotenie kan regel, nooit wet zijn; neotenie kan bij een soort veelvuldig optreden, maar in haar qualiteit van afwijking nooit voor een soort kenmerkend worden.

Hieruit volgt direkt, dat het onjuist is van „neotenische kenmerken" te spreken. Eveneens zou het onjuist zijn, retardatie niet als norm, maar als afwijking te beschouwen. BOAS besprak in zijn artikel retardatieve kenmerken en heeft twee verschillende begrippen met elkaar verward. Neotenie is een in de natuur zeldzaam voorkomend verschijnsel. De eenige diergroep, bij welke het met zekerheid werd geconstateerd, is die der Urodelen, n.l. bij Amblystoma mexicanum. Van andere vertegenwoordigers dier groep werden eveneens neotenische exemplaren beschreven (o.a. Salamandra, Triton, zie SCHREIBER), zonder dat evenwel onderzocht werd, of hier de mogelijkheid voor het doorloopen van een gedaanteverwisseling bestond. In het navolgende hoop ik hieromtrent het een en ander betreffende Triton taeniatus mede te deelen. Wat de Anuren betreft, zoo weet men niet, of de gevangen reuzenlarven het tot een metamorphose brengen of niet; hier treedt bij deze afwijkende larven echter de geslachtsrijpheid nooit op; CUNNINGHAM en BOULENGER spreken hier van „partieele neotenie". Wij leerden dus de neotenie als afwijking kennen. De vraag is, of men bij den mensch, waar zoo veel retardaties voorkomen, ook neotenie aantreft. Juist waar de mensch, vooral wat afwijkingen betreft, zeer nauwkeurig bekend is, kan het van belang zijn dit punt hier even aan te roeren.

Vertraagde orgaan ontwikkeling treedt bij den mensch dikwijls op. B.v. ziet men bij het sporadisch kretinisme: zeer achterlijke ontwikkeling van de geslachtsorganen, vertraging van de sluiting der epiphysen, vertraagde tandvorming. Hier bestaat een vertraagde ontwikkeling van vrijwel het geheele organisme; andere organen kunnen bovendien abnormaal gebouwd zijn. Na toediening

van schildklier-praeparaten, ziet men de genitaliën zich ontwikkelen, de tandvorming wordt versneld, de zeer achterlijke lengtegroei wordt gestimuleerd (Zie v. WAGNER bij FALTA). Of men echter een misvormd wezen, een kretin, een „jugendliche Form" noemen mag, valt te betwijfelen. Zeker persisteeren hier talrijke jeugdkenmerken. Van geslachtsrijpheid is echter geen sprake en die ontbreekt nooit bij echte neotenie. Ook dwerggroei komt bij de neotenie der Urodelen niet voor, zelfs zijn de neotenische dieren dikwijls grooter dan normaal. Ziet men van deze twee punten af, dan is eenige overeenkomst echter onmiskenbaar. Wij zullen later, bij de bestudeering der schildklier zien, dat de mogelijkheid bestaat, dat deze overeenkomst misschien meer is, dan een oppervlakkige gelijkenis.

Ook kan het bij den mensch voorkomen, dat de geslachtsrijpheid sterk vervroegd optreedt. Dergelijke individuen bezitten, naast volwassen geslachtsorganen, jeugdkenmerken. Later herstelt zich het evenwicht tusschen de organen (hypergenitalisme, FALTA). Van vervroegde maturiteit, in letterlijken zin, is bij neotenische Urodelen nooit sprake. Ook het staanblijven op den neotenischen trap van ontwikkeling ontbreekt bij het hypergenitalisme; deze afwijking is zeer zeker niet met neotenie identiek. Een dergelijke afwijking is volstrekt niet tot den mensch beperkt. Zeer terecht echter beschouwt ook BOAS deze gevallen niet als neotenisch:

„Manchmal findet aber eine vorzeitige Reife der Geschlechtsorgane, resp. eine verspätete Ausbildung gewisser anderer Organe statt, ohne daß Neotenie daraus resultirt. Manche Fische werden geschlechtsreif, lange bevor sie die volle Grösse erreicht haben, wachsen dann aber weiter heran: hier ist also von Neotenie, von Stehenbleiben auf der jugendlichen Ausbildungsstufe nicht die Rede." Opgemerkt dient te worden, dat KOLLMANN niet „stehenbleiben" op, maar „festhalten" van een jeugdvorm schrijft; twee begrippen, die niet identiek zijn.

Het „stehenbleiben" is onherroepelijk voor het individu, dat over kenmerkende retardatieve organen beschikt.

Het „festhalten" van het neotenische individu kan, door toe-

passing van speciale kunstgrepen, ongedaan gemaakt worden.

Of neotenie tot het ontstaan van nieuwe soorten aanleiding kan geven, of dat dit verschijnsel als de voorbode van retardatie opgevat kan worden, zooals VERSLUYS (1923, 1924)) en met hem BOLK meenen, zal ik hier onbesproken laten. In de volgende hoofdstukken zal ik op dit vraagstuk nader ingaan.

II.

Voordat AUGUSTE DUMÉRIL in 1866 te Parijs de metamorphose van de axolotl had waargenomen, had men dit dier, Siredon pisciforme genaamd, voor een afzonderlijke soort gehouden, zelfs tot een apart geslacht gerekend. Men meende, dat Siredon in één groep thuis behoorde met Proteus anguineus en Siren lacertilia, dieren die evenmin een gedaanteverwisseling doorloopen en daarom Perennibranchiaten werden genoemd.

Nadat MARIE VON CHAUVIN eenmaal de geschikte methode had ontdekt, was zij in staat de axolotl tot metamorphose te brengen, indien zij zulks wenschte. Het gelukte haar ook een eenmaal begonnen gedaanteverwisseling te onderbreken, indien zij daarvoor „geeignete Mittel" aanwendde en het proces een zekere grens niet had overschreden. Omgekeerd nam zij zelfs de „regeneratie" van een dergelijk half gemetamorphoseerd dier tot axolotl waar.

Het is MARIE VON CHAUVIN geweest, die voor het eerst den enormen invloed van de omgeving op de gedaanteverwisseling van de Urodelen ontdekt heeft. Latere onderzoekingen hebben den invloed van het milieu op deze dieren bevestigd.

Het dier, waarin de axolotl na de metamorphose overging, Amblystoma mexicanum, was lang vóór de ontdekking van MARIE VON CHAUVIN bekend. Reeds hieruit bleek, dat de kunstmatig opgewekte gedaanteverwisseling ook spontaan in de natuur kan optreden. SPENGEL heeft daaromtrent nader bericht. Het bleek, dat de metamorphose van de axolotl in de natuur volstrekt niet tot de zeldzaamheden behoort. Dit volgt reeds uit het groot aantal inlandsche

namen, waarmede Amblystoma mexicanum, die door de inheemsche bevolking gegeten wordt, aangeduid wordt. In sommige Mexicaansche meren, waarin de dieren als larven voorkomen, is de gedaanteverwisseling zelfs regel. In andere meren daarentegen gedragen de larven zich als in onze aquaria; zij metamorphoseeren niet.

In het meer van Santa Isabel treedt de gedaanteverwisseling regelmatig op; het is een ondiep meer, dat 's zomers uitdroogt. Het is merkwaardig, dat, waar onze inheemsche Tritonen voorkomen in 's zomers uitdrogende slooten, een vervroegde metamorphose plaats vindt, zoodat men zeer kleine landdiertjes kan aantreffen. WOLTERSTORFF, de bekende salamander-kenner, heeft op dit verschijnsel opmerkzaam gemaakt. Het schijnt dus niet alleen bij de axolotl voor te komen, dat uitdrogen van het water een sterke prikkel tot metamorphoseeren is.

In diepe meren, b.v. dat van Xochimilco en van Chalco, die nooit uitdrogen, leven axolotl's, die nooit van gedaante verwisselen. In zout water kunnen geen axolotls leven; in het meer van Texcolo ontbreken ze daarom geheel en al.

SPENGEL heeft in het uitblijven van de metamorphose der axolotl een afwijking gezien. Hij komt tot de volgende eindconclusie: „Wir haben jetzt nicht mehr zu fragen: unter welchen Umständen kann die Verwandlung erfolgen, sondern die präcise Frage würde lauten: welche Umstände verhindern die Verwandlung des Ajolotls im Amblystoma?"

Het is deze laatste vraag, welke ons in het laatste hoofdstuk zal bezig houden. De eerste werd reeds grootendeels door de physiologen beantwoord, die met behulp van injecties van bloedklierextrakten (FALTA) of door verstrekking van verschillende endocrine klieren als voedsel in hun proefdieren omstandigheden schiepen, welke de metamorphose tengevolge hadden. Wat echter het antwoord op SPENGELS tweede vraag: „welche Umstände verhindern die Verwandlung des Ajolotls im Amblystoma", betreft, zoo is men nog gedwongen zich met vage hypothesen te helpen. Dat het aquariumleven in Europa een van deze „Umstände" is, schijnt echter zoo goed als zeker te zijn. Spontane metamorphosen van

axolotls in het aquarium zijn buitengewoon zeldzaam. Mij is uit de literatuur, behalve de waarneming van DUMÉRIL, nog maar één geval bekend, dat door ENDERLEIN beschreven werd. Het betrof hier drie dieren, die allen metamorphoseerden en tenslotte in het aquarium verdronken. De studie van de ontwikkeling van de axolotl in de natuur stuit echter op groote moeilijkheden, door de enorme afgelegenheid der woonplaatsen van dit dier. Vergelijkend studie-materiaal bezitten wij bovendien niet, aangezien in alle aquaria de neotenie regelmatig optreedt. Wil men vergelijkingen maken tusschen het normale verloop der ontwikkeling van Amblystoma mexicanum en die van de neotenische axolotl, zoo is men steeds aangewezen op andere, zij het ook nauwverwante soorten. Dat men zoodoende niet tot een zuivere vergelijking van normaal en abnormaal dier komen kan, is zeker. In plaats van een normaal contrôle-dier een andere soort dan het afwijkende te nemen, blijft steeds een hulpmiddel. Echter is neotenie volstrekt niet tot de axolotl beperkt. Beter leenen zich soorten tot een vergelijkend onderzoek, bij welke de afwijking een zeldzaamheid is; dan heeft men contrôle-dieren zooveel men maar wenscht bij de hand. Voor de studie der neotenie is de axolotl dus geen geschikt object.

Reeds in het eerste hoofdstuk heb ik er op opmerkzaam gemaakt, dat de ontdekking van DUMÉRIL en MARIE VON CHAUVIN aanleiding was voor het vinden van Europeesche gevallen van vertraagde metamorphosen bij Amphibiën; immers was de belangstelling der onderzoekers voor dergelijke afwijkingen geprikkeld. Zoo ontdekte MARSH reeds in 1868, dat Siredon lichenoides, die men eveneens voor een Perennibranchiaat hield, de larve was van Amblystoma maculatum; hij was in staat de geheele metamorphose te bestudeeren. Een uitvoerige opgave van gevonden neotenische soorten van Urodelen vindt men bij SCHREIBER. Het aantal soorten, bij welke de afwijking gevonden werd, is groot, het aantal individuen echter meestal maar klein en het aantal vindplaatsen gering. Daaraan is het wel voor een groot deel te wijten, dat de neotenie bij Europeesche Urodelen veel minder nauwgezet onderzocht werd, dan bij de Mexicaansche axolotl.

In de meeste gevallen werd zelfs niet eens uitgemaakt, of wel neotenie bestond. Groote, kieuwendragende dieren werden allen neotenisch genoemd, daarbij werd minder gelet op hun geslachtsrijpheid. Dat te constateeren is toch het eerste hulpmiddel om te weten, of neotenie voorhanden is of niet. Daartoe dienen kweekproeven genomen te worden, wat, voor zoover mij bekend, nooit gebeurde, waarschijnlijk uit gebrek aan materiaal, vooral aan mannetjes, en ook omdat het gedrag van den neotenischen Triton, zooals wij straks zullen zien, in het aquarium afwijkt van dat der axolotl. Wel nam JULLIEN (1869) het leggen van eieren door neotenische wijfjes van Triton taeniatus waar. Inwendig onderzoek van de Europeesche neotenische Tritonen werd niet of onvolledig verricht. Ook hiervan moet wederom de oorzaak worden gezocht in de zeldzaamheid van het materiaal. SCHREIBER zelf noemt de reuzenlarven neotenisch. Er zal aan zijn opgaven, de neotenie betreffende, waarschijnlijk wel het een en ander te corrigeeren zijn.

Zelf vond ik neotenische exemplaren van Triton taeniatus, welke vondst reeds door mij in een vergadering van de Nederlandsche Dierkundige Vereeniging werd vermeld.

De eerste, die neotenische exemplaren van Triton taeniatus ving, was JULLIEN (1869).

Ik was zoo gelukkig deze zeldzame dieren in zóó groote hoeveelheden aan te treffen, dat ik in staat was materiaal te verzamelen, dat voldoende was èn voor de noodzakelijke kweekproeven, èn voor mikroskopisch en makroskopisch onderzoek. Ik was dus in staat te contrôleeren, dat hier inderdaad sprake is van neotenie; een aan die van de axolotl geheel parallel loopende afwijking. Dat Amblystoma mexicanum en Triton taeniatus het verschijnsel niet op volmaakt dezelfde manier vertoonen, hoop ik nader aan te toonen. Hoofdzaak is, dat ik hier neotenisch materiaal en normaal materiaal van dezelfde soort naast elkaar kan stellen ter vergelijking en op die wijze kan trachten eenige eigenaardigheden der neotenie, die bij de axolotl nog duister zijn, op te helderen.

Eerst wil ik, naar de wellicht onvolledige en uit gebrek aan

materiaal misschien hier en daar onjuiste opgaven van SCHREIBER (1913), even vermelden, bij welke soorten van het geslacht Triton vertragingen der metamorphosen, al of niet samengaande met geslachtsrijpheid, gevonden werden:

1°. Triton vulgaris (taeniatus).

Zelden. Bijna uitsluitend ♀ ♀. De gevonden ♂ ♂ bezaten nooit volkomen spermatozoïden. (Bij dezen denkt men reeds aan het optreden van reuzenlarven, in plaats van aan neotenie). Slechts bekend van hooggelegen plaatsen en diepere wateren, waarschijnlijk uitsluitend overwinterende larven (Deze laatste opgave is natuurlijk overbodig. Aangezien Triton taeniatus nooit vóór den winter volwassen wordt, neotenische dieren bovendien nooit het water verlaten, spreekt het vanzelf, dat deze afwijking vooraf gegaan wordt door den winter-over in het water verblijvende larven!)

2°. Triton alpestris.

Op hooggelegen plaatsen duurt de ontwikkeling meerdere jaren; in het 3e levensjaar zouden zij daar als larven geslachtsrijp worden. Het is niet onmogelijk, dat zij vervolgens levenslang in dit stadium blijven en zich hierin voortplanten (Bewezen is dit echter niet, dus het voorkomen van neotenie evenmin!) Neotenie komt bij geen enkelen europeeschen salamander zoo veelvuldig voor, als bij Tr. alpestris. Aan de zuidhellingen der Alpen zijn zij ongeveer standvastig en even talrijk als de volkomen ontwikkelde exemplaren.

3°. Triton cristatus.

Het overwinteren der larven is zeldzaam, neotenie eveneens.

4°. Triton walti.

Neotenische dieren werden herhaaldelijk in steilwandige putten aangetroffen. (VON BEDRIAGA meent echter, dat hier geen geslachtsrijpheid optreedt en men dus met reuzenlarven en niet met neotenische dieren te maken heeft.)

5°. Triton boscae.

Ook dit dier behoudt soms in den volwassen toestand den larvalen vorm (Zie ook VON BEDRIAGA).

6°. Triton montandoni.

Van dit dier wordt het overwinteren als larve vermeld, niets over voortplanting in den larvalen staat.

7°. Triton italicus.

In steilwandige wateren is neotenie niet zeldzaam.

8°. Triton palmatus.

Van deze soort is uitsluitend het overwinteren als larve bekend.

Daarentegen werd noch neotenie, noch het overwinteren als larve aangetroffen bij: Triton marmoratus, Triton asper, Triton montanus en Triton rusconii.

Tot zoover de opgaven van SCHREIBER.

Hoewel het aantal soorten van het geslacht Triton, waarbij neotenie geconstateerd werd, groot is, blijft deze afwijking voor elke soort, misschien met uitzondering van Triton alpestris, toch tot de zeldzaamheden behooren. Het is volstrekt niet onmogelijk, dat soorten, welke zelf zeldzaam voorkomen, de afwijking eveneens vertoonen, maar dat die tot op heden nog niet werd geconstateerd, zoodat wellicht SCHREIBER's lijst nog zal moeten worden uitgebreid. Over het algemeen berust het constateeren dezer feiten op enkele vondsten. Triton alpestris en Tr. italicus maken daarop een uitzondering.

Hoewel neotenie over het algemeen zeldzaam optreedt, schijnt zij, wáár ze voorkomt, standvastig te zijn. Wel is waar vindt men in de literatuur, waar vondsten van neotenie vermeld worden, meestal geen opgaven over dit punt, (JULLIEN, WESTHOFF), wat toch van groot belang is. CUNNINGHAM en BOULENGER deelen o.a. mede, dat in Lombardije plaatsen zijn, waar men constant neotenische exemplaren van Triton taeniatus kan aantreffen.

Hoeveel jaren achtereenvolgens die vindplaatsen gecontrôleerd werden, wordt door genoemde auteurs niet medegedeeld. ENTZ vond gedurende twee achtereenvolgende jaren neotenische exemplaren van Triton taeniatus in de buurt van BOEDA-PEST. De door hem gevonden dieren werden, voor nader onderzoek, aan mij afgestaan. Zeer zeker waren het geen fraaie exemplaren en men zou er aan kunnen twijfelen, of ze inderdaad neotenisch waren. Ik zal op deze dieren nader terugkomen. Meer dan twee jaren achtereen

heeft ENTZ zijn vindplaats niet onderzocht.

Ik vond mijn dieren op twee plaatsen, één te Hilversum, de andere te Baarn. In het eerstgenoemde water werden zestien jaren achtereenvolgens door mij neotenische dieren aangetroffen; te Baarn werd het water niet langer dan twee en een half jaar onderzocht, gedurende welken tijd aldaar steeds neotenie voorkwam. Ook deze feiten spreken sterk voor het constant optreden van neotenie, waar de omstandigheden tot deze afwijking der ontwikkeling leiden.

De reeds verkort medegedeelde opgaven van SCHREIBER, schijnen er op te wijzen, dat de neotenie bij Triton alpestris en Triton walti op sommigen vindplaatsen een constant verschijnsel is.

Aanduidingen van dezen auteur hieromtrent bij de andere soorten van het geslacht Triton ontbreken.

Waar opgaven voorhanden zijn van herhaald onderzoek op dezelfde vindplaats, zijn de auteurs het er over eens, dat neotenie zich aldaar herhaaldelijk voordoet. Mijn ervaringen spreken zeer duidelijk daarvoor. Zestien jaren achtereenvolgens immers vond ik de neotenische dieren op dezelfde plaats.

Het schijnt dus, dat, wáár neotenie voorkomt, deze afwijking ook *constant* voorkomt, evenals de neotenie van de axolotl in onze aquaria constant optreedt.

Voor het overwinteren van larven worden dikwijls de metereologische omstandigheden verantwoordelijk geacht. Zoo meende ADLER, dat afwisselende koude en warmte tenslotte neotenie veroorzaken zouden. (Zoo noemt hij ten onrechte den reuzengroei van Anuren larven.) Het gelukte hem inderdaad experimenteel een lang voortduren van den larvalen staat te verkrijgen. De in zijn experimenten gebruikte temperaturen wisselden tusschen 8° C. en 31° C., excessieve waarden, die in de natuur uitgesloten zijn. De opeenvolging dier temperaturen (koud-warm-koud) was een voorwaarde voor het slagen van zijn proeven. Gedurende zeer koude en natte zomers, zou de ontwikkeling dermate vertraagd worden, dat de dieren niet op het juiste tijdstip „rijp" waren voor het landleven en deswege gedwongen werden het waterleven voort te zetten. Indien dit juist is, zou het optreden der reuzenlarven volstrekt niet aan bepaalde plaatsen gebonden

behoeven te zijn, maar veel moeten voorkomen in bepaalde jaren.

De zestien achtereenvolgende jaren echter, gedurende welke de neotenie te Hilversum optrad, waren, gelukkig, volstrekt niet allen nat. Ik herinner slechts aan de warme zomers van 1911 en 1914, welke echter geen einde maakten aan de neotenie.

Het is overigens niet meer dan een hypothese, dat de reuzenlarve ontstaat onder invloed van voortdurende koude. Experimenteel werd deze opvatting nooit bevestigd. Of het aantal vondsten na een kouden zomer grooter was dan na een warmen, laat zich, gezien de betrekkelijke zeldzaamheid der in de literatuur vermelde vondsten, al evenmin uitmaken. Wat echter de oorzaken der neotenie betreft, zoo verwijs ik daarvoor naar het laatste hoofdstuk van deze studie.

In de Mexicaansche meren, waar de axolotls in den natuurlijken staat worden aangetroffen, bereiken deze dieren een lengte van 25 à 28 cM. De zich spontaan metamorphoseerende dieren echter worden slechts 18 à 20 cM. lang, zoodat met het persisteeren van den larvalen vorm, ook de groei langer voortgezet schijnt te worden.

De neotenische exemplaren van het geslacht Triton vertoonen dit verschijnsel lang niet in dezelfde mate; waar lengtematen opgegeven worden, zijn deze afwijkende dieren eerder kleiner dan normaal, dan grooter. Zoo beschreef WOLTERSTORFF neotenische exemplaren van 6,5 cM. lengte; de dieren van ENTZ waren niet langer dan 6 cM. en die van WESTHOFF 8 cM. De normale exemplaren van Triton taeniatus bereiken echter gemakkelijk een lengte van 9 cM. en dieren van 10 cM. lang vormen volstrekt geen uitzondering. De door mij gevonden neotenische dieren bereikten de volle lengte, of werden iets grooter. Neotenische exemplaren van 11 cM. lang zijn zeer gewoon. Dergelijke dieren zien er krachtig uit, waartoe de breede, larvale kop met de bundels kieuwen medewerkt. DE MAREES VAN SWINDEREN sprak zelfs van een „opvallend goed uiterlijk." Mogelijk is hier de oppervlakkige beschouwing bedriegelijk: de gevuldheid dezer dieren zou wel op gezwollenheid kunnen berusten en dus abnormaal zijn. In ieder geval echter bereikten

mijn dieren de normale afmetingen, zonder dat gesproken worden kon van een reuzengroei, zooals die bij de axolotl beschreven is door SPENGEL. Of de opvallend kleine dieren van ENTZ en WOLTERSTORFF wel neotenisch waren, blijft twijfelachtig. Inwendig onderzoek van deze dieren ontbreekt. De mij door ENTZ welwillend afgestane exemplaren, waren zoo slecht geconserveerd, dat een dergelijk onderzoek niet mogelijk bleek. Daarentegen heeft KUHN een neotenisch exemplaar van Triton cristatus inwendig onderzocht, welk dier slechts 7 cM lang was. Triton cristatus bereikt echter gemakkelijk een lengte van 15 cM, dikwijls zelfs meer. In het volgende hoofdstuk zal ik KUHN's onderzoek nader bespreken en aantoonen, dat hier waarschijnlijk geen neotenisch dier, maar een reuzenlarve werd onderzocht. Afgaande op de grootte, mag men aannemen, dat noch ENTZ, noch WOLTERSTORFF te maken hadden met neotenische dieren.

Reeds de naam „reuzenlarve" duidt aan, dat ook overwinterende larven van Amphibiën een abnormale grootte kunnen bereiken, doch halen dergelijke dieren nooit de lengte der volwassenen. Ook de niet metamorphoseerende Anuren-larven overtreffen in grootte verre de normale donderpadden (SCHREIBER, CAMERANO, BOLTEN, JENSEN). Zelf vond ik jaren geleden te Bussum reuzenlarven, vermoedelijk van Rana fusca. Deze dieren maten ruim 4 cM; de sloot, waarin ze gevonden werden, is gedempt.

Het is mij onbekend, of dergelijke dieren op speciale vindplaatsen constant voorkomen, zooals de neotenische Urodelen. Desbetreffende aangiften vond ik niet in de literatuur.

Ook de invloed van het aquarium-leven doet zich dikwijls op de ontwikkeling van Anuren gelden. Gevallen, waarbij de metamorphose lang wordt uitgesteld, zijn niet zeldzaam. Dergelijke larven krijgen achterpooten, maar de voorpooten komen niet tot ontwikkeling. De door MARIE BOLTEN nauwkeurig beschreven reuzenlarve vertoonde hetzelfde ontwikkelings-stadium; ook de door JENSEN onderzochte dieren komen hiermede overeen, evenals die van HAHN. Bij reuzenlarven van Urodelen ontwikkelen zich steeds alle vier de extremiteiten; de remming der ontwikkeling geschiedt bij beide

groepen dus niet in hetzelfde stadium. Hoe lang dergelijke abnormale aquarium-dieren het larvale leven kunnen voortzetten, is mij onbekend. Grooter dan normale exemplaren worden ze niet.

De invloed van het aquarium-leven op den grootte-groei werd door GOETSCH bij zeer uiteenloopende diersoorten bestudeerd. Het bleek hem, dat axolotl-„larven" klein blijven, wanneer ze in groote hoeveelheid in een klein aquarium gekweekt worden. Als oorzaak van deze groei-storing ziet GOETSCH de onderlinge voortdurende verontrusting der larven. Zijn object is natuurlijk zeer ongelukkig gekozen om eventueelen invloed op de gedaanteverwisseling na te gaan, wat trouwens niet in GOETSCH's bedoeling lag. Er blijkt echter uit, dat in cultures bij Urodelen dwerggroei kan optreden: de lengtegroei kan vertraagd zijn, maar de metamorphose tijdig optreden. Hoe zorgvuldig gekweekt dient te worden om eenigzins normaal groote en krachtige dieren te verkrijgen, wordt duidelijk uit het boekje van WOLTERSTORFF.

Het komt mij voor, dat dit niet gelukt is aan GLAESNER. Het materiaal, voor zijn normentafel gebruikt, schijnt niet van normale afmeting te zijn geweest. Triton taeniatus metamorphoseert in de natuur niet bij een lengte van slechts 2,6 cM. VON BEDRIAGA gaf als de normale lengte, die deze larven in de natuur bereiken, 3,4 cM. aan. GLAESNER zelf beschouwt de lengtemaat dezer dieren als een goede maatstaf voor hun ontwikkelings-stadium. Dit kan juist zijn, indien alle materiaal verkregen wordt uit dezelfde culture, waarbij voor de onderzochte individuen de omstandigheden dezelfden waren. Onderzocht men echter dieren van gelijke lengte uit andere cultures, dan kloppen GLAESNERS opgaven niet meer. Dikwijls zal men opmerken, dat de onderzochte larve tot een jonger stadium behoort, dan bij haar lengte past. Hierdoor wordt natuurlijk de mogelijkgeid geschapen, dat men meent met reuzenlarven te maken te hebben, waar slechts normale ontwikkeling voorhanden is.

Inderdaad blijkt uit alles, dat het moeilijk is normen voor de ontwikkeling van Triton taeniatus vast te stellen. Ook onderlinge vergelijking van larven brengt groote bezwaren mede. Duur der

ontwikkeling, in verband met de temperatuur beschouwd, noch de lengte, leveren ons gegevens betreffende het bereikte ontwikkelings-stadium.

Keeren wij thans wederom terug tot de neotenie. Vrijwel alle auteurs zien in deze afwijking het resultaat der inwerking van de omgeving. Vroeger nam men een direkten invloed aan; na de onderzoekingen van GUDERNATSCH (1912) meent men, dat primair het endokriene systeem geprikkeld wordt, wat wederom secundair door abnormale harmozon-produktie (GLEY), of door vorming van abnormale hoeveelheden harmozon, de normale ontwikkeling beinvloedt. Het spreekt vanzelf, dat wij hier het milieu, waarin de neotenische dieren aangetroffen werden, nader beschouwen moeten.

De meeste auteurs vermelden het een en ander omtrent hun vindplaatsen. Zoo beschreef SCHREIBER vondsten van neotenische dieren in diepe wateren uit hooggelegen streken. ENTZ vond zijn dieren daarentegen in een ondiep poeltje in de buurt van Boeda-Pest, CUNNINGHAM en BOULENGER geven Lombardijsche meren als de vindplaatsen van hun exemplaren aan.

De door mij gevonden dieren werden in diep water aangetroffen. De eerste vindplaats (te Hilversum) was een fortgracht van 3 à 7 M breedte; de tweede, te Baarn, een groote vijver. Geen van beiden drogen ooit uit. Ik vermeld dit hier terloops in verband met SPENGEL's opgaven betreffende de axolotl; immers metamorphoseeren deze dieren in het uitdrogende meer van Santa Isabel. Het is alom bekend, dat de watersalamanders zich in nooit uitdrogende wateren normaal ontwikkelen. Wél geeft WOLTERSTORFF aan, dat in 's zomers uitdrogende slooten de metamorphose bij Tritonen vervroegd optreedt.

Dat hooggelegen streken, evenmin als de steilheid der oevers van de vindplaatsen, voor de neotenie van belang zijn, blijkt niet alleen uit het feit, dat mijn vondsten in Holland werden gedaan, maar ook uit de opgaven van ENTZ(?), die van CUNNINGHAM en BOULENGER, die van JULLIEN te Parijs en die van WESTHOFF te Münster.

De invloed der hoogte zou zich voornamelijk door de gemiddeld lage temperatuur doen gelden. Reeds besprak ik het feit, dat ne-

otenie constant kan optreden en daardoor van de gemiddelde jaarlijksche temperatuur onafhankelijk toont te zijn. Echter schijnt neotenie in het hooggebergte wel het veelvuldigst voor te komen (Triton alpestris!); maar de oorzaken hiervan kunnen niet in de temperatuur gelegen zijn.

KOLLMANN, SCHREIBER, HESSE en anderen meenden, dat de neotenie dáár ontstaan zou zijn, waar de larven het water niet konden verlaten en achtten daarom de helling der oevers voor het ontstaan van de afwijking van groot belang. Deze zeer simpele verklaring van de neotenie is gemakkelijk te weerleggen. Immers volgt op de cultuur van Tritonlarven in onze steilwandige aquaria geen neotenie; de dieren verdrinken na de metamorphose, indien men hun niet de gelegenheid geeft om het water te verlaten. Het jonge organisme zou onder invloed van opgedane ervaringen moeten reageeren door de gedaanteverwisseling te onderdrukken! Is deze opvatting juist, dan zou men moeten aannemen, dat de jonge larven een indruk verkrijgen van de gesteldheid der oevers en dat deze indruk verandering der ontogenese tengevolge heeft! Gebeurt dit niet, dan verdrinken de larven na de metamorphose, vóór ze geslachtsrijp zijn!

Het is dan ook niet te verwonderen, dat de vindplaatsen van neotenische Tritonen volstrekt niet steeds steilwandig zijn. De gracht te Hilversum bezit geen steile kanten; de vijver te Baarn wèl. Onafhankelijk daarvan bestaat in beiden jaar-in, jaar-uit neotenie. Ik vermeld den toestand van de oevers hier dan ook uitsluitend volledigheidshalve. Toch is de meening, dat neotenie beperkt is tot steilwandige wateren, betrekkelijk verbreid en er wordt o. a. opgegeven door ROMANE, in SCHULZE'S „Biologie der Tiere Deutschlands", dat men neotenische exemplaren uitsluitend vindt in alpenwateren met steile oevers (1923).

Een zeer opvallende overeenkomst tusschen mijn beide vindplaatsen was het vrijwel totaal ontbreken van waterplanten. De oevers zijn in beide gevallen beplant met boomen, waarvan de bladeren in het najaar in het water vallen. In dergelijke wateren is de plantengroei over het algemeen zeer armoedig: het rottende

blad gaat de ontwikkeling van de flora tegen en de schaduw van het geboomte zal daarbij ook wel een rol spelen. Meestal ontwikkelen zich in dergelijke gevallen Cyanophyceae, die op hun beurt een zeer schadelijken invloed op de fauna uitoefenen. Deze blauwwieren ontbraken echter zoowel te Hilversum als te Baarn. Enkele Chlorophyceae werden daarentegen gevonden en de fauna was rijk. Ik vond in de literatuur geen opgaven der flora, de vindplaatsen betreffende. Desniettegenstaande acht ik het vrijwel geheel ontbreken van plantengroei een feit van eenig gewicht. Direkt zij echter opgemerkt, dat ik in andere wateren, waar de plantengroei tevens ongeveer geheel ontbrak, normale dieren vond; een rechtstreeksche oorzaak der neotenie kan hierin dus niet worden gezien.

De hoeveelheid voedsel, in het water aanwezig, was zoowel te Hilversum als te Baarn rijkelijk. Vooral het aantal exemplaren van Daphnia's was zeer groot, hetgeen niet te verwonderen valt, aangezien deze diertjes dikwijls dáár optreden waar zich afgevallen blad in het water bevindt, wat hun tot voedsel schijnt te strekken. Daphnia's vormen, vooral voor jonge Tritonen, een uitmuntend voedsel (WOLTERSTORFF), maar ook de volwassen dieren eten ze graag. Het spreekt overigens haast vanzelf, dat ook de natuurlijke vijanden van de jonge salamanders niet ontbraken; vooral het aantal exemplaren van Notonecta was zeer groot, terwijl tevens veel Libellen- en Dytiscus-larven aangetroffen werden.

Het is meer waargenomen, dat neotenie juist dààr voorkomt, waar veel voedsel aanwezig is. ENTZ, CUNNINGHAM, BOULENGER en HESSE zien daar zelfs een der oorzaken van de neotenie in! TORNIER, die het lang voortduren van het larvale stadium bij Anuren neotenie noemt, meende daarentegen, dat gebrek aan dierlijk voedsel deze dieren „neotenisch" maakt. Iets dergelijks is natuurlijk nooit het geval bij Urodelen, die levenslang exclusief carnivoor zijn. Ik vermeld dit feit hier uitsluitend om aan te geven, dat men tevens gemeend heeft neotenie(?) in verband met onvoldoende voeding te moeten brengen.

Eigenaardig was, dat beide vindplaatsen, waarin ik de neotenische dieren gevonden heb, geen communicatie hadden met andere wateren.

Dit feit schijnt volstrekt niet op zichzelf te staan; integendeel worden de meeste vondsten van neotenische dieren, uit totaal geïsoleerde wateren vermeld. SCHREIBER spreekt steeds van poelen of putten, al naarmate de oevers glooiend of steil zijn, wat deze auteur van groot belang acht. Nadrukkelijk echter wordt nooit op het isolement van de vindplaatsen gewezen; juist waar algemeen een bijzondere invloed aan een speciale omgeving wordt toegeschreven, is dit verwonderlijk.

Niet slechts ontbraken bij mijn vindplaatsen verbindingen met andere wateren, ook belangrijke bronnen komen er niet in voor, zoodat men wel mag aannemen, dat ze voornamelijk met regenwater gevuld zijn.

Het is moeilijk om aan de hand van de hier gegeven bijzonderheden omtrent den toestand der vindplaatsen, zeer opvallende eigenaardigheden te ontdekken. Er komen toch wateren voor, die grootendeels dezelfde karakteristiek vertoonen, maar waar de neotenie ontbreekt.

Een goed voorbeeld van een dergelijk geval vormt de boschvijver te Zeist. Ook hier het vrijwel totaal ontbreken van waterplanten, met uitzondering van enkele groenwieren. Ook hier de bodem bedekt met afgevallen bladeren van het omringende bosch. De oevers van dezen vijver zijn, grootendeels, steil. De voorhanden hoeveelheid voedsel is rijkelijk en bestaat ook hier voornamelijk uit Daphnia's. Het éénige punt van verschil is, dat deze vijver in verbinding staat met een beek, welke hem van water voorziet. In den vijver van het Zeister bosch is Triton taeniatus uiterst algemeen. Ik ving er een groot aantal exemplaren (± 40!), die echter geen van allen een spoor van neotenie vertoonden. Ook mikroskopisch onderzoek wees uit, dat de te Zeist gevangen dieren volkomen normaal ontwikkeld waren, zoodat hier niet aan de voorwaarden voor het ontstaan van neotenie schijnt te zijn voldaan. Moet de oorzaak hiervan gezocht worden in het beekje dat, naast bronwater, misschien steeds normale larven aanvoert? Of heeft de veel besproken invloed van het milieu op de metamorphose minder belang, dan men geneigd is aan te nemen?

Chemische analyse van het water, waarin de neotische dieren leven, leverde geen belangrijke resultaten op. Ze werd voor mij uitgevoerd door Dr. P. A. MEERBURG, dien ik daarvoor hier, vooral voor de zeer moeilijke jodiumbepaling, nogmaals van harte dank zeg. Het jodiumgehalte juist was van belang, omdat wij, zooals wij zien zullen in het volgende hoofdstuk, bij neotenische exemplaren van Triton taeniatus afwijkingen van de schildklier aantreffen.

Ik geef in onderstaande tabel de resultaten van de wateranalyse volledig weer. Onderzocht werd, behalve het water uit de beide vindplaatsen van neotische dieren, ook dat uit den Zeister boschvijver, die zooveel gemeenschappelijks vertoont met de wateren te Hilversum en te Baarn, maar waarin neotenie ontbreekt.

	Zeist.	Hilversum	Baarn.
Helderheid	Helder, behoudens enkele bruine vlokken	Idem	Idem
Kleur	Geen	Lichtgeel	Lichtgeel
Reuk	Geen	Geen	Geen
Geleidingsvermogen bij 18° ($\times 10^6$)	87	100	96
Milligram per Liter. Vaste stof (180° C) gefiltreerd water	62	79,8	71
Chloorion (Cl')	19,6	21,6	22,6
Nitrietion (NO_2')	0	0	0
Nitraation (NO_3')	0	0	0
Sulfaation (SO_4'')	10,9	6,4	14,4
Hydrocarb.ion (HCO_3')	12,2	25,6	9,8
Kiezelzuur (SiO_2)	8,0	1,0	6,0
Ammoniumion (NH_4^+)	0,27	0,67	0,65
IJzerion (Fe^{++})	$<$ 0,1	1,1	0,8
Calciumion (Ca^{++})	4,3	4,0	3,6
Magnesiumion (Mg^{++})	2,8	1,6	2,0
Vrij koolzuur (CO_2)	13,2	16,7	9,7
Mangaanion (Mn^{++})	0,11	0,12	0,07
Permanganaatverbruik (alkalisch op gefiltreerd water)	**8,3**	**48,1**	**29,0**
Schadelijke metalen (Pb, Cu, Zn)	—	—	—
Hardheid in D.gr. (berekend)	1,14	0,85	0,96
Totaal jodiumgehalte, uitgedrukt in γ per liter ($\gamma = 0{,}001$ mgr.)	**1,0**	**3,0**	**1,2**

Zooals men ziet, bestaan geen belangrijke verschillen, althans vertoont het water, afkomstig uit de vindplaatsen van de neotenische dieren, geen karakteristieke afwijkingen. Slechts de hoeveelheid aanwezige organische stof was veel grooter, dan dat in den Zeister vijver, zooals uitgedrukt wordt door het permanganaat getal.

Resumeerende wil ik nog even in het kort aangeven, door welke eigenschappen de vindplaatsen van de neotenische exemplaren van Triton taeniatus zich kenmerkten, zonder evenwel hiermede te willen beweren, dat deze gezamenlijk voorwaarden voor het ontstaan van neotenie vormen:

1°. Diep water.
2°. Minimale plantengroei.
3°. Bodem bedekt met boombladeren.
4°. Voedsel ruimschoots voorhanden.
5°. Geen communicatie met andere wateren.
6°. Geen bronnen.
7°. Hoog gehalte van het water aan organische stof.

Naast het constant optreden der neotenie, is er nog een ander punt, dat ik hier bespreken wil, n.l. haar lokaal voorkomen. De vijver te Baarn ligt ver van niet uitdrogende slooten verwijderd en dat de neotenische dieren bij het uitdrogen der woonplaatsen, òf metamorphoseeren, òf sterven moeten, ligt voor de hand, zoodat deze vindplaats niet geschikt is, omtrent dit punt eenige opheldering te verschaffen.

Met de fortgracht te Hilversum is dit echter anders. Op geen honderd meter afstand van deze gracht bevond zich een sloot, die thans gedempt is en waarin Triton taeniatus voorkwam. Eigenaardig was, dat deze sloot veel waterplanten bevatte, voornamelijk Calla palustris. De hier gevangen exemplaren waren zonder uitzondering gemetamorphoseerd. Ook in verder van de vindplaats verwijderde slooten leefden geen neotenische dieren. Al die slooten liggen in een weiland, zoodat hun bodem niet met bladeren bedekt is en bovendien is de waterflora er goed in ontwikkeld. Dikwijls overstroomde dit weiland in het voorjaar, waardoor communicatie

onderling, soms (zelden) ook met de woonplaats der neotenische dieren kon ontstaan. In de laatste jaren komt dit door verbeterde drainage niet meer voor. In al deze slooten vindt men Triton taeniatus, hoewel niet algemeen, aangezien men er ook snoek, een vervaarlijke vijand van deze dieren, in aantreft. De overstroomingen maken het natuurlijk mogelijk, dat de neotenische dieren zich zouden verspreiden. Nooit echter waren de exemplaren, die door mij in de (± 300 M en meer verwijderd) gelegen slooten gevangen werden, neotenisch. Wel dient te worden opgemerkt, dat deze overstroomingen meestal vroeg in het voorjaar voorkwamen, wanneer de dieren nog traag zijn. Van eenige verspreiding van de neotenische dieren is mij echter in geen enkel geval iets gebleken.

Neotenie schijnt niet alleen constant, maar tevens strikt lokaal te zijn. Er zijn mij uit de literatuur geen opgaven bekend, waarbij, naast de vindplaats, ook de omgeving werd onderzocht, zoodat deze opvatting door geen andere gegevens bevestigd worden kan. Is mijn veronderstelling juist, dan kan mer er een bewijs voor den invloed van de lokale omstandigheden voor het optreden van de afwijking in zien.

Terwijl Triton taeniatus nomaliter van ongeveer half Maart tot begin Juni, afhankelijk van de voorjaarstemperatuur (Wolterstorff), in het water verblijft, kan men de neotenische dieren het geheele jaar door in het water aantreffen. Zoo ving ik ze in October en November. Evengoed als de normale dieren, verwerven de neotenische in het voorjaar het prachtkleed.

Bijgegeven reproducties van photographieën doen dit duidelijk uitkomen, vooral de sterk gevlekte buik en de tevens voor de bronst typische sterk gezwollen cloaca. Ook de kam van de mannetjes komt tot volledige ontwikkeling en verdwijnt na de bronst, evenals bij normale exemplaren. Het optreden van de bronst met de haar begeleidende verschijnselen verloopt dus absoluut normaal; de neotenie heeft hierop niet den minsten invloed, zelfs niet wat den tijdsduur betreft. De dieren van Entz vertoonden een, maar weinig, gezwollen cloaca; hun kleur was onder invloed van de slechte conserveering grootendeels verdwenen.

Bij het dier van KUHN waren de vlekken van het prachtkleed maar zwak, de rugkam vrijwel niet ontwikkeld, anders dus dan bij mijn exemplaren. Ook de bronst van de axolotl verloopt geheel normaal (VON CHAUVIN, BERTRAM G. SMITH 1907 en 1911).

Neotenische wijfjes zijn veel algemeener, dan neotenische mannetjes van Triton taeniatus.

Uit SCHREIBER's opsomming blijkt dat dit bij meer soorten van het geslacht zoo is. Of de neotenie bij de mannetjes minder lang voortduurt, dan bij de wijfjes, is mij onbekend. Gedurende den bronsttijd schijnt bij neotenische dieren de neiging om te metamorphoseeren opnieuw te ontstaan. Mogelijk treedt dan de gedaanteverwisseling veelvuldiger op bij de mannetjes, die daarna het water kunnen verlaten. Zij schijnen er nooit weer terug te keeren, want naast neotenische dieren vindt men nooit totaal gemetamorphoseerden.

Cijfers omtrent de geslachtsverhouding tusschen mannetjes en wijfjes durf ik niet op te geven, uit gebrek aan het daartoe noodzakelijke zeer talrijke materiaal, waarbij nog in aanmerking dient te worden genomen, dat de wijfjes, zoowel van neotenische als van normale dieren, gedurende den bronsttijd trager zijn, dan de mannetjes, waardoor zij zich gemakkelijker laten vangen. Dit feit kan, waar het 't bepalen van de geslachtsverhouding geldt, gemakkelijk tot fouten leiden. Het uit kweekproeven door mij verkregen materiaal was eveneens te weinig talrijk, om betrouwbare opgaven betreffende dit punt te doen.

SCHREIBER geeft aan, dat bij mannelijke exemplaren van Triton taeniatus, nooit volkomen ontwikkelde spermatozoïden gevonden werden. De door mij gevonden dieren echter bezaten in ieder opzicht volkomen normaal ontwikkelde testes.

Het bewijs voor de vruchtbaarheid der mannetjes leverden de kweekproeven. Nooit te voren werden neotenische Tritonen gekweekt. Deze cultures werden door mij gehouden in samenwerking met DE MAREES VAN SWINDEREN, die reeds over de resultaten een korte mededeeling deed in een vergadering van de Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. Een neotenisch wijfje had

den door een neotenisch mannetje afgezetten spermatophoor opgenomen, nadat het liefdesspel zich op normale wijze had afgespeeld. Voor het verloop hiervan verwijs ik naar de voortreffelijke beschrijving van RUSCONI. Uit deze bevruchte eieren ontwikkelden zich larven; zelfs bleef bij deze culture geen enkel ei onontwikkeld. Ook het liefdesspel van de axolotl is gelijk aan dat van z'n gemetamorphoseerde soort- en geslachtsgenooten (MARIE VON CHAUVIN, BERTRAM G. SMITH). Deze kweekproeven bewijzen, dat zoowel eieren als spermatozoïden normaal zijn; hierin bestaat geen verschil met de axolotl.

Het percentage eieren, dat zich ontwikkelde, was bovendien zeer groot; dit is eveneens het geval bij eieren, afkomstig van normale ouders.

De opgaven van SCHREIBER omtrent de steriliteit der mannetjes, worden dus door mijn vondsten volstrekt niet bevestigd; de resultaten van mijn kweekproeven hebben bovendien bewezen, dat ik met echte neotenie te maken had, waarvoor volledige geslachtsrijpheid, zooals ik in het eerste hoofdstuk betoogde, een eerste eisch is.

Een groot verschil tusschen de axolotl en de neotenische Triton taeniatus vindt men bij de bestudeering van hun gedrag in het aquarium. De axolotl blijft daar steeds het neotenische leven voortzetten; uitzonderingen hierop zijn hoogst zeldzaam. Het door ENDERLEIN beschreven geval van spontane axolotl-metamorphose is, voorzoover mij bekend, een unicum. Merkwaardig was, dat de drie exemplaren, die zich in zijn aquarium bevonden, ook alle drie metamorphoseerden; men kan ook hierin den invloed van de omstandigheden zien. Geheel anders dan de axolotl, gedraagt zich de neotenische Triton taeniatus in gevangenschap. De eenige beschrijving van het gedrag in het aquarium van dergelijke afwijkende dieren werd geleverd door ENTZ. Wij zagen echter reeds, dat men er aan kan twijfelen, of hij niet reuzenlarven voor neotenische dieren hield. Na korten tijd zag ENTZ zijn gevangen exemplaren metamorphoseeren.

Hetzelfde deed zich nu ook voor in mijn aquaria. De neotenie handhaaft zich dikwijls gedurende de gevangenschap niet. Waar

het aquariumleven de neotenie van Amblystoma mexicanum schijnt te bestendigen, is bij de neotenische exemplaren van Triton taeniatus juist het tegenovergestelde het geval. De met den gevangenstaat samengaande milieu-verandering maakt aan de neotenie van Triton taeniatus dikwijls een einde.

Niet altijd echter. Herhaaldelijk bezat ik neotenische exemplaren van Triton taeniatus, die geruimen tijd neotenisch bleven.

Eén dier leeft reeds gedurende vier jaren in gevangenschap en vertoonde nooit een spoor van beginnende metamorphose.

Gedurende dezen tijd legde dit dier tweemaal eieren, waaruit zich larven ontwikkelden. Twee andere wijfjes bezat ik gedurende een jaar, na welk tijdsverloop ze geconserveerd werden.

Het aantal optredende metamorphosen was evenwel zeer veel grooter, dan dat der dieren, die neotenisch bleven. Zoo hadden binnen twee maanden 9 dieren hun uitwendige kieuwen verloren en vertoonden neiging om het waterleven voor het landleven te verwisselen. Onder hen bevonden zich drie mannetjes. Van dezelfde vangst zetten twee wijfjes, zooals reeds beschreven, het neotenische waterleven nog gedurende een jaar voort. Ik durf hieruit niet te concludeeren, dat de tendens om te metamorphoseeren in het aquarium bij de mannetjes grooter is dan bij de wijfjes: het op dit punt onderzochte aantal exemplaren schijnt mij daartoe nog te gering.

Uit het hierboven beschreven feit blijkt, dat de neotenische dieren in staat zijn hun ontwikkeling te voltooien. In mijn omschrijving van het begrip „neotenie" heb ik dit als eisch gesteld voor dieren, die men neotenisch noemt. Dit feit is bij Triton taeniatus dus veel gemakkelijker te constateeren, dan bij de axolotl, aangezien bijzondere kunstgrepen voor het opwekken van de gedaanteverwisseling overbodig zijn.

Verder blijkt uit het gedrag van de neotenische dieren in het aquarium, dat de neotenie een labiele toestand is. Een prikkel, door milieu-verandering opgewekt, heeft de metamorphose tengevolge. Dat deze mileu-verandering zoo heel groot niet was, bleek uit de resultaten van het wateronderzoek. Het aquariumleven brengt echter meerdere wijzigingen, dan uitsluitend die van

de samenstelling van het water, met zich mede, o.a. de ruimtebeperking, welke volgens GOETSCH van groot belang voor de ontwikkeling van de Urodelen is.

Bij de axolotl heeft het leven in gevangen staat juist het tegenovergestelde resultaat als bij Triton taeniatus; waar het bij de eerste leidt tot bestendiging van het waterleven, baant het bij de tweede den weg tot het landleven.

De labiliteit van de neotenie is bij Triton taeniatus echter individueel verschillend. De prikkel om de ontwikkeling voort te zetten, door de milieu-verandering uitgeoefend, is in het ééne geval groot genoeg om de metamorphose op te wekken, in het andere geval daarentegen hiertoe onvoldoende.

Gemakshalve zal ik dus in het vervolg onderscheiden neotenisch-labiele en neotenisch-stabiele dieren. Beiden werden door mij ook inwendig, mikroskopisch, onderzocht. In het volgende hoofdstuk zal ik op de punten van verschil, die stabiele en labiele dieren vertoonen, nader terugkomen, vooral in verband met den bouw van hun schildklier. MARIE VON CHAUVIN nam tijdens haar proeven betreffende de gedaanteverwisseling van de axolotl waar, dat sommige dieren deze wel begonnen, maar niet voltooiden. Zij bleven geruimen tijd staan op een tusschenstadium, wat noch met den Siredon-, noch met den Amblystoma-vorm overeen kwam.

Voorts beschreef MARIE VON CHAUVIN, dat zij in staat was dergelijke half gemetamorphoseerde dieren óf hun gedaanteverwisseling te doen voortzetten, óf ze wederom den Siredon-vorm te doen aannemen. Pas 23 jaar later ontstond in een aquarium van WINTREBERT een dergelijk dier. Het leefde verscheidene jaren als een tusschenvorm, tenslotte echter ontstonden de kieuwen opnieuw en ging het half-gemetamorphoseerde dier over in een axolotl. Het tusschenstadium, wat noch Amblystoma, noch Siredon was, noemde WINTREBERT kortweg: „demi-Amblystome", een woord, dat weinig duidelijk den toestand, waarin dit dier verkeerde, weergeeft, maar dat later door JENSEN overgenomen werd, waardoor het eenig burgerrecht in de literatuur verkreeg en dat ik daarom verder zal handhaven. De door MARIE VON CHAUVIN beschreven tusschenstadia waren der-

gelijke „demi-Amblystomes" zoodat het door WINTREBERT geconstateerde feit niet nieuw was. Evenals sommige van de demi-Amblystomes van MARIE VON CHAUVIN, ging het dier van WINTREBERT na verloop van eenigen tijd wederom over in een axolotl.

JENSEN heeft eveneens een dergelijk „demi-Amblystome" beschreven (1921). Twee jaren lang leefde dit dier in zijn aquarium, maar ging tenslotte over in een volledig gemetamorphoseerde Amblystoma. Ook enkele „demi-Amblystomes" van MARIE VON CHAUVIN zetten na verloop van tijd de ontwikkeling voort. Men mag onder „demi-Amblystomes", meen ik, axolotls verstaan, die hun metamorphose onvolledig volbracht hebben en geruimen tijd halfgemetamorphoseerd verder leven. Vooral waar JENSEN WINTREBERT's woord ook voor zijn dier gebruikt, behoeft men in een demi Amblystome geen exemplaar te zien, dat na verloop van tijd wederom larve wordt.

Dergelijke onderbrekingen van de gedaanteverwisseling zijn bij de Anuren onbekend; zet daar eenmaal de metamorphose in, dan verloopt die altijd in korten tijd, totaal. Bij de Urodelen kent men deze onderbreking van de gedaanteverwisseling uitsluitend bij de axolotl; alle normale Urodelen gedragen zich, wat de metamorphose betreft, als de Anuren. Het is mogelijk in de onderbreking een gevolg van de neotenie te zien, dus een afwijking, die het gevolg is van de doorloopen neotenische periode. Deze opvatting van dit verschijnsel wordt zeer sterk gesteund door het feit, dat ik ook dergelijke tusschenstadia bij Triton taeniatus aantrof, soms onder de gevangen neotenische exemplaren, soms ontstonden ze in het aquarium. JENSEN heeft de uitwendige kenmerken van zijn demi-Amblystome nauwkeurig beschreven. Hij offerde zijn exemplaren niet op aan een inwendig onderzoek. Dit deden WINTREBERT en MARIE VON CHAUVIN evenmin; beiden wachtten, tot de metamorphose óf compleet was, óf dat de halfdieren wederom den larvenvorm hadden aangenomen. De inwendige organisatie van de demi-Amblystomes is dus nog onbekend.

JENSEN's dier vertoonde de navolgende eigenaardigheden, die normaliter kenmerkend zijn voor een gemetamorphoseerde Amblystoma.

1°. Geen dorso-caudale vin.
2°. Bewegelijke oogleden.
3°. Een volwassen huid.
4°. Geen kieuwen.

Daarnaast trof JENSEN bij hetzelfde dier de volgende kenmerken aan van de axolotl.

1°. Een lateraal samengedrukte staart.
2°. Open kieuwspleten.
3°. Tanden op het palatinum.
4°. Geen neiging tot het landleven.

Zeer eigenaardig was nu het feit, dat na nauwkeuriger onderzoek bleek, dat de in het aquarium gemetamorphoseerde, neotenische exemplaren van Triton taeniatus dergelijke tusschenstadia waren. Zij werden niet absoluut volwassen, maar behielden steeds larvale kenmerken.

Daarom zal ik deze, kortheidshalve, aanduiden met het woord **„demi-Triton"**, in verband met het door WINTREBERT gekozen en door JENSEN overgenomen woord: „demi-Amblystome."

Onder een „demi-Triton" versta ik dus een dier, dat duidelijk de kenteekenen van een aangevangen metamorphose vertoont en gedurende geruimen tijd deze kenteekenen bewaart, zonder dat voortgang in de gedaanteverwisseling merkbaar is.

Er bestaat echter onderscheid tusschen den demi-Triton en de demi-Amblystome. Terwijl de laatste meer water- dan landdier is, is de eerste meer land- dan waterdier. In het aquarium trachten de demi-Tritons n.l. het water te verlaten en aan land te gaan; dit deden de demi-Amblystomes nooit. Vandaar dat men, oppervlakkig beschouwd, de eersten voor totaal gemetamorphoseerde dieren houden kan.

Uitwendig vertoonen deze demi-Tritons dan ook vrijwel alle kenmerken van de volwassen dieren, n.l.:

1°. Geen dorso-caudale vin.
2°. Een volwassen huid.
3°. Gesloten kieuwspleten.
4°. Geen kieuwen.

5°. Neiging voor het landleven.

Larvaal zijn echter de volgende kenmerken:

1°. Geen bewegelijke oogleden.

2°. Tanden op het palatinum.

3°. Een absoluut larvaal arterieel systeem met volledig behoud van de derde kieuw-arterie.

4°. Een onvolledig gemetamorphoseerd hyo-mandibulair skelet.

Vooral het persisteeren van het larvale arterieel-systeem, met de daaruit voortspruitende bloedverdeeling, acht ik van belang. Boas geeft n.l. voor Triton cristatus op, dat daar de 3e kieuw-arterie steeds verdwijnt. Ook bij de onderzochte geheel volwassen exemplaren van Triton taeniatus bleek dit het geval te zijn. Er bestaan tevens Urodelen waarbij de 3e kieuw-arterie na de metamorphose persisteert, b.v. Salamandra maculosa, en waarbij desniettegenstaande het landleven optreedt; hiervoor is dus het verdwijnen van deze arterie niet noodzakelijk.

Bewegelijke oogleden komen steeds bij gemetamorphoseerde Urodelen voor, terwijl bij hen de tanden op het palatinum steeds ontbreken.

Bij sommige demi-Tritons bleven bovendien kieuwresten en open kieuwspleten lang behouden, wat deze dieren echter niet belette aan land te gaan. Ook kwamen ze in het aquarium naar de oppervlakte om lucht te happen, wat door mij van een neotenisch dier nooit werd waargenomen. Allen vertoonden echter de gemeenschappelijke eigenaardigheid, dat de aangevangen gedaanteverwisseling niet werd voltooid. Reeds gaf ik de kenmerken aan van een dier, dat bijkans het geheele proces doorloopen had, vervolgens een paar gevallen, waar het eerder onderbroken werd. Nauwkeurig te omschrijven is de „demi-Triton" dus niet en dit woord geeft geen ontwikkelings-stadium aan. Er schijnt geen gefixeerd punt te zijn, waarop de metamorphose wordt onderbroken.

Bij de Anuren werd nimmer onderbreking van de eens begonnen metamorphose waargenomen. Tevens is het merkwaardig, dat deze dieren tijdens de snel verloopende gedaanteverwisseling niet eten; v. d. Heyde was in staat aan te toonen, dat het eiwit van den

resorbeerenden staart, de dieren ten goede komt. Of dit bij Urodelen ook zoo is, staat niet vast. Natuurlijk is hier de hoeveelheid geresorbeerde stoffen veel geringer, terwijl bovendien de voor Anuren typische darm-metamorphose, gedurende welke voedselopname onmogelijk is, niet voorkomt.

In ieder geval vertoonen de demi-Tritons een opvallende vraatzucht. De neotenische dieren zijn meestal dik. Zij gedragen zich soms geheel gelijk aan normale in het water levende dieren óf zijn trager. De demi-Tritons daarentegen zijn excessief vermagerd. Deze vermagering gaat niet samen met de partiëele metamorphose, maar treedt óók op, vóór normale dieren het water verlaten. Eens trof ik in mijn aquarium, dat niet rijkelijk van voedsel voorzien was, twee demi-Tritons aan, die samen vochten om het vel, wat een van hen bezig was af te stooten.

Het is een bekend feit, dat Tritonen na een vervelling de afgestroopte huid verslinden; nooit nam ik echter, zooals hier, waar, dat deze dieren strijden om het bezit van elkanders afgestooten huid! Over het algemeen ziet men bij gevangen Tritonen, die binnenkort zullen trachten het water te verlaten, afname van den eetlust; de gedeeltelijk volbrachte metamorphose schijnt dezen juist op te wekken.

De milieu-verandering heeft dus, zooals we zagen, een sterk stimuleerenden invloed op de metamorphose van neotenische exemplaren van Triton taeniatus. Tot een einde wordt deze metamorphose echter niet gebracht.

Tusschen de pas gevangen neotenische dieren trof ik tevens zoo nu en dan schijnbaar normale volwassen dieren aan. Hun aantal was, vergeleken bij dat van de afwijkende dieren, maar gering en de meesten waren mannetjes.

Nauwkeuriger onderzoek wees echter uit, dat ook dit demi-Tritons waren en niet, zooals ik oorspronkelijk meende, elders volwassen geworden dieren, die in het voorjaar de verblijfplaats van hun neotenische soortgenooten hadden opgezocht. Immers schijnen Tritonen volstrekt niet altijd naar het water, waarin ze zich ontwikkelden, terug te keeren, zoodra de bronsttijd begint aan te breken.

Dit wordt o.a. bewezen doordat in nieuw aangelegde vijvers, Triton taeniatus plotseling aangetroffen wordt, nadat de vijvers de eerste jaren niet door deze dieren in het voorjaar werden bezocht. Dergelijke immigranten, die zich natuurlijk van de demi-Tritons moeten onderscheiden, doordat ze totaal volwassen zijn, vond ik tusschen de neotenische dieren niet. Lang niet alle door mij gevangen, schijnbaar volwassen exemplaren werden echter tevens inwendig onderzocht, wat noodzakelijk is om met zekerheid te kunnen vaststellen, in hoeverre het arterieel-systeem gemetamorphoseerd is. Zonder twijfel echter zijn normale dieren in vindplaatsen, waar neotenie optreedt, zeldzaam. Worden de larven, die zij daar voortbrengen, later tot neotenische dieren, onder invloed van de lokale omstandigheden?

In de natuur schijnt de metamorphose van de neotenische dieren, indien deze gedeeltelijk optreedt, vóór den bronsttijd aan te vangen. Bovendien onderbreekt de begonnen gedaanteverwisseling de bronst niet, waarvan ik mij in het aquarium overtuigen kon. Dat bronstige demi-Tritons niet trachten het waterleven voor het landleven te verwisselen spreekt vanzelf; immers is het waterleven voor de bronst typeerend.

Echter neemt, te oordeelen naar het gedrag in het aquarium, de neiging om te metamorphoseeren juist tegen het einde van den bronsttijd toe en het is mogelijk, dat dan vele demi-Tritons hun geboorteplaats verlaten en er niet weer terugkeeren.

Twee vraagstukken dienen in dit hoofdstuk nog nader besproken te worden en wel deze:

1°. Is de neotenie erfelijk?

2°. Welk belang mag men aan de neotenie in de phylogenie der Urodelen toekennen?

De samenhang van deze vragen is duidelijk. Immers blijkt de neotenie uitsluitend van de lokale omstandigheden afhankelijk te zijn, zoodat bij haar ontstaan erfelijke factoren geen rol spelen, dan zou men aan de neotenie geen phylogenetische waarde kunnen toekennen, aangezien van de verspreiding der secundair tot het permanente waterleven overgegane Urodelen geen sprake zijn zou en dus de nieuw verworven eigenschap voor de geheele soort

maar van weinig waarde zou zijn. Ik zal dus beginnen met de eerste vraag te bespreken.

In het geheele voorafgaande hoofdstuk heb ik steeds, opzettelijk, den nadruk gelegd op de lokale omstandigheden, waarin mijn dieren gevonden werden. Blijkt echter de erfelijkheid van de neotenie, dan wordt de invloed der omgeving maar van een secundair belang. De overgroote meerderheid van de auteurs, die zich met neotenie bezig hielden, hebben er een afwijking, ontstaan onder invloed van het milieu, in gezien; van daar dat men, schrijvende over neotenie, wel verplicht is, zijn aandacht aan dit milieu te wijden. Slechts VERSLUYS (1924) en JENSEN (1920) hebben de meening uitgesproken dat neotenie erfelijk is. Bewezen is hun opvatting echter in het geheel niet.

Beschouwen wij eerst de feiten, die bij de axolotl bekend zijn. In onze aquaria is neotenie regel, in den natuurlijken staat daarentegen niet. Neemt men aan, dat wij in onze aquaria, zij het ook zonder opzet, een erfelijk ras kweekten, dan vertoont dit ras toch zonderlinge eigenaardigheden, die bij geen een enkel ander ras ooit aangetroffen werden. Beschouwen wij vooreerst het door ENDERLEIN medegedeelde geval; in zijn aquarium leefden drie dieren, alle drie metamorphoseerden spontaan. Dat, als uitzonderingsgeval, het door ons gecultiveerde ras een terugslag zou vertoonen, behoeft ons niet te verbazen, wonderlijker is echter, dat drie dieren in hetzelfde aquarium gezamelijk de verworven ras-kenmerken verloochenden! Of beschouwen wij in dit verband de proeven van MARIE VON CHAUVIN. Experimenteel, door milieu-veranderingen, was zij in staat de raskenmerken te doen verdwijnen; zij gebruikte daartoe geen speciaal gefokte dieren. Juist omdat de herkomst van haar cultures niet door haar vermeld wordt, schijnt die ook niet van bijzonder interesse geweest te zijn; echter is het niet uitgesloten, dat haar proefdieren afstamden van de cultures van DUMÉRIL, waarin spontane metamorphosen optraden.

Nadat het MARIE VON CHAUVIN gelukt was gemetamorphoseerde Amblystoma's tot voortplanting te brengen, waarin zij pas na jaren lang experimenteeren slaagde, zoodat zij aanvankelijk meende

dat deze dieren steriel waren, vertoonden de larven een opvallende neiging tot metamorphose. Reeds vóór de kieuwen geheel verdwenen waren, kwamen de dieren aan de oppervlakte van het water om lucht te happen en zij gingen aan land, zoodra hun daartoe de gelegenheid geboden werd. Daar zetten zij hun metamorphose in korten tijd tot het einde toe door. Men meent, dat stimuli der omgeving een blijvenden invloed op de geslachtscellen kunnen uitoefenen, door „inductie" (zie CONKLIN); het is niet onmogelijk, dat men hier met een dergelijk geval te doen heeft. Kweekproeven, die meerdere generaties achtereen volgehouden moeten worden, zouden hier opheldering kunnen brengen.

Maar niet slechts stimuli der omgeving brengen de axolotl tot metamorphose, ook injecties met thyreoid-praeparaten wekken de gedaanteverwisseling op. Zoowel exogene als endogene middelen leiden hier tot hetzelfde resultaat.

De axolotl bezit een schildklier, waarvan het klierepitheel zeer sterk geatrophieerd is (JENSEN). Hoogst waarschijnlijk bestaat hier een hypothyreoïdisme. Doet men dit door toevoer van schildklier-hormon, hetzij door voeding met schildklier, hetzij door extract-injectie, verdwijnen, dan treedt de metamorphose op, zooals bij geslachtsgenooten met een normaal thyreoid. De voortplanting van op deze manier tot metamorphose gebracht axolotls werd nooit onderzocht en of hun nakomelingen eveneens een gedegenereerd thyreoid bezitten, is dus niet bekend. Zooals vanzelf spreekt, onderzocht MARIE VON CHAUVIN de thyreoïdea van haar proefdieren in het geheel niet; immers beschouwde men in haar tijd de schildklier als een rudimentair, beteekenisloos orgaan en er bestond voor haar geen aanleiding om er haar opmerkzaamheid aan te schenken.

Men weet dus niet, of de in onze aquaria gekweekte axolotls een ras vormen, waarvoor een gedegenereerd thyreoid kenmerkend is. Van groot belang zou de invoer van exemplaren van Amblystoma mexicanum zijn uit Mexico, waarvan men zeker is, dat ze ter plaatse normaliter metamorphoseeren (b.v. uit het meer van Santa Isabel). Of onze aquaria ook bij deze dieren neotenie zouden doen ont-

staan, zou een belangrijk feit zijn om te constateeren. Voorloopig echter is de erfelijkheid van de neotenie of van een minderwaardige schildklier, wat ongeveer hetzelfde is, aangezien het één uit het ander voortkomt (zie volgend en laatste hoofdstuk) een niet met zekerheid uitgemaakt vraagstuk. Veel wijst er echter op, dat de erfelijkheid van de neotenie bij de axolotl maar een schijnbare is en dat de omgeving hier de belangrijkste rol speelt.

De erfelijkheid van de neotenie bij Amblystoma mexicanum met behulp van kweekproeven te bewijzen is echter uitermate moeilijk; immers schijnt de invloed van het aquariumleven op de ontwikkeling van dit dier bijzonder groot te zijn.

Bij Triton taeniatus stuit het demonstreeren van de erfelijkheid der neotenie op geen kleinere moeilijkheden, dan bij de axolotl. Werkt bij laastgenoemde de gevangen staat de neotenie in de hand, bij Triton taeniatus is juist het tegenovergestelde het geval. Niet gemakkelijk zal men een paartje neotenische Tritonen vinden, dat tevens in het aquarium neotenisch blijft. Vooral de „neotenisch stabiele" mannetjes zijn zeldzaam. Het is echter mogelijk neotenische Tritonen in het aquarium tot voortplanting te brengen, indien men bronstige dieren vangt, zooals ik reeds heb beschreven. In verband met de erfelijkheids-questie, wil ik thans de resultaten van deze kweekproeven uitvoeriger bespreken.

Een neotenisch wijfje werd gevangen op 26 Juni 1923; hierbij werd gebracht een ♂ demi-Triton. Niettegenstaande het vergevorderde jaargetijde, waren beide dieren nog bronstig en het liefdesspel speelde zich op de normale wijze af. Tusschen 2 en 7 Juli werden 24 eieren gelegd en tusschen 7 en 25 Juli kwamen die alle uit. Men ziet, dat de ontwikkelings-snelheid van de eieren zeer uiteenloopend was, niettegenstaande ze zich allen in hetzelfde aquarium bevonden. Abnormaal lang is de tijd van de embryonale ontwikkeling echter niet (WOLTERSTORFF). Op 21 Augustus bezaten 8 larven ontwikkelde achterpooten, 3 achterpootstompjes met nog onontwikkelde voeten en knieën, terwijl 13 larven nog geen spoor van achterpooten vertoonden.

Op den 10en December had de eerste metamorphose plaats;

eerst op den 10en Maart volgde het tweede dier. Op den 16en Mei leefden in het aquarium nog tien, niet geslachtsrijpe larven; in Juni echter volgden nog 5 gedaanteverwisselingen.

Men ziet, dat deze cultuur zich buitengewoon langzaam ontwikkelde. Waar de differentiatie van ei tot gemetamorphoseerd dier in normale gevallen niet meer dan 3 à 4 maanden vordert, behielden deze larven bijkans een vol jaar den larvalen vorm. Slechts één dier metamorphoseerde na een tijdsverloop van 5 maanden.

Zonder twijfel was de ontwikkeling van deze dieren buitengewoon traag; echter mag men niet vergeten, dat alle zeven waargenomen metamorphosen optraden vóór de geslachtsrijpheid, zoodat de nakomelingen van de neotenische ouders geen neotenische dieren werden. Opvallend is, dat 5 gedaanteverwisselingen in Juni optraden, de maand waarin gewoonlijk bij de normale dieren de metamorphose optreedt. De hier gecultiveerde larven hadden dus overwinterd en voltooiden in het volgend jaar hun ontwikkeling. Dit schijnt meer voor te komen bij de larven van Tritonen, welke zich ontwikkelen uit eieren, die zeer laat in het jaar worden gelegd, en leidt tot het ontstaan van reuzenlarven. Opgemerkt dient te worden, dat mijn aquariumdieren volstrekt geen reuzengroei vertoonden.

Een andere cultuur bewees echter, dat de vertraging in de ontwikkeling van de larven, voortgekomen uit de eieren van neotenische ouders, niet samenhangt met het jaargetijde, waarin die eieren werden gelegd.

Hetzelfde wijfje, dat in de juist beschreven cultuur besproken is, bleek de neotenie in het aquarium te bewaren, was dus een stabiel dier.

In April 1927 werden wederom eieren gelegd; ditmaal werden zij bevrucht door een normaal mannetje, ten einde na te gaan of hierdoor de snelheid, waarmede deze eieren zich ontwikkelen, beinvloed werd. Dit bleek geenszins het geval te zijn: van de in April 1927 gelegde eieren leefden nog 4 larven in Januari 1928! Niet minder dan 10 maanden rekten deze dieren dus het larvale leven! Metamorphosen kwamen in deze cultuur absoluut niet voor. De vertraging in de ontwikkeling overtrof hier nog die, bij de eerste

cultuur verkregen. Afgewacht dient nog te worden, of ook hier de metamorphosen tot Juni op zich zullen laten wachten. Een gedurende hetzelfde tijdsverloop, onder dezelfde omstandigheden gehouden contrôleproef met larven uit eieren van twee normale dieren leverde geen bijzondere ontwikkelings-vertraging op; alle larven doorliepen hun metamorphose vóór het najaar. Opgemerkt dient nog te worden, dat ook hier van reuzengroei geen sprake was: de gemiddelde lengte van de larfjes bedroeg 22 mm.! De contrôledieren waren in denzelfden tijd echter ruim 40 mm. lang geworden. Van een derde cultuur, larven verkregen uit eieren van een neotenisch wijfje en een neotenisch mannetje, werden de larven op verschillende tijdstippen gefixeerd, ten einde mikroskopisch te kunnen onderzoeken, of deze diertjes afwijkingen vertoonen, die met neotenie in verband gebracht kunnen worden. De resultaten van deze onderzoekingen zal ik in het volgende hoofdstuk mededeelen.

Kweekproeven met afstammelingen van neotenische Tritonen worden in de literatuur niet vermeld.

Wij zien dus steeds, dat uit de eieren van neotenische dieren abnormaal langzaam zich ontwikkelende larven komen. Van reuzengroei der larven werd nooit iets waargenomen. Dit is wel vreemd, waar de neotenie meestal samengaat met krachtigen groei in de lengte. Metamorphosen traden op; de dieren, welke van gedaanteverwisselden, waren evenmin grooter, uitsluitend ouder dan hun soortgenooten, die zich ontwikkelden uit eieren van een normaal wijfje. De toestand van het mannetje, normaal, demi-Ttiron of neotenisch, had op de vertraging der differentiatie geen invloed. Daarentegen was het verschil in ontwikkelings-snelheid, en tevens in grootte-groei tusschen proefdieren en contrôles opvallend groot.

Zonder twijfel zijn de verkregen gegevens nog niet talrijk genoeg om definitieve conclusies toe te laten. Maar dat de ontwikkeling van jonge larven, die uit eieren van een neotenisch wijfje afkomstig zijn, zich van de normale ontwikkeling onderscheidt, is wel zeker. In welke mate deze verschillen in de natuur optreden, is moeilijk te contrôleeren.

's Winters treft men in die wateren, waar neotenie optreedt, na-

tuurlijk larven aan; deze werden door mij dikwijls gevangen. Talrijk waren die b.v. op 19 October en vooral op 7 Januari 1924 te Hilversum, tijdstippen waarop geen larven van normale dieren gevonden worden. Dergelijke larven zijn echter over het algemeen groot, ongeveer 45 mm. lang, en vertoonen dus niet de opvallende vertraging van lengtegroei van de gekweekte exemplaren in het aquarium. Hoogst waarschijnlijk zijn zij dieren, die zich tot neotenische exemplaren zullen ontwikkelen. Toch bestaat er een groot verschil tusschen de abnormaal kleine gekweekte diertjes en deze, ver de normale afmetingen overschrijdende larven, waarvan men echter den ouderdom niet kent. Wel is het opvallend, dat in den winter nooit zeer kleine, dus op mijn proefdieren gelijkende, larven gevonden werden. Het schijnt dan ook, dat de ontwikkeling in de natuur en de ontwikkeling in het aquarium niet op dezelfde wijze verliepen, wat het trekken van conclusies uit de verkregen kweek-data nog bemoeilijkt.

Een ander vastgesteld feit is bovendien, dat de uit eieren van neotenische wijfjes gekweekte larven metamorphoseeren én voordat ze geslachtsrijp, dus neotenisch zijn, én zelfs voordat ze in grootte normale larven, die de gedaanteverwisseling aanvangen, overtreffen.

Het is natuurlijk mogelijk, dat ook in de vrije natuur een zeker contingent van de uit de eieren van neotenische wijfjes voortgekomen larven metamorphoseert en het water, waarin ze zich ontwikkelden, verlaat, zonder daar ooit weer terug te keeren. Te bewijzen is deze opvatting echter niet, aangezien ik nooit in een water, waar neotenische dieren leven, een larve in de metamorphose ving.

Zooals ik reeds mededeelde, werden larven uit mijn cultures geconserveerd voor inwendig mikroskopisch onderzoek. Het resultaat hiervan wil ik mededeelen in het volgende hoofdstuk, waarin ik tevens zal ingaan op het diagnostiseeren van de neotenie, benevens op het vraagstuk, waaraan men optredende neotenie in eersten aanleg zou kunnen herkennen.

Uit de genomen kweekproeven blijkt slechts het volgende:

Alle larven, gekweekt uit eieren van neotenische wijfjes, ontwikkelen zich abnormaal langzaam. Het is onverschillig, of deze

eieren bevrucht werden met spermatozoïden van normale of neotenische mannetjes. De gekweekte larven echter zijn in staat te metamorphoseeren vóór de geslachtsrijpheid opgetreden is.

Terloops zij er nog even op gewezen, dat kikkerlarven, verkregen van totaal normale ouders (er bestaan immers geen neotenische Anuren!), in vele gevallen zich uitermate traag in het aquarium ontwikkelen; de oorzaak van dit verschijnsel is echter niet bekend, evenmin weet men, of het al dan niet erfelijk is.

Mijn cultures hebben de erfelijkheid van de neotenie dan ook volstrekt niet bewezen. De vertraagde ontwikkeling kan misschien wijzen op een erfelijke tendens tot rekking van het larvale leven, evengoed berusten op een, onder invloed van het aquariumleven, algemeene groeistoring, zooals die ook bij donderpadden wordt gevonden.

Tenslotte zij nog opgemerkt, dat in het aquarium opgroeiende larven van axolotls flink groeien; vergelijking met de ontwikkeling in den natuurlijken staat ontbreekt hier tot dusverre.

Waar VERSLUYS in zijn publicatie „Over de schildklieren en over de phylogenie der perennibranchiate en derotreme salamanders" spreekt over een door mij ontdekt neotenisch „ras" van Triton taeniatus, komt deze uitlating mij zelf wel iets te voorbarig voor. Het zeer lokaal optreden van een eigenaardigheid zegt nog niet, dat men met een ras te doen heeft, zelfs al handhaaft deze eigenaardigheid zich jaren achtereenvolgens. Afwijkingen van den vorm, die meestal reeds korten tijd na milieu-verandering te loor gaan, ras-kenmerken te noemen, schijnt mij al evenmin geheel juist te zijn. Dat deze kenmerken zich in sommige gevallen ook na de milieuverandering kunnen handhaven, bewijst bovendien, dat het kenmerk bij alle tot hetzelfde ras behoorende dieren niet even sterk ontwikkeld is.

Neotenie is geen kenmerk: het is een afwijking. Het eene individu wijkt sterker af dan het andere; het is na te gaan, waarop dit berust, zooals in het volgende hoofdstuk zal blijken bij het bespreken van de schildklier. Misschien is het ontwikkelen van een minderwaardig thyreoid hereditair, zooals JENSEN (1920) aanneemt voor de

axolotl: „il faut donc expliquer la permanence de l'état larvaire chez l'Axolotl comme l'effet d'une hypothyreoïdie héréditaire." Deze minderwaardige aanleg behoeft echter een, zij het ook late, toch vóór de geslachtsrijpheid vallende, metamorphose niet te verhinderen: dit is iets, wat mijn kweekproeven wel degelijk hebben bewezen. Misschien bestaan er rassen van Triton taeniatus, waarbij een minderwaardige thyreoid-aanleg hereditair is. De daaruit voortspruitende neotenie is echter een afwijking, berustende op milieuquesties.

Zoo kan ook de aanleg voor tuberculose hereditair zijn. De tuberculose zelf blijft een afwijking, die natuurlijk pathologisch is! Een andere vraag is, of het milieu, zonder meer, neotenie tengevolge kan hebben. Te dien opzichte nam ik de volgende proef:

In de gracht te Hilversum werd een vijftien-tal larven van Triton alprestris vrijgelaten. Zooals ik reeds vermeldde, is neotenie bij dit dier niet zeldzaam. Afgewacht werd of, in de omgeving, waar de neotenie bij Triton taeniatus regelmatig optreedt, zich nu ook neotenische exemplaren van Triton alprestris zouden ontwikkelen. De alpen-salamander ontbreekt in de omgeving van Hilversum en Baarn totaal, zoodat eventueel te vangen exemplaren zonder twijfel van de uitgezette dieren afkomstig moesten zijn. De in de gracht gebrachte exemplaren waren gekweekt uit eieren van normale ouders van Triton alprestris.

De proef mislukte echter. Nooit werd te Hilversum meer een exemplaar van Triton alpestris door mij gevangen. Hebben de dieren zich normaal ontwikkeld en zijn zij naar elders geëmigreerd? Of is hun aantal te klein geweest? Of heeft de op salamanders beluste jeugd, die dank zij haar hardnekkigen vervolgingen, den neotenischen Triton taeniatus in de Hilversumsche fortgracht reeds van zeer algemeen tot zeldzaam maakte, den uitgezetten Triton alpestris wederom uitgeroeid? Het is niet uit te maken. Ik ben echter voornemens zoo spoedig mogelijk deze proef te herhalen, indien het mij mogelijk is voldoende exemplaren van den in Nederland zeldzamen Triton alpestris machtig te worden. De gegevens, die wij, de erfelijkheid van de neotenie betreffend, bezitten,

zijn dus niet bewijzend. Hoogstens mag men de aanwezigheid van factoren veronderstellen, die een vertragenden invloed op de geheele ontwikkeling uitoefenen. Op welke wijze men zich deze factoren kan voorstellen, wil ik hier voorloopig buiten bespreking laten; eerst in het laatste hoofdstuk zal ik op dit punt nog terugkomen. Of men de tendens van deze dieren om de ontwikkeling te vertragen een raskenmerk mag noemen, valt te betwijfelen, want al nam ik vertraging waar, het eindresultaat was gelijk aan dat van de niet-rasgenooten: metamorphose voordat de geslachtsrijpheid opgetreden is.

Thans wil ik nog in het kort de tweede vraag bespreken: „Welk belang mag men aan de neotenie in verband met de phylogenie der Urodelen toekennen?"

Nadat Boas in de Perennibrachiaten Urodelen had gezien, die wederom secundair tot permanente waterdieren geworden waren, heeft Versluys later gemeend, dat alle Urodelen een diergroep vormen, die niet alleen gebrekkig voor het landleven is toegerust, maar die wederom secundair tot het waterleven terugkeert. Bewijzen voor deze opvatting zouden zoowel de Perennibrachiaten als de Derotremen opleveren. Hier is het waterleven wederom permanent geworden. Bij de overige Urodelen zou nu de neotenie wijzen op het te verwerven permanente waterleven; neotenische dieren zouden, wat dit betreft, voorloopers zijn.

Rekking van het larvale leven is voor dit vraagstuk natuurlijk zonder beteekenis; immers het landleven treedt toch op vóór de geslachtsrijpheid, waardoor het landleven aan het voortbestaan der soort gebonden blijft.

Anders bij de neotenie: deze afwijking onderdrukt het landleven totaal en maakt van de neotenische Urodelen echte waterdieren. Natuurlijk gaat aan den neotenischen staat een abnormaal lang larvaal leven vooraf. Echter is deze verlengde periode geen bewijs voor een er op volgende neotenie, wat wel bewezen wordt door de kweekproeven. Overwinterende Tritonen-larven zijn bekend, zonder dat bij dezelfde soort tevens neotenie werd aangetroffen (Tr. montandoni, Tr. palmatus, zie Schreiber). Van Triton crista-

tus vond SCHREIBER eens een groot aantal overwinterende larven; in volgende jaren waren echter in hetzelfde water alle dieren normaal; evenmin werden daar ooit neotenische exemplaren gevonden. Kortom, het staat volstrekt niet vast, dat eventueele rassen van Triton taeniatus, die zich langzamer dan andere rassen ontwikkelen zouden, tevens neotenisch moeten zijn. Daartoe zijn zeer speciale lokale omstandigheden noodzakelijk.

Waar er dus niets vast staat betreffende de erfelijkheid van de neotenie, wordt het wel zeer de vraag, of men hier inderdaad te maken heeft met een verschijnsel, dat van phylogenetisch belang is. Veel schijnt er op te wijzen, dat men te doen heeft met een, op zichzelf interessante, afwijking zonder meer, die onder speciale condities optreedt, maar evengoed na verandering dier condities wederom verdwijnt.

Wij zagen toch, dat de neotenische dieren na milieu-verandering metamorphoseeren, althans hun gedaanteverwisseling aanvangen! Dit feit moet wel zeer sterk eventueele verspreiding van de neotenie in den weg staan!

Waar het blijkt, dat Tritonen slechts zeer lokaal het permanente waterleven verwerven, kan dit feit toch moeilijk van algemeene beteekenis worden geacht.

Opzettelijk heb ik uitvoerig medegedeeld, dat men neotenische dieren uitsluitend in wateren vindt, die geïsoleerd zijn. Dit feit sluit immers alle verspreiding uit. Nooit tracht een neotenisch dier aan land te gaan, evenmin als een normale larve ooit een dergelijke tendens vertoont. Hieruit volgt de strikt lokale beperking van de neotenische dieren. Reeds beschreef ik, dat ze zelfs in zeer nabij gelegen wateren totaal ontbreken. Is het niet merkwaardig, dat een verschijnsel, dat voor de phylogenese van het geslacht, waartoe het dier behoort, van zoo groot belang is, juist dáár optreedt, waar van verspreiding van de verworven eigenschap geen sprake kan zijn? Mijns inziens mag men ook hierom twijfelen aan het belang van de neotenie voor de phylogenie van de Urodelen: het is onjuist hierin een algemeene tendens tot terugkeer naar het permanente waterleven te zien.

Bovendien zullen wij in het volgende hoofdstuk zien, dat de afwijkingen, die de neotenische Tritonen inwendig vertoonen, niet overeenkomen met karakteristika van de Perennibrachiaten en evenmin met die van de Derotremen. Aangenomen, dat door deze dieren het waterleven secundair verworven werd, zoo behoeft men toch in de neotenie geen schrede in dezen ontwikkelingsgang te zien.

Zonder twijfel verschillen de afwijkingen in den inwendigen bouw van Derotremen en Perennibranchiaten onderling zeer sterk; er zou een derde weg, die voert naar hetzelfde doel, ingeslagen kunnen worden; die derde weg zou kunnen leiden via de neotenie.

Echter begeeft men zich hier geheel en al op hypothetisch terrein en deze hypothese is zeer zwak, aangezien er slechts vermoedens, geen feiten zijn, die haar ondersteunen.

Er bestaat echter een vierde weg, volgens welken Urodelen het permanente waterleven kunnen verwerven. Men kent soorten, die niettegenstaande dat ze volkomen metamorphoseeren, toch het water nooit verlaten (Triton walti, Amblystoma altumirani, zie CUNNINGHAM en BOULENGER). Zelfs gelukt het exemplaren van Triton crisatus of van Triton taeniatus, die volkomen gemetamorphoseerd zijn, tot permanente waterdieren te maken, indien men speciale maatregelen neemt bij de cultuur van deze dieren. Echter gelukt het niet de periode van landleven, direkt op de gedaanteverwisseling volgende, te doen verdwijnen (WOLTERSTORFF).

Op drie manieren werden de Urodelen dus wederom echte waterdieren, de vierde manier, de neotenie, leverde tot op heden geen enkel voorbeeld van een soort, die permanent waterdier werd; álle middelen, die men met succes aanwendt bij neotenische dieren om ze wederom tot landdieren te doen overgaan, falen bij de echte, secundair tot het permanente waterleven teruggekeerde Urodelen. Opgemerkt dient echter te worden, dat deze middelen, hetzij milieuveranderingen, hetzij toediening van schildklier hormon, nog niet bij alle Perennibranchiaten en Derotremen werden toegepast. Ook is het onbekend of Triton walti het water verlaat na een injectie met thyreoid hormon; evenmin werd in dit opzicht Amblystoma

altumirani onderzocht. Vast staat wel, dat bij beide genoemde dieren het voortdurende waterleven een soort-kenmerk is. Dit is nooit het geval bij Urodelen, die afwijkingen vertoonen, welke typisch zijn voor neotenische exemplaren, deze afwijkingen werden nergens tot kenmerk.

Waar ik in het eerste hoofdstuk de neotenie dus als afwijking kenschetste, waardoor ze geen kenmerk kán zijn, had ik feitelijk reeds aangegeven, dat er geen Urodelen bestaan die, permanent in het water verblijvende, zonder dat het voorkomt dat ze het verlaten, tevens de eigenaardigheden van een neotenisch exemplaar vertoonen, wiens soortgenooten een gewone metamorphose doorloopen. Hoewel theoretisch de mogelijkheid niet uitgesloten is, dat neotenie soorten van Urodelen tot permanente waterdieren maken kan, zoo wordt deze theorie door de feiten niet bewezen. Bij de neotenie gaat het niet om soorten, maar om individuen. De nakomelingen van deze afwijkende individuen erven het permanente waterleven niet, slechts een vertraging van de ontwikkeling, wat evengoed op inductie, als op echte herediteit kan berusten.

De neotenie is dus van weinig, misschien zelfs zonder, belang voor de phylogenie van de Urodelen.

III.

Het ligt niet in mijn bedoeling hier een volledige beschrijving te geven van den bouw van de neotenische exemplaren van Triton taeniatus. Slechts kort, en niet meer dan noodzakelijk is, zal ik op die organen nader ingaan welke, voor zoover bekend, geen invloed uitoefenen op grootte-groei en differentiatie. In de eerste plaats zullen ons in dit hoofdstuk die endokriene organen bezighouden, waarvan is aangetoond, dat hun invloed op de metamorphose van groote beteekenis is en ik zal vervolgens in het 4e hoofdstuk de gevonden afwijkingen in verband trachten te brengen met de biologische feiten, die ik reeds in het 2e hoofdstuk beschreef.

Waar de neotenie samen gaat met volledige ontwikkeling van de geslachtsorganen, die, zooals wij reeds zagen, normaal functioneeren en tevens histologisch geen abnormaliteiten vertoonen, zoo spreekt het vanzelf, dat deze organen geen invloed uitoefenen op het ontstaan van de neotenie. Reeds KOLLMANN heeft dit ingezien; vóór hem heeft CAMERANO op de in het oog loopende autonomie van de ontwikkeling der genitaliën bij de Urodelen opmerkzaam gemaakt. Hij noemde een Urodele volwassen, zoodra de geslachtsorganen volwassen waren, onverschillig of daarbij de larven-vorm bewaard bleef, dan wel de land-vorm optrad.

Bij de Anuren is dit anders; bij deze dieren treedt geen volledige geslachtsrijpheid op vóór de metamorphose is volbracht, ook al kunnen bij reuzenlarven de genitaliën zich verder ontwikkelen, dan bij normale larven het geval is (HAHN, BOLTEN). Ongetwijfeld is de

gedaanteverwisseling bij de Anuren een veel ingrijpender proces, dan bij de Urodelen; zoo ontbreekt bij de laatsten onder meer de staart-resorptie en de darm-metamorphose. Het is volstrekt niet uitgesloten, dat de genitaliën door deze ingrijpende processen beïnvloed worden.

Bij neotenische dieren uit zich de onafhankelijkheid van de geslachtsorganen niet slechts in hun normaal functioneeren, maar tevens in het normaal optreden van de, de bronst begleidende, verschijnselen: het prachtkleed en de staartvin, hoewel het eerste, volgens VON BEDRIAGA, niet altijd geheel tot ontwikkeling komt bij de neotenische Triton alpestris. ARON heeft zoowel histologisch als experimenteel aangetoond, dat het periodiek ontstaan van de secundaire geslachtskenmerken, samenhangt met periodieke veranderingen, die in de testes optreden; sommige met spermatozoïden gevulde cysten transformeeren zich in „pseudo corpora lutea" en met hun ontstaan en periodieke atrophie verschijnen en verdwijnen de secundaire geslachtskenmerken. Het behoeft ons dan ook volstrekt niet te verwonderen, dat deze met de bronst samenhangende verschijnselen op geheel dezelfde wijze verloopen bij neotenische mannetjes met normaal gebouwde testes, ja, het is er een bewijs te meer voor, dat de mannelijke geslachtsorganen inderdaad geheel normaal zijn.

Onder welke invloeden de secundaire geslachtskenmerken zich bij de wijfjes ontwikkelen, is niet geheel bekend; in ieder geval is hier het prachtkleed veel minder opvallend, dan bij de mannetjes, terwijl ook de rugvin lager blijft. Oefent hier het ovarium een prikkel uit, zooals bij de mannetjes de getransformeerde cysten uit de hilus der testes? Nader onderzoek dient dit vraagstuk nog op te helderen; het behoeft ons echter niet te verbazen, dat bij aanwezigheid van normale ovariën bij neotenische dieren — en dat deze normaal zijn werd reeds door mij medegedeeld in het voorafgaande hoofdstuk — normale ontwikkeling van de secundaire geslachtskenmerken wordt aangetroffen.

SCHREIBER schreef, dat neotenische mannetjes van Triton taeniatus nooit geslachtsrijp worden. Op de onjuistheid van deze bewering wees ik reeds in het vorige hoofdstuk.

Alles wijst er op, dat zoowel testes als ovariën bij neotenische Tritonen volledig ontwikkeld zijn; zij leveren niet slechts normale geslachtsprodukten, maar tevens schijnt hun endokriene functie ongestoord te zijn. Van eenig belang voor het ontstaan van de neotenie zijn de geslachtsorganen dus niet. In verband met het ons interesseerende onderwerp, is hun beteekenis uitsluitend diagnostisch, immers niet voordat gebleken is, dat naast de larvale kenmerken tevens normaal functioneerende genitaliën voorhanden zijn, mag men spreken van neotenie. Een verdere bespreking van de geslachtsorganen komt mij in dit verband dan ook overbodig voor; ik zal dus niet nader op hun bouw ingaan.

Een andere vraag is in hoeverre de ontwikkeling van de longen van invloed is op het ontstaan van de neotenie. KOLLMANN, die terecht inzag, dat de geslachtsorganen hier geen rol van beteekenis spelen, meende dat de respiratieorganen van invloed waren op de ontwikkeling van het landleven, waardoor immers juist de manier van ademhalen geheel gewijzigd wordt. Het zouden dus de longen zijn, die een grooten invloed op de gedaanteverwisseling uitoefenen. Zoodra zij geheel ontwikkeld zijn, zou het landleven een aanvang nemen. Daarbij vergat KOLLMANN, dat aan een volledig functioneeren van de longen ingrijpende veranderingen in het arterieel systeem vooraf dienen te gaan; de 5e boog verdwijnt, en de 6e, de pulmonale arterie, wordt grooter, maar blijft steeds bloed door de ductus botalli opnemen, zij het ook in geringe hoeveelheden. (RUSCONI, BOAS, DE MAREES VAN SWINDEREN). Slechts een in verband met de lucht-ademhaling gewijzigd arterieel-systeem, maakt deze lucht-ademhaling mogelijk en deze verandering is één der processen, die wij gezamenlijk: metamorphose noemen. Dus zou de ontwikkeling van de longen invloed uitoefenen op het arterieel-systeem.

Alle longlooze salamanders zijn echte landdieren; de meesten verblijven slechts korten tijd in het water en de geheele larvale ontwikkeling verloopt zeer snel, vooral bij Autodax lugubris, die haar eieren legt in poeltjes, welke na hevige regens in holle boomen ontstaan en natuurlijk zeer sterk aan uitdroging onderhevig zijn. De longen van deze dieren ontwikkelen zich volstrekt niet of maar zeer

gebrekkig; dat hier niet van een volledige long-„ontwikkeling" gesproken worden kan, spreekt van zelf. Opgemerkt dient echter te worden, dat het ontbreken van longen bij Autodax, Spelerpes, Salamandrina etc. nog niet bekend was, toen KOLLMANN schreef over de oorzaken van de neotenie.

Bestaan er dus Urodelen, die echte landdieren zijn zonder longen te bezitten, zoo komen omgekeerd ook soorten voor, die over goed ontwikkelde longen beschikken, maar desniettegenstaande permanente waterdieren, Perennibranchiaten, zijn. B.v. zijn de longen van Siren lacertilia goed ontwikkeld; ook bij Proteus anguineus zijn de longen aanwezig, maar hier zijn ze klein en slecht gedifferentiëerd.

De Urodelen (Triton walti, Amblystoma altumirani), die het aquatische leven na de metamorphose voortzetten, bezitten eveneens goed ontwikkelde longen, evenals dieren, die gedurende den nazomer en den winter aan land gaan. In den bronsttijd komen ze steeds aan de oppervlakte van het water om lucht te happen. Men ziet dus, dat bij de Urodelen landdieren zonder longen en waterdieren met longen voorkomen en uit niets blijkt eenige samenhang tusschen de ontwikkeling van de long en de levenswijze van het geheele dier. Nergens blijkt eenige betrekking te bestaan tusschen de metamorphose en de ontwikkeling van de long, zelfs schijnt de natuur hier zeer inconsequent te zijn! Van algemeene beteekenis in de groep van de Urodelen voor het verloop der metamorphose, kan men de ontwikkeling van de long dus niet beschouwen; eventueele geringe differentiatie van dit orgaan, behoeft geen permanent waterleven tengevolge te hebben en het omgekeerde is al evenmin het geval. Het komt mij dan ook voor, dat de ontwikkeling van de long geen grooten invloed op de ontogenese van de Urodelen uitoefent en dat die, waar het afwijkingen van de ontogenese geldt, zooals die zich bij de neotenie voordoen, van geen groot belang kan zijn. Er is bovendien geen enkele diergroep, waarbij aan de ontwikkeling van de long een bijzondere invloed op de verdere organogenese toegeschreven wordt en zooals wij zagen bestaat er geen aanleiding hier voor de Urodelen een uitzondering te maken.

Is de long dus waarschijnlijk van geen groot belang voor het ontstaan der neotenie, zoo bestaat daarentegen wel de mogelijkheid, dat dit orgaan daarvan secundair den invloed tijdens zijn organogenese ondergaat. Indien wij hier karakteristieke wijzigingen aantreffen, zouden die zeer zeker van diagnostisch belang kunnen zijn. Het schijnt o. a. dat de long van de neotenische dieren niet met lucht gevuld is.

Het is zeer moeilijk uit te maken wanneer een larve de eerste teekenen vertoont, die er op wijzen, dat zij zich tot een neotenisch dier ontwikkelen zal, dus zelf neotenisch is. Alle organen die bij het neotenische exemplaar afwijkingen vertoonen, dus noch larvaal, noch volwassen zijn, zijn daarom van het grootste belang. Dergelijke organen zijn echter zeldzaam, waardoor de diagnose zeer bemoeilijkt wordt.

Histologisch onderzoek van den bouw van de long der neotenische exemplaren leerde, dat dit orgaan niet slechts voor de genese der neotenie van geen belang is, maar tevens geen diagnostische waarde bezit.

De veronderstelling van KOLLMANN en van velen zijner navolgers (MARIE v. CHAUVIN, KAMMERER, CUNNINGHAM en BOULENGER e. a.) wordt dus niet bewezen door de histologische gegevens, die men verkrijgt, door het bestudeeren van niet metamorphoseerende exemplaren.

HAHN heeft voor het eerst opmerkzaam gemaakt op veranderingen, die de hypophysis glandulare vertoont bij reuzenlarven van Anuren. Deze veranderingen (vergrooting) bracht hij in verband met den sterk gestimuleerden grootte-groei van deze abnormale donderpadden, immers gaat met vergrooting van de hypophysis bij den mensch, indien deze in de jeugd optreedt, eveneens reuzengroei, op rijperen leeftijd acromegalie samen. HAHN was dus de eerste, die tusschen de storingen van een normale metamorphose bij Anuren en het endokriene systeem verband zag.

In hetzelfde jaar, waarin HAHN de resultaten van zijn histologisch onderzoek mededeelde (1912), verscheen het sedert alom bekend geworden artikel van GUDERNATSCH: „Futterungsversuche an Amphi-

biënlarven." Hij voederde Anuren-larven met verschillende endokriene organen, afkomstig van verschillende Mammalia en verkreeg daarbij de volgende resultaten:

1e. Voedering met thyreoid, zelfs aan zeer jonge larven, heeft een zeer sterk versnelde metamorphose tengevolge, waarbij verdere grootte-groei ophoudt.

2e. Voedering met thymus heeft juist het tegenovergestelde effect: voortzetting van den grootte-groei en onderdrukking van de metamorphose.

Zoo gelukte het experimenteel aan te toonen, dat de increten van sommige endokriene klieren, inderdaad een enormen invloed op groei en gedaanteverwisseling doen gelden. De door GUDERNATSCH verkregen resultaten werden door talrijke latere onderzoekers bevestigd, althans wat het resultaat van thyreoidvoeding betreft (DRAGOUÏN en FAURÉ—FREMIET, JENSEN, MIYAGAWA, MORRIS HOSKINS, SWINGLE, HERINGA, etc. etc.) De resultsaten met thymussubstantie verkregen, klopten echter lang niet altijd met de gegevens van GUDERNATSCH (ROMEIS, UHLENHUT, SWINGLE, e. a.)

GUDERNATSCH's ontdekking is vooral daarom voor ons interessant, omdat gebleken is, dat de axolotl door te metamorphoseeren reageert op toediening van thyreoid-substantie, waardoor dus aan de neotenie een einde wordt gemaakt (SWINGLE, JENSEN, KOLZOW, KRESTOWNIKOW e. a.). Het ligt niet in mijne bedoeling hier een volledig overzicht te geven van de enorme hoeveelheid literatuur, die sinds de ontdekking van GUDERNATSCH over de inwerking van de endokriene organen op grootte-groei en metamorphose der Amphibiën ontstond. In groote trekken zijn alle auteurs het eens: het zijn de endokriene organen, vooral thyreoid, thymus en hypophysis, die hier een belangrijke, misschien zelfs een beslissende rol spelen.

Waar ons in dit hoofdstuk slechts de morphologische, niet de physiologische zijde van deze vraagstukken zal bezighouden, kan ik afzien van een volledige beschrijving van de door middel van injecties, exterpaties, transplantaties en voedering verkregen resultaten, die in hoofdzaak de door GUDERNATSCH verkregen uitkomsten bevestigden.

Het meerendeel van al deze onderzoekingen werd verricht met Anuren larven, die steeds zeer gemakkelijk en in groote hoeveelheden te verkrijgen zijn. Zooals wij zagen, werd ook de axolotl herhaaldelijk onderzocht. JENSEN bestudeerde niet slechts de inwerking van verschillende geïnjecteerde praeparaten, maar tevens de histologie van de endokriene organen (vooral van het thyreoid) van dit dier; het spreekt vanzelf, dat ik daarop nader dien terug te komen.

Na de hier, zeer in het kort vermelde, verkregen resultaten, zal ik in dit hoofdstuk voornamelijk ingaan op die endokriene organen, waarvan door de physiologen de invloed op de gedaanteverwisseling werd vastgesteld. Dat zijn het thyreoid, de thymus en de hypophysis. De schildklier in de eerste plaats, want de werking van deze klier op den grootte-groei en op de metamorphose is zoo specifiek, dat alle auteurs zonder uitzondering tot de conclusie kwamen, dat het produkt van dit orgaan in staat is den grootte-groei der Amphibiën-larven te onderbreken en de metamorphose op te wekken. Ongetwijfeld mag men in de normale ontwikkeling een grooten invloed van het thyreoid-increet verwachten. Wij zullen dan ook alleerst nagaan aan welke veranderingen de schildklier van Triton taeniatus gedurende de ontwikkeling onderhevig is, waarbij ons natuurlijk in de eerste plaats de metamorphose zal interesseeren. Kennen wij eenmaal de normale ontwikkeling van dit orgaan, dan zullen wij daarmede de schildklieren van neotenische dieren vergelijken, ten einde na te gaan, of hier veranderingen opgetreden zijn. Dat dit inderdaad het geval is, zal uit het vervolg van dit hoofdstuk blijken. Deze afwijkingen in verband te brengen met de ontwikkeling der dieren, zal ik in het laatste hoofdstuk trachten te doen.

De beteekenis van de thymus voor ontwikkeling en metamorphose is minder goed bekend, dan die van het thyreoid. GUDERNATSCH meende, zooals reeds werd medegedeeld, dat dit orgaan juist de tegenovergestelde werking van het thyreoid zou uitoefenen. In verband met door thymus-voeding verkregen vertraging van de gedaanteverwisseling, kwam hij tot deze opvatting, die thans vrij algemeen gedeeld wordt, hoewel het aan kritiek niet ontbroken

heeft. Zoo kwam ROMEIS tot de conclusie, dat voornoemde resultaten slechts bereikt worden, indien men de larven uitsluitend thymus te eten geeft; verstrekt men een gemengd dieet, waarvan thymus de hoofdschotel uitmaakt, dan blijven zoowel abnormale grootte-groei als vertraagde metamorphose uit: het blijkt dan, dat thymus een voortreffelijk kracht-voedsel voor jonge kikkerlarven is.

De resultaten met thymus-voeding verkregen bij de larven van Urodelen waren twijfelachtig. (ROMEIS, KUHN).

Het ligt niet in mijn bedoeling hier de voorhanden gegevens te bespreken. Ons interesseert uitsluitend de histologie en wij zullen dus tevens nagaan of de thymus bij reuzenlarven kenteekenen van hyperfunctie vertoont en tevens hoe dit orgaan zich gedraagt bij de neotenische exemplaren van Triton taeniatus. Hier zij er slechts voorloopig op gewezen, dat de thymus noch bij de reuzenlarven, noch bij de neotenische exemplaren opvallende veranderingen vertoont. Zijn de meeningen der physiologen omtrent den invloed van thymus-voeding of van thymus-extract injecties niet gelijkluidend, zoodat door sommigen het bestaan van een specifiek thymus-hormon wordt aangenomen, hetgeen door anderen bestreden wordt, over den invloed van de hypophysis op de ons interesseerende processen, is men het evenmin eens. De met hypophysis-injecties verkregen resultaten zouden eveneens een vertraging, soms zelfs een onderdrukking van de gedaanteverwisseling tengevolge hebben. Talrijke proeven leverden in het geheel geen resultaten op. Het schijnt dat de bereiding van hypophysis-praeparaten zeer moeilijk is en dat talrijke extracten door de wijze van hun samenstelling werkeloos worden (HOUSSAY) wat gedeeltelijk de uiteenloopende proefresultaten verklaart. PHILIP E. SMITH, (1926) die uitsluitend met extracten uit versche organen werkte, meende dat pituïtarinum infundibulare niet alleen de gedaanteverwisseling van Amblystoma tigrinum vertraagt, maar dat deze stof zelfs in staat is het effect van voorafgaande thyreoid-hormon-injecties te neutraliseeren. SPAUL kwam omgekeerd tot de conclusie, dat pituïtarinum infundibulare (uit in den handel zijnde praeparaten) de metamorphose stimuleert. PHILIP

E. SMITH heeft verder bij Anuren hypophysectomie uitgevoerd (1922), waardoor ook vertraging van den groei ontstaat, dus hetzelfde effect bereikt werd, als met toediening van het extract van het weggenomen orgaan!

Bij deze proeven verkreeg SMITH na injectie juist metamorphose, zoodat de effecten bij Anuren en Urodelen van pituïtarinum infundibulare controvers zouden zijn!

Na inplantatie van een hypophysis bij Urodelen-larven, zag SWINGLE een sterke ontwikkeling van het thyreoid optreden, waarmede samen ging een vervroegde metamorphose. Omgekeerd namen MIYAGAWA en KAORU waar, dat voedering van hypophysis den grootte-groei bevordert, maar de metamorphose vertraagt.

Uit dit korte, en onvolledige, overzicht van den invloed der hypophysis op de metamorphose van de Amphibia blijkt wel, dat — gesteld dat die inderdaad bestaat — daaromtrent nog zeer veel twijfel heerscht. Daarom is het van belang bij afwijkende dieren ook de hypophysis te bestudeeren. Daarbij zullen wij tot nog teleurstellender resultaat komen dan bij de thymus; er treedt geen enkele typische verandering van de hypophysis bij neotenie op. Uit deze inleiding blijkt, dat het thyreoid het orgaan is, dat in de allereerste plaats onze belangstelling eischt. Want niet alleen is zijn physiologische invloed op groei en metamorphose het beste bekend, ook de histologie vertoont hier stereotype veranderingen, ja het zal mogelijk blijken, aan de hand van den bouw der schildklier, de neotenie te diagnostiseeren. Vandaar dat ik beginnen zal met een beschrijving van dit voor ons vraagstuk belangrijkste orgaan te geven.

Nadrukkelijk wijs ik er echter op, dat de mogelijkheid volstrekt niet uitgesloten is, dat de physiologie ons hier op een dwaalspoor bracht en dat andere organen, dan de hier beschrevene, voor het ontstaan van de neotenie verantwoordelijk zullen blijken te zijn.

a. Het Thyreoid.

Hoewel de organogenese van het thyreoid van de Urodelen nauwkeurig onderzocht werd (MAURER), ontbreekt het nog steeds aan een volledige studie van het eenmaal gedifferentieerde orgaan.

Embryologisch vertoont de schildklier van de Urodelen geen

bijzonderheden; evenals bij alle Vertebraten, ziet men het thyreoid voor het eerst optreden als een massieve epitheel-woekering van de ventrale wand der pharynx.

Merkwaardig genoeg, werd de schildklier van Triton taeniatus, hoewel men haar grooten invloed op de gedaanteverwisseling kent, zelden gedurende de metamorphose onderzocht, zoodat men eventueele veranderingen, die tijdens dit proces optreden, niet kent.

Het onderzoek van UHLENHUT beperkt zich tot de morphologie; de door hem gevolgde maceratie-methode was voor histologische studie onbruikbaar. Vollediger werd de schildklier van de Anuren bestudeerd, vooral door SKLOWER, die gedurende den geheelen levenscyclus van Rana temporaria dit orgaan onderzocht en daarbij merkwaardige histologische veranderingen gedurende de verschillende phasen van de ontwikkeling vond. Tevens bleek het aan genoemden onderzoeker, dat de schildklier van Rana, niet slechts wijzigingen vertoont, die samengaan met speciale stadia van de larvale ontwikkeling, maar dat het thyreoid tevens een jaarlijkschen cyclus doorloopt. Er schijnt een periodieke functie-vermeerdering en -vermindernig op te treden, die histologisch duidelijk aantoonbaar is. Zoo vertoont de schildklier van Rana een periode van maximale activiteit na afloop van den bronsttijd, een periode van minimale activiteit gedurende den winter. De histologische verschillen tusschen winter- en zomerklieren zijn groot. Het jaargetijde, waarin de thyreoidea worden onderzocht, is dus voor het beoordeelen van de waarnemingen van zeer groot belang. Zoo is b.v. het klier-epitheel na de bronst belangrijk hooger, dan voor de bronst. Hiermede gaat samen een verschil in de vulling van de klierblaasjes. Tijdens de periode van activiteit ziet men ze voller worden met kolloied; na afloop van deze periode worden de follikels slap en vertoonen zij dikwijls geplooide wanden. Ook de totale omvang van het thyreoid is in verband met deze wijzigingen variabel. 's Zomers is de schildklier grooter dan 's winters. Nu uit het werk van SKLOWER de periodieke variabiliteit van de Anuren-schildklier gebleken is, verliezen histologische beschrijvingen van één klier dezer dieren, grootendeels hun waarde, vooral indien het jaargetijde, waarin het onderzochte

dier gevangen en onderzocht werd, niet vermeld wordt. Zoo kunnen de onderlinge verschillen, die BOLAU opgeeft tusschen de thyreoidea van talrijke soorten van Amphibien, zoowel op werkelijke verschillen berusten, als op het tijdstip, waarop de dieren geconserveerd werden, maar wat door genoemden auteur niet aangegeven wordt. Aangezien door BOLAU steeds één exemplaar van iedere soort bestudeerd werd, verliezen de door hem medegedeelde onderlinge verschillen der schildklieren van de Amphibia veel van hun —, misschien zelfs alle waarde.

Talrijke beschrijvingen der thyroidea, vooral van de zeldzamere soorten, van Amphibien, zijn even onvolledig als de vergelijkende studie van BOLAU.

Het werk van SKLOWER maant ons hier tot groote voorzichtigheid. In zijn uitvoerige studiën over de thyreoidea van Amblystoma maculatum en A. opacum beschreef UHLENHUT evenmin den jaarlijkschen cyclus van deze organen.

De histologie van de schildklier van Triton taeniatus is maar onvolledig bekend (BOLAU). Willen wij hier dus normale klieren van eventueel afwijkende thyreoidea onderscheiden, dan zijn wij genoodzaakt, niet alleen de histologie van dit orgaan na te gaan gedurende het larvale leven en de gedaanteverwisseling, maar tevens gedurende den jaarlijkschen cyclus, dien het volwassen dier doorloopt. Want niet voordat wij de normale variaties van dit orgaan kennen, kan men met zekerheid afwijkingen constateeren.

Waar, vooral wat de metamorphose betreft, Anuren en Urodelen zeer sterk onderling verschillen, kan het voortreffelijk werk van SKLOWER hier maar van weinig nut zijn. Reeds beschreef ik het physiologisch verband, dat tusschen thyreoid en metamorphose bestaat, een verband hetwelk ook histologisch door SKLOWER kon worden aangetoond. De verschillende stadia: larve met uitwendige kieuwen, donderpad (larve met inwendige kieuwen, hoornsnavel etc.), metamorphose, volwassen dieren, komen niet met die der Urodelen overeen, aangezien hier de donderpad-vorm nooit optreedt, of, zooals SKLOWER dit uitdrukt, de Urodelen doorloopen geen prometamorphose.

Reeds uit dit oogpunt, kan geen geheel gelijk verloop van de thyreoid-ontwikkeling bij Anuren en Urodelen worden verwacht. Wat den jaarlijkschen cyclus der schildklier betreft, zoo zou men overeenstemming kunnen aantreffen.

Het materiaal, met behulp waarvan ik de differentiatie van de schildklier der normale larven van Triton taeniatus onderzocht, was afkomstig van GLAESNER en hetzelfde, wat gebruikt werd om de „Normentafel zur Entwicklungs-geschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris)" samen te stellen. Het spreekt dus van zelf dat ik, bij het beschrijven van verschillende stadia, naar deze Normentafel zal verwijzen, waarin men de differentiatie der desbetreffende dieren uitvoerig beschreven vindt.

Het eerste ontstaan gedurende de ontogenie van het thyreoid van Triton taeniatus heeft, in verband met ons onderwerp, maar weinig belang. Men ziet een epitheel-woekering ontstaan van het ventrale pharynx-epitheel bij het embryo van 3,8 mm. lengte (N.T. stadium 30). Dit embryo vertoont uitwendig de eerste aanduidingen der kieuwen. De hypophysis is reeds gescheiden van de ectodermale mondbocht, de thymus is nog niet aangelegd.

De gevormde epitheelknop deelt zich in tweeën, vervolgens gaat de verbinding met het ventrale pharynx-epitheel verloren, zoodat twee zelfstandige celhoopjes ontstaan (N. T. stadium 37).

Dit diertje is 6 mm. lang en heeft juist het ei verlaten. Beide celhoopjes bevinden zich lateraal van de musculi sternohyoideï, waarlangs zij zich gedurende het verdere verloop van de ontwikkeling meer lateraal verplaatsen, zoodat beide thyreoidea steeds verder uiteen komen te liggen.



Fig. 1.

Thyreoid van een normale, zeer jonge larve van Triton taeniatus. N. T. st: 44. × 365 op $\frac{2}{3}$ verkl.

Het thyreoid bestaat in dit stadium uit een hoopje, onderling geheel gelijke cellen (fig. 1).

Hun nuclei zijn sterk kleurbaar; men kan in iedere kern een nucleolus onderscheiden. De hoeveelheid cytoplasma van de thyreoidcellen is uiterst gering; ook de celgrenzen zijn niet te bepalen, zoodat het geheele orgaan den indruk maakt van een

hoopje celkernen. In het plasma treft men geen granula of pigment aan; door SKLOWER werd bij Rana in dergelijke, nog ongedifferentieerde thyreoidea wel pigment in het plasma aangetroffen, waarin hij een aanwijzing zag voor het functioneeren van het orgaan. Iets dergelijks laat zich bij Triton taeniatus niet aantoonen en het is mijns inziens de groote vraag of dit hoopje cellen reeds een specifieke functie uitoefent. ERWIN THOMAS heeft, althans voor hoogere Vertebraten, aangetoond, dat daar in de eerste levensperioden van een functioneeren van de endokriene organen geen sprake is, hoewel hij van oordeel is, dat dit functioneeren bij vrij levende larven veel vroeger moet optreden, aangezien bij dergelijke larven het milieu waarin ze leven niet adaequaat is met hun „Innenwelt". Het zou de taak van het endokriene systeem zijn, uitwendige prikkels in aan het inwendige van het dier adaequate prikkels om te zetten. Ik zal op deze theorie hier niet verder ingaan: indien het thyreoid van Triton taeniatus in dit stadium reeds functioneert, is dit functioneeren niet aantoonbaar met behulp der histologie. Het is mij dus niet mogelijk, er een oordeel over te vormen, waar ik uitsluitend de histologische methode gebruikte, hoewel ik geneigd ben te vermoeden, dat hier van functioneeren geen sprake is, omdat in latere stadia de histologie ten aanzien van dit punt talrijke en duidelijke aanwijzingen verschaft.

Bijgaande figuur 1 geeft de jonge schildklier weer, geteekend bij een vergrooting van 365 × en bij de reproduktie op $\frac{2}{3}$ verkleind. Van differentiatie van het thyreoid bemerkt men niets, vóór het orgaan zijn definitieve plaats heeft ingenomen.

Nadat de oorspronkelijke celgroep, die het thyreoid vormde, zich verdeelde in een aantal celgroepen, vangt de follikelvorming aan.

Over het verloop van den differentiatie loopen de meeningen uiteen. W. MÜLLER onderzocht de schildklier van Rana in 1871 betreffende het eerste optreden van de follikels, en hij meende, dat de oorspronkelijke celgroep zich eerst zou rangschikken tot een tubuleuze klier, secundair zouden de tubuli overgaan in acini. Waarschijnlijk heeft MÜLLER gemeend, dat de celgroepjes tot cel-

strengen gerangschikt zijn. Ook bij andere schildklieren, dan die van Rana, beschreef MÜLLER het ontstaan van de follikels op dezelfde manier, zoodat hij meende, dat deze wijze van differentiatie van de jonge schildklier, bij alle Vertebraten op dezelfde wijze ververliep. Latere onderzoekingen hebben MÜLLER's opvatting niet bevestigd: zoodra differentiatie der celgroepen optreedt, ontstaan follikels, hoe is echter nog niet precies bekend en omtrent het verloop van dit proces bestaan twee verschillende meeningen.

HEIDENHAIN meende, dat bij zoogdieren, SKLOWER dat hij Rana uit elke primaire thyreoid-cel, later een geheele follikel ontstaat. Zoodra een dergelijke, primaire thyreoid-cel zich deelt, zou zich tusschen beide nieuw ontstane cellen een kolloieddruppel vormen en de primaire follikel zou dan uit twee cellen zijn samengesteld. Bij volgende deelingen van deze twee cellen zou langzamerhand de epitheliale wand van de follikels worden gevormd.

De tweede opvatting, die omtrent het ontstaan van de follikels bestaat, is de volgende:

Eerst zouden celgroepjes ontstaan zonder lumen, waarvan de samenstellende cellen geen teekenen van secretorische activiteit vertoonen, zich daarentegen door herhaalde mitosen vermeerderen. Zoodra het aantal van een dergelijk celgroepje samenstellende elementen betrekkelijk groot geworden is, zou de secretie van kolloied aanvangen; de steeds grooter wordende hoeveelheid increet, zou de cellen verdringen, die tenslotte als een één laag dik klierepitheel de gevormde hoeveelheid increet blijven omgeven: op die manier zou zich tenslotte een blaas vormen. Het punt van uitgang zou dus niet één cel van het primaire, ongedifferentieerde thyreoid zijn, maar een groep van cellen. Een dergelijke ontstaanswijze van de schildklier-follikels werd o. a. beschreven door LASOWSKY, ASCHOFF, APERT, etc.

In het eerste geval zou dus het aantal cellen, waaruit het jonge, ongedifferentieerde thyreoid bestaat, reeds een aanduiding kunnen zijn voor het aantal follikels, dat later uit de celgroepjes zal ontstaan; in het tweede geval levert het aantal secundair ontstane celgroepjes hier omtrent aanwijzingen. Waar ik later in dit hoofd-

stuk zoowel de hyperplasie als de regeneratie van de schildklier zal bespreken, is de follikelvorming, die natuurlijk zoowel bij hyperplasie als bij regeneratie optreedt, een interessant vraagstuk. Zien wij losse klierepitheel-cellen optreden, dan zouden die, indien de eerste ontstaanswijze ook bij Triton taeniatus voorkomt, als de oorsprong van nieuwe follikels kunnen worden opgevat. Moeten wij hier echter laatstgenoemde ontstaanswijze der follikels aannemen, dan wijzen pas nieuwe celgroepen op volgende follikelvorming.



Fig. 2.
Thyreoid van een normale, jonge larve van Triton taeniatus. Een secundaire celgroep × 900 op $\frac{2}{3}$ verkl. N. T. st: 47.

Nadat het celhoopje zich op zijn plaats bevindt, dus langs den musculus sternohyoideus lateraad verschoven is, verliest het zijn homogeniteit en treedt een onderverdeeling in secundaire celgroepjes op. GLAESNER heeft deze verandering in de Normentafel vermeld (stadium 40).

Een dergelijk secundair celgroepje vindt men afgebeeld in fig. 2 bij sterke vergrooting (900 ×), gereproduceerd op $\frac{2}{3}$. Men ziet, dat het is samengesteld uit een betrekkelijk gering aantal cellen met zeer omvangrijke kernen en voorzien van weinig cytoplasma, wat ongeveer geen granula bevat. De wanden van deze cellen zijn slecht te onderscheiden. Van eenige regelmaat in de rangschikking van de samenstellende thyreoid-cellen valt niets te bespeuren; van een gevormden tubulus (MÜLLER) is niet de minste sprake. Sterk komt dit beeld overeen met dat van een jonge schildklier, vóórdat de differentiatie in secundaire celgroepen optreedt. Er zijn echter twee punten van verschil: vooreerst nam de kleurbaarheid van de kernen af, vervolgens werd de celgrens, hier en daar, zij het ook niet duidelijk, toch onderscheidbaar. Evengoed als alle regelmaat in dit groepje thyreoid-cellen ontbreekt zien we geen spoor van kolloied; ook in dit stadium van ontwikkeling is een functioneeren van de schildklier hoogst twijfelachtig. Tusschen de het

groepje vormende cellen, treft men vezels van het lichaams-parenchym aan; tot een verband zijn deze cellen nog niet gekomen. Het aantal groepjes, dat opgetreden is, bedraagt ongeveer 8 à 10, is dus wisselend voor de verschillende individuen; bovendien is het aantal van een groepje samenstellende cellen niet altijd even groot.

De vorming van de follikels zelf schijnt vrij plotseling te verloopen; naast ongedifferentieerde celgroepjes kan men duidelijke acini aantreffen. De vorming van een thyreoid-blaasje neemt men daarentegen zelden waar. Een afbeelding van een schildklier van Triton taeniatus, waarbij de follikelvorming plaats heeft, vindt men in fig. 3 weergegeven bij een vergrooting van 900 × (bij reproductie op $\frac{2}{3}$ verkl). Van de geheele klier werd slechts een gedeelte geteekend, één geheel gevormde en één nog niet geheel gedifferentieerde follikel werd weergegeven. De klier van fig. 2 en die van fig. 3 verschillen in de Normentafel slechts één stadium (stadia: 47 en 48).



Fig. 3.

Thyreoid van een normale larve van Tt. t. tijdens de differentiatie van de follikels. Een volledig gevormde acinus en een follikel waarbij deze differentiatie nog niet volledig verliep N. T. st: 48. × 900 op $\frac{2}{3}$ verkl.

Het eerste in het oog loopende verschil tusschen beide klieren, is de aanwezigheid van het kolloied (gestippeld in deze figuur, evenals in álle volgende figuren). Daarnaast merkt men direkt de rangschikking van de het orgaan samenstellende kliercellen op; er ontstonden acini. Dat men hier niet met doorsneden van tubuli te maken heeft, blijkt oogenblikkelijk, indien men dezelfde klier eenige coupes lang vervolgt: alle blaasjes zijn gesloten en nergens vertoonen ze eenigen samenhang.

De rechter acinus wordt omgeven door een regelmatig samengesteld epitheel. De nog steeds zeer groote celkernen worden door plasma omgeven, waarin het aantal voorhanden granula, vergeleken bij het vorige stadium, is toegenomen. Deze granula, benevens de hoe-

veelheid cytoplasma, vormen een goeden maatstaf voor de activiteit van het orgaan, zooals we in het vervolg herhaaldelijk zullen zien. Van beteekenis is ook de hoogte van de klierepitheel-cellen; deze bedraagt hier 11,72 μ, gemiddeld, (gemeten loodrecht op den omtrek van de acini). De celgrenzen van den gevormden acinus zijn duidelijker geworden. Bij geen der ontstane follikels is het klierepitheel meer dan één cellaag dik. De linker op fig. 3 afgebeelde follikel vertoont minder regelmaat; immers bewaarden hier de den wand samenstellende cellen meer het karakter van die, welke de secundaire celgroep vormden. Tevens treft men hier nog cellen aan, die zich niet in een epitheel rangschikten; vervolgt men in opeenvolgende coupes deze groepjes van cellen, dan blijkt het, dat we hier niet te maken hebben met een blaasje, wat zijdelings getroffen werd.

Hier hebben wij een follikel voor ons, waarvan de vorming nog niet voltooid is: wij hebben hier te maken met een celgroep, waarvan de componenten zich pas gedeeltelijk rangschikten en daarbij hun secretorische functie aanvingen.

In de hier omschreven klier, waarin zich dus de follikel-vorming afspeelt, vond ik geen mitosen; het is dus niet waarschijnlijk, dat de kolloied-afscheiding direkt na het verloop eener celdeeling zou optreden.

Ik meen dan ook, dat de follikelvorming der schildklier bij Triton taeniatus, niet verloopt op de door SKLOWER voor Rana beschreven manier, maar dat men hier te maken heeft met een omvorming van groepen van cellen tot follikels. Dat men hier niet mag aannemen, dat de druk der gevormde kolloied-hoeveelheid de cellen mechanisch uiteen drijft, waardoor een blaasje ontstaat, ligt voor de hand. Want ten eerste zou dan de regelmaat van het de acini omgevende epitheel onverklaarbaar zijn, en ten tweede zijn de secundaire celgroepen, zooals ik reeds beschreef, doorwoekerd met parenchymvezels, dus volstrekt niet compact. Welke organisatorische krachten hier werkzaam zijn, is onbekend. Waarschijnlijk zijn zij in de thyreoid-cellen zélf te zoeken, want uit reincultures van schildklierweefsel is gebleken, dat ook daar regelmatige follikelvorming kan optreden.

Ook UHLENHUT beschreef het ontstaan van de schildklier-follikels bij Amblystoma opacum en A. maculatum. Bij deze dieren verloopt de differentiatie van de acini op ongeveer dezelfde manier.

Gedurende de verdere larvale ontwikkeling vertoont de schildklier geen principieele veranderingen meer. Uitsluitend heeft groottegroei van de aangelegde acini plaats. In geen enkel geval werd waargenomen, dat er een nieuwe follikel gedurende het larvenleven ontstond, zoodra de secundaire celgroepen eenmaal in acini waren overgegaan. Ook resteeren geen ongedifferentieerde celhoopjes, zoodat geen materiaal voor nieuwe follikelvorming voorhanden is. Het spreekt van zelf, dat door de vergrooting der klierblaasjes ook de omvang van het geheele thyreoid gestadig toeneemt, terwijl tevens de activiteit van het orgaan grooter schijnt te worden. Dit blijkt niet alleen uit de vermeerdering van de in de acini voorhanden hoeveelheid kolloied, maar tevens uit den toestand van het klierepitheel.

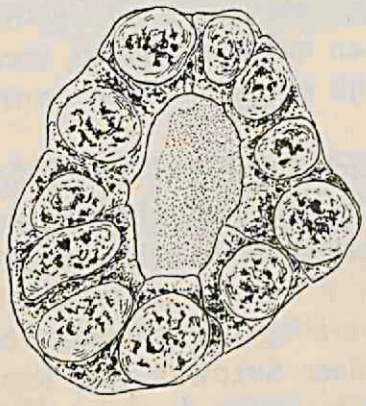


Fig. 4.

Thyreoid van een normale, volgroeide larve van Tr. t. Een kleine thyreoidfolliekel, × 900 op ⅔ verkl.

Figuur 4 geeft een kleine schildklier-follikel van een normale larve weer, waarbij alle thyreoid-acini reeds geruimen tijd gevormd waren. Men ziet, dat de het klierepitheel samenstellende cellen grooter werden en dat sommige van de nog steeds zeer omvangrijke kernen, waarschijnlijk door reciproken druk, in de lengte zijn gerekt. Vergeleken bij de kliercellen van het zeer jonge dier (fig. 3) namen blijkbaar de hoeveelheid plasma en tevens de zich daarin bevindende granula toe. Men zou dit epitheel kubisch kunnen noemen. De gemiddelde hoogte van de cellen bedraagt: 20,30 μ, een belangrijke verhooging, vergeleken bij het vorige beschreven stadium (11,72 μ) heeft plaats gevonden. De afgebeelde acinus is niet geheel met kolloied gevuld, waarschijnlijk is dit een gevolg

van de gebruikte fixatie, n.l. Zenker. Sublimaat doet het kolloied sterk schrompelen.

De wand der acini vertoont echter bij deze klier nergens plooien; hoogst waarschijnlijk werd de inhoud strak omspannen, want wij zullen in het vervolg zien, dat, zoodra de hoeveelheid aanwezig kolloied inderdaad afneemt, de wanden van de follikels zich plooien, zoodat zij steeds nauwkeurig den inhoud blijven omsluiten. ADLER heeft op den verschrompelenden invloed van sublimaat-fixaties bij het kolloied van Anuren opmerkzaam gemaakt; hetzelfde verschijnsel treedt ook bij Triton op.

Het blijkt dus, dat wij hier te maken hebben met een krachtig functioneerend orgaan: zoowel de inhoud van de kliercellen, als hun hoogte wijzen daarop. Merkwaardig is daarom de betrekkelijke armoede aan bloedvaten. Want het bloed moet hier niet slechts die produkten aanvoeren, welke door de activiteit der kliercellen worden omgezet: tevens dient het om het gevormde increet af te voeren, waardoor het zijn invloed op het organisme kan doen gelden. Het is niet onwaarschijnlijk, dat gedurende het larvale leven meer kolloied gevormd, dan afgevoerd wordt, en dat hierop, althans voor een gedeelte, de vergrooting van de klierfollikels berust.

Het blijft dus de vraag, of in dit stadium door het thyreoid reeds eenige invloed op het organisme wordt uitgeoefend. Het is gebleken, dat deze invloed veel later optreedt, dan men oorspronkelijk vermoedde (ERWIN THOMAS).

CRAMER en LUDFORD hebben waargenomen, dat in de thyreoidcellen gedurende de secretie de mitochondrien, die in rustende cellen nauwelijks zichtbaar zijn, zich sterk vergrooten. COWDRY meende, dat, in verband met de plaats die het Golgi-apparaat in de cel inneemt, het secreet of zou worden afgegeven aan de bloedbaan, of zou worden gesecreteerd in het lumen der follikels. SHIRO SCHIMARU vond, na een kunstmatig opgewekt hyperthyreoïdisme veranderingen van het Golgi-apparaat; de reactie begon 3 dagen — en duurde tot 12 dagen na de operatie. Het zou interessant zijn hetzelfde na te gaan gedurende de thyreoidontwikkeling van de Tritonen: wellicht zal men zich er dan een oordeel over kunnen

vormen, wanneer inderdaad increet aan het bloed wordt afgestaan. Mijn materiaal, dat voor meer doeleinden dienen moest, dan uitsluitend het bestudeeren van de schildklier, liet geen gedetailleerd cytologisch onderzoek toe.

Echter zou het niet met de feiten in overeenstemming zijn, gedurende het larvale leven elken invloed van de schildklier op het organisme te ontkennen. Slechts meen ik te moeten aannemen, dat deze invloed gering is.

Eerst bij de metamorphose zien wij de structuur van de schildklier plotseling veranderen. Van veel belang is het, dat deze histologische wijziging niet tijdens, maar vóór de metamorphose optreedt. In het eerste geval zou men kunnen denken, dat het thyreoid een gedaanteverwisseling doorloopt, als zooveel andere organen. Nu zal het mogelijk blijken te zijn, in de veranderingen van het thyreoid een der oorzaken te zien, die de metamorphose tengevolge hebben.



Fig. 5.

Thyreoid van een normale, volgroeide larve van Tr. t. de eerste aanduidingen van de aan de metamorphose voorafgaande hyperplasie zijn aanwezig. N. T. st: 52. × 220 op $\frac{2}{3}$ verkl.

Ik wil vooreerst de schildklier beschrijven van een normale larve van Triton taeniatus, voordat de veranderingen zich voordoen (N. T. St. 52). In fig. 5 is een groote dwarscoupe door de schildklier van een dergelijk dier afgebeeld. Men ziet het voor normale larvale thyreoidea karakteristieke histologische beeld: goed gevulde klierfollikels, omgeven door een kubisch klierepitheel. Eén follikel werd rakelings getroffen, waardoor men in de figuur schijnbaar een celhoopje aantreft. Dit blijkt, indien men de coupen-serie vervolgt, de zijwand van een acinus te zijn. Beschouwen

wij thans den vorm van de follikels, dan is die grootendeels bolrond; echter vindt men er ook, die min of meer zijn afgeplat (boven links in de fig.); andere werden een weinig hoekig. De hier weergegeven coupe is uit het midden van de klier afkomstig. Uit een beschouwing van dit geheele tyhyreoid blijkt, dat vooral in het proximale klierdeel, het aantal hoekige follikels groot is. De aangegeven veranderingen in den vorm van de acini, zijn maar weinig uitgedrukt; desniettegenstaande leveren zij er het bewijs voor, dat het gestadig aangroeien van de kolloied-hoeveelheid afgeloopen is, althans in sommige blaasjes; hun wand omsluit nauwkeurig den inhoud en wordt, indien deze afneemt, gevouwen. Een dergelijke verslapping van thyreoid-follikels vond ADLER tijdens zijn experimenten bij Anuren, dikwijls veel duidelijker, dan in dit stadium beschreven werd.

De schildklier van een larve, welke de metamorphose nog niet nadert, is bloedarm. Zelden ziet men zeer kleine capillairen met enkele erythrocyten. Dit is hier niet meer het geval. In de afgebeelde coupe werd een groot bloedvat getroffen, rijkelijk van bloedlichaampjes voorzien. Alle bloedbanen bevinden zich aan de peripherie van het orgaan, zoodat men tusschen de follikels geen capillairen aantreft. Met het ten einde loopen van de larvale periode, zien wij dus toenemende doorbloeding van de schildklier optreden: dit, samengaande met de verslapping van de wanden van sommige follikels, maakt het hoogst waarschijnlijk, dat in dit stadium grootere hoeveelheden hormon aan de bloedbaan worden afgestaan, dan in de stadia, die hieraan voorafgingen. Het onderzoek van het dier, waar van dit thyreoid afkomstig was, wees uit, dat hier van een gedaanteverwisseling nog geen sprake was. Het klierepitheel in dit stadium vertoont geen wijzigingen, vergeleken met dat der er aan voorafgaande stadia; hoogte en hoeveelheid granula bleven ongeveer dezelfde. Het aantal follikels bleef constant. Beschouwen wij thans de schildklier van het volgende stadium (N. T. St. 53). De veranderingen, die optraden zijn enorm groot, wat reeds blijkt op het eerste gezicht bij het vergelijken van de figuren 5 en 6. Men zou kunnen zeggen, dat het thyreoid plotseling een gedaanteverwisseling had

doorloopen, waarbij alle regelmaat, die zoo typisch was voor de larvale schildklier, verloren ging. De geheele klier werd verbazend sterk vergroot, wat direkt blijkt uit vergelijking van beide figuren, die ontleend werden aan zoo groot mogelijke dwars-coupes. De regelmatige vorm van de follikels ging verloren. Zagen wij reeds geringe aanduidingen van verslapping in het vorige stadium, hier ontbreken bolronde acini volkomen. Sommige werden langgerekt en zijn nog maar voorzien van een eng lumen. Andere werden veelhoekig, doordat hun wand zich plooide. In de resteerende follikel lumina ging tevens het kolloied gedeeltelijk verloren. Mogelijk is dit het gevolg van de fixatie, hoewel hier geen sublimaat, maar Bouin gebruikt werd; dientengevolge vindt men in het resteerende kolloied vacuolen. Het is ADLER gebleken, dat formaline-fixatie (en formaline is een bestanddeel van Bouin's mengsel) deze vacuolisatie tengevolge heeft. Waar sommige auteurs (JENSEN, VERSLUYS) dit verschijnsel van belang achten, omdat het een indice zou zijn voor de samenstelling van het kolloied, dient men bij de vervaardiging van schildklier-praeparaten van Amphibia met de vacuoliseerende werking van formaline, wat overigens een uitmuntend thyreoidfixatief is, terdege rekening te houden. Meestal wordt het gebe-

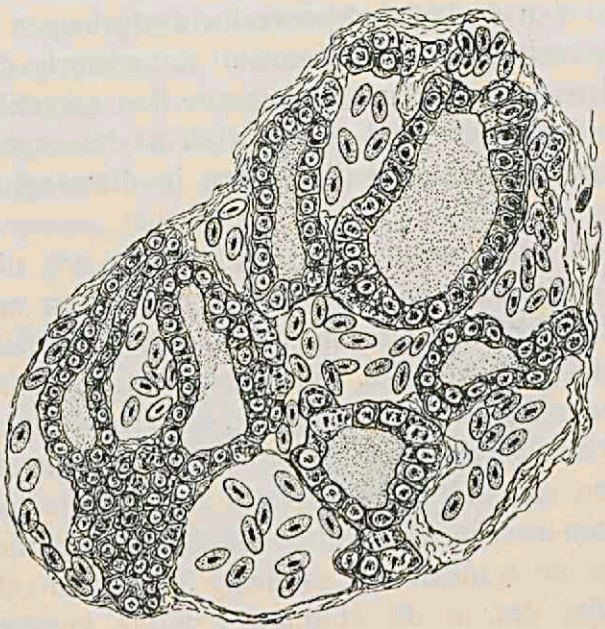


Fig. 6.

Thyreoid van een normale larve van Tr. t. volledige hyperplasie. N.T. st. 53. × 220 of $\frac{2}{3}$ verkl.

zigde fixatief in de literatuur niet vermeld. Verschrompelen, zooals sublimaat, doet formaline het kolloied daarentegen niet. Het schijnt dus, dat in de ons hier interesseerende klier inderdaad kolloied verloren ging, of dat het, althans gedeeltelijk, een andere samenstelling verkreeg en zijn kleurbaarheid verloor (b. v. zeer dun vloeibaar werd). Bij het snijden schijnen geen stukjes kolloied uit het praeparaat gesprongen te zijn: anders moesten de gekleurde resten scherp omgrensd zijn, en dit is niet het geval. Ledig kunnen de follikels niet geweest zijn, op die plaatsen waar wij geen kleurbaren inhoud aantreffen; immers zouden wij dan geen holte, maar een plooi van den follikelwand vinden.

Niet uitsluitend de follikels zelf verloren hun regelmatigheid, tevens het hun omgevende klierepitheel. Bij de reeds beschreven larven was dit steeds één cellaag dik; hier zien wij celproliferaties optreden.

Er heeft een sterke vermeerdering van de voorhanden hoeveelheid schildklierweefsel plaats. Groote celcomplexen werden gevormd, waarin mitosen talrijk zijn. Slechts hier en daar treft men in deze proliferaties der cellen van het klierepitheel een druppeltje kolloied aan: er heeft follikelvorming plaats. Niet op geheel dezelfde wijze als bij de primaire follikelvorming. Daarbij zagen wij immers een verdeeling der primaire celgroep in secundaire celgroepjes die, elk voor zich, zich wederom omvormden in een follikel, wat het ontstaan van een zeer regelmatig gebouwd orgaan tengevolge had. Deze secundaire verdeeling ontbreekt hier: kolloieddruppels vindt men in omvangrijke kliercel-complexen. Dat uit dit verloop van de follikelvorming geen regelmatig samengesteld orgaan ontstaan kan, spreekt van zelf en uit het vervolg zal dan ook blijken, dat de schildklier van normale volwassen dieren nooit weer die regelmatigheid verwerft, die zoo typisch was voor het larvale thyreoid.

Wat nu het klierepitheel zelf van deze klier betreft, zoo vindt men maar weinig veranderingen, afgezien van de proliferaties natuurlijk. De hoogte van de kliercellen is ongeveer in overeenstemming met die, welke men bij de larven aantreft; slechts de hoeveelheid

granula in het cytoplasma is vermeerderd, hetgeen wijst op een verhoogde activiteit.

De celveranderingen zijn maar gering; van hypertrophie kan men hier niet spreken: hyperplasie beheerscht het beeld van deze klier. Eigenaardig is, dat deze hyperplasie bij het begin van de metamorphose van Triton taeniatus niet samengaat met hypertrophie, zooals dat steeds bij Mammalia het geval is (GRAHAM, ELSE e. a.) Dat de schildklier van dit dier ook hypertrophie vertoonen kan onder bepaalde omstandigheden, zal in het vervolg van dit hoofdstuk, bij de bespreking van het thyreoid van de volwassen dieren, blijken. De juist omschreven, zeer ingrijpende veranderingen van den bouw der schildklier gaan vooraf aan de metamorphose, die zich het eerst manifesteert door de resorptie van de kieuwen. Zoodra de aanduidingen hiervan waarneembaar worden, is de hyperplasie van de schildklier reeds in haar geheelen omvang opgetreden. Met deze hyperplasie gaat geen zeer sterke secreet-produktie gepaard, maar vooral afvoer van groote hoeveelheden kolloied, waarvan het gevolg is: de metamorphose van de larve. UHLENHUT bestudeerde de thyreoidea van Amblystoma opacum en A. maculatum gedurende de metamorphose. Hij stelde eveneens belangrijke veranderingen van het orgaan vast die bij Amblystoma opacum niet overeenstemmen met het verloop van de hyperplasie, die hier beschreven wordt. Bij Amblystoma tigrinum, en Salamandra atra verloopt dit proces als bij Triton taeniatus. Voor de metamorphose confluëeren de larvale acini bij Amblystoma opacum tot een groote, onregelmatig gevormde buis, die vervolgens snel haar inhoud verliest. In hoeverre hier tevens van hyperplasie sprake is, kan moeilijk worden uitgemaakt, aangezien UHLENHUT de klieren van deze dieren niet histologisch onderzocht.

Gaan wij thans na, welke veranderingen de schildklier gedurende de metamorphose ondergaat, dan blijkt, dat de hyperplasie, die dit proces inleidde, haar hoogtepunt bereikt, nog vóór de gedaanteverwisseling werkelijk begonnen is. In het beschreven stadium zagen wij, in de uitgebreide celcomplexen, ontstaan door proliferatie van het klier-epitheel, reeds hier en daar een kolloieddruppeltje,

wat een aanduiding was van een nieuwe follikel. Deze druppeltjes vermeerderen langzamerhand in het histologisch beeld, echter zeer geleidelijk, anders dus dan bij de primaire follikeldifferentiatie, die vrij plotseling verliep. Naast min of meer volledig gevormde acini persisteeren nog geruimen tijd de ongedifferentieerde celcomplexen. In dit stadium schijnt óf maar weinig kolloied gevormd te worden, óf de afvoer van het secreet zóó groot te zijn, dat ze de vorming overtreft, waardoor follikel-bouw uitblijft. Tijdens het verloopen van de metamorphose zien wij de doorbloeding van het geheele orgaan wederom afnemen en het klierepitheel lager worden. Hieruit volgt, dat niet uitsluitend minder increet gevormd wordt, maar dat ook de afvoer van het klierproduct afneemt. De verminderde doorbloeding van de schildklier tijdens de metamorphose is een zoodanige, dat het geheele orgaan kleiner wordt, niettegenstaande de follikelvorming, die, zooals gezegd, maar traag verloopt.

In fig. 7 is de schildklier van een normaal exemplaar van Triton taeniatus afgebeeld, dat juist de metamorphose heeft volbracht. Vergelijkt men deze figuur met figuur 6, die beiden naar zoo groot mogelijke dwarscoupes en bij dezelfde vergrooting vervaardigd werden, dan blijkt reeds de afname in omvang. Hoewel dit orgaan bloedrijk is, zelfs zeer groote capillairen bevat, zoo is het, in vergelijk met het thyreoid van een dier aan het begin van de metamorphose, bloedarm te noemen. Merkwaardig is de topographie van de capillairen. Juist vóór de gedaantewisseling vinden wij, dat alle acini door bloed omspoeld worden; na de metamorphose zijn de capillairen wederom beperkt tot de peripherie. Bij de met de hyperplasie samengaande rijkelijke bloedvoorziening beschreef ik reeds, dat de bloedvaten, uitgaande van de peripherie van het

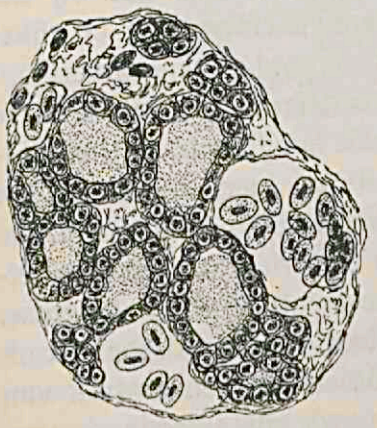


Fig. 7.

Thyreoid van een pas gemetamorphoseerd exemplaar van Tr. t. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

orgaan, tusschen de acini in, naar binnen woekeren; hier, omgekeerd, verdwijnen zij eerst uit het centrum en later grootendeels uit de peripherie.

Beschouwen wij de follikels, dan zien wij, dat deze niet weer bolrond worden, maar hoekig blijven, wat wijst op onvolledige vulling. Daarnaast vindt men zeer kleine follikeltjes, die maar nauwelijks een lumen vertoonen; dit zijn de gedurende de metamorphose nieuw gevormde acini. Ook celhoopjes zijn nog voorhanden; grootere ongedifferentieerde celcomplexen vindt men daarentegen niet meer.

Het klierepitheel, wat de follikels omgeeft, werd wederom grootendeels één cellaag dik, maar de regelmaat, die bij de larven aangetroffen werd, vindt men hier niet en treedt nooit weder op. Dikwijls ziet men, dat het klierepitheel hier en daar, meestal waar twee follikels aan elkaar grenzen, samengedrukt is. Wellicht is hier druk-atrophie voorhanden.

Ingrijpende veranderingen ondergaat het schildklierepitheel gedurende de metamorphose. Was het bij het begin der gedaanteverwisseling hoog en rijkelijk voorzien van granula, langzamerhand neemt deze hoogte wederom af. Bij de larve bedroeg de gemiddelde hoogte van de thyreoidepitheel cellen 20,30 μ, hier, direkt na de metamorphose slechts 11,60 μ. Ook wijzigde zich langzamerhand de orientatie van de celkernen. Bij de larve stond hun lengteas, indien de nuclei door wederzijdschen druk waren afgeplat, loodrecht op den omtrek van de follikel; thans, na de metamorphose, verloopt de lengteas van de dikwijls afgeplatte kernen evenwijdig aan den omtrek van de follikel. Deze afplatting gaat samen met een sterke vermindering van de hoeveelheid cytoplasma per cel; bovendien verdwijnen uit dit cytoplasma grootendeels de granula, die we er in grooten getale juist vóór de metamorphose in aantroffen, en die een teeken waren van de groote activiteit der klierepitheel-cellen (vgl. fig. 4).

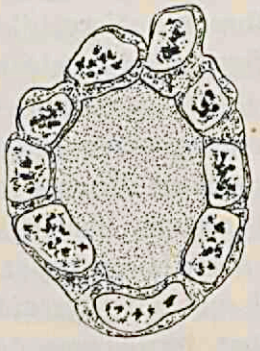


Fig. 8.

Hetzelfde thyreoid als fig. 7. Een follikeltje × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Zoo zien wij dus, dat gedurende de metamorphose het schildklier-epitheel langzamerhand het beeld gaat opleveren van een rustend weefsel; het schijnt, dat de aanvangkelijke hyperplasie gevolgd wordt door een stadium van uitputting.

Een half jaar na de metamorphose, dus gedurende den eersten winter, dien Triton taeniatus op het land doorbrengt, vertoont de schildklier het volgende beeld (fig. 9).

Het geheele orgaan is opgebouwd uit een zeer groot aantal acini, waarvan de omvang sterk varieert. De zeer groote follikels zijn ontstaan uit de primair gevormde; hiermede stemt hun aantal

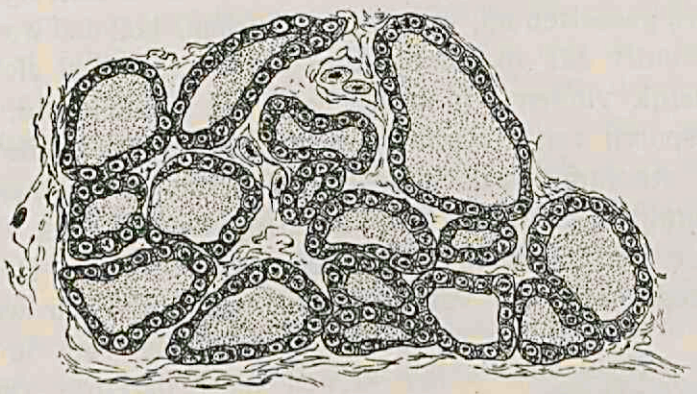


Fig. 9.
Thyreoid van een normaal exemplaar van Tr. t. gedurende den eersten winter ná de metamorphose, × 220 op $\frac{2}{3}$ verkl.

overeen; dit is n.l. ongeveer gelijk aan dat, waaruit een larvaal thyreoid gewoonlijk is opgebouwd. UHLENHUT meent, dat de groottegroei van de primaire follikels veroorzaakt wordt, doordien voortdurend kleine secundaire follikels met de oorspronkelijke acini conflueeren. Ik kon deze wijze van groei niet aantoonen bij Triton taeniatus, waar van follikelconfluatie, afgezien van in sommige abnormale omstandigheden, nooit sprake is. Bij de door UHLENHUT onderzochte soorten werden bovendien levenslang enkele celhoopjes zonder lumen gevonden, plaatsen waar voortdurend nieuwe blazen zouden ontstaan. Dergelijke celhoopjes ontbreken bij Triton taeniatus eveneens.

In de bijgegeven figuur, vervaardigd naar een groote dwarscoupe, ziet men grootendeels de na de hyperplasie ontstane kleine blazen; de primaire vindt men meest aan het proximale klierdeel, eenige echter ook aan het distale thyreoid uiteinde. Het aantal acini in deze klier werd zeer groot; men dient echter in aanmerking te nemen, dat dit thyreoid een weinig scheef getroffen werd. Het geheele orgaan is tevens vergroot, in evenredigheid met de toenemende lengte van het geheele dier (46 mm. lang). Bekijken wij den vorm van de acini, dan zien wij, dat zij niet regelmatig bolvormig zijn: sommige werden hoekig, andere zijn min of meer samengevouwen; de vulling met kolloied is dus onvolledig. Opnieuw merken wij gedeelten op, waar geen kleurbaar kolloied wordt aangetroffen, zonder dat op die plaatsen het klierepitheel zich plooide. Herhaaldelijk vinden wij deelen van den follikelwand, waar het epitheel sporen van atrophie vertoont, wederom, als in het voorafgaande stadium, daar waar twee follikels aan elkaar grenzen. Waarschijnlijk bestaat dus ook hier atrophie door druk. Geen enkel praeparaat vertoonde het conflueeren van follikels. Het epitheel zelf is, tegenover dat van het vorig stadium, maar weinig veranderd. De richting van de lengte-as der kernen bleef dezelfde, dus parallel aan den follikelomtrek. In de geringe hoeveelheid cytoplasma, die de kernen omgeeft, vindt men maar weinig granula. Figuur 10 geeft bij 900 voudige vergrooting (bij reproduktie verkleind op $\frac{2}{3}$) een follikeltje van deze schildklier weer, waarvan het epitheel op twee plaatsen zeer smal werd; overigens vertoonen deze uitgerekte cellen geen atrophie.

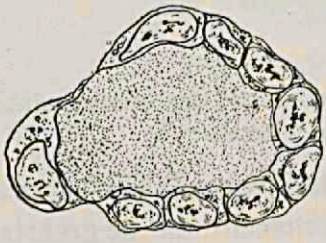


Fig. 10.

Hetzelfde thyreoid als fig. 9, een klierfollikeltje × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Deze indeukingen van het epitheel worden door twee aangrenzende follikels veroorzaakt, die niet geteekend werden.

De doorbloeding van de schildklier, gedurende den eersten winter, van het normale dier is arm. Hier en daar treft men een kleine capil-

laire, voorzien van weinig erythrocyten. Het blijft dus mogelijk, dat steeds kolloied wordt afgevoerd, echter moet tevens produktie van increet hebben plaatsgevonden. Was dit niet het geval, dan zou de vergrooting en de inhoudsvermeerdering van de nieuwe follikels totaal onverklaarbaar zijn. Waarschijnlijk verloopt de grootte-groei van deze nieuwe follikels langzaam; immers schijnen de zeer lage klierepitheelcellen niet zeer actief te zijn, zooals ik reeds beschreef. Ongedifferentieerde celhoopjes komen in dit stadium niet meer voor.

Wij zien dus na de metamorphose niet opnieuw den regelmatigen bouw optreden van het larvale thyreoid. Zoowel de sterk wisselende afmeting van de acini, als het hier en daar geatrophieerde epitheel ontnemen aan het orgaan zijn oorspronkelijke regelmatigheid.

Het aantal follikels, dat ontstond, is gelijk aan dat, wat men men bij totaal volwassen dieren aantreft. Het blijkt, dat tweemaal gedurende de ontwikkeling van het thyreoid van Triton taeniatus follikelvorming plaats heeft; voor het eerst tijdens de primaire differentiatie der acini uit de secundaire epitheelcelgroepen, voor de tweede maal juist vóór en tijdens de metamorphose. In klieren van normale, volwassen, dieren treft men wel veranderingen aan gedurende den jaarlijkschen cyclus, maar nooit meer celproliferaties of verschijnselen, die wijzen op het ontstaan van nieuwe follikels. De gedurende den verderen grootte-groei van het dier tevens toenemende omvang van het thyreoid berust uitsluitend op het grooter worden van de na de metamorphose voorhanden blaasjes.

Van een constant te gronde gaan van oude, naast permanente vorming van nieuwe follikels, waardoor dus de acini een cyclus zouden doorloopen, zooals SKLOWER meent, dat bij Rana het geval is, bleek bij Triton taeniatus nooit iets. Ook UHLENHUT (1928) nam waar, dat het aantal acini der schildklier van de gemetamorphoseerde Urodelen constant is. Hij schrijft: „In a general way the number of follicles remains unchanged during the entire life of the animal. The thyroid gland of the spotted salamander does not grow bij multiplication of its follicles, but by an increase in the size of its individual follicles."

Ik wil thans overgaan tot de beschrijving van de schildklier van

normale, geslachtsrijpe dieren. Bij Rana werd door SKLOWER aangetoond, dat het thyreoid een jaarlijkschen cyclus doorloopt; de winter zou een periode van functioneele rust zijn; tijdens den bronsttijd zou de activiteit van de schildklier langzamerhand toenemen, om nà afloop van de bronst zijn jaarlijksch hoogtepunt te bereiken. Vervolgens neemt de activiteit in den názomer af en gaat geleidelijk de winterrust wederom in. Het kwam mij noodzakelijk voor na te gaan, of zich bij Triton taeniatus dergelijke verschijnselen voordoen en dit bleek inderdaad het geval te zijn. Willen wij straks beoordeelen, in hoeverre de schildklieren van neotenische exemplaren abnormaal zijn, dan dienen wij eerst op de hoogte te zijn van de veranderingen, welke een normale schildklier van Triton taeniatus doorloopt. Aan het begin van den bronsttijd vertoont het thyreoid een beeld, dat eenigszins overeenstemt met het juist beschrevene van de winterklier van het niet geslachtsrijpe exemplaar.

Ook thans vinden wij een uit talrijke follikels van verschillende grootte opgebouwd thyreoid. Sommige follikels vertoonen sterke plooiïngen, andere zijn hoekig. De totale hoeveelheid kolloied van een dergelijke schildklier is niet zeer groot; het klierepitheel vertoont overigens geen kenteekenen van activiteit. De meeste cellen blijken zich in een rust-stadium te bevinden. De hoeveelheid granula in het cytoplasma is gering, de lengteassen van de dikwijls afgeplatte kernen liggen grootendeels evenwijdig aan den omtrek van den acinus. Ook de doorbloeding van een dergelijk rustend orgaan is maar zeer matig; enkele capillairen treft men aan in de peripherie van de schildklier; zij ontbreken tusschen de afzonderlijke acini; kortom uit alles blijkt een groote overeenkomst tusschen de schildklier van het éénjarige dier gedurende den winter en die van het geslachtsrijpe exemplaar gedurende hetzelfde jaargetijde.

Met het optreden van de bronst gaan zich nu veranderingen voordoen. Fig. 11 geeft een groote dwarscoupe weer door de schildklier van een bronstig, normaal exemplaar van Triton taeniatus, 220 × vergroot en op $\frac{2}{3}$ verkleind.

De juist beschreven verslapping van de follikels bereikt in dit stadium een maximum. De meesten zijn samengevouwen; hier en daar



Fig. 11.

Thyreoid van een normaal exemplaar van Tr. t. gedurende den bronsttijd × 220 op $\frac{2}{3}$ verkl.

raken de tegenover elkaar gelegen wanden zelfs elkander, zoodat schijnbaar twee follikels ontstaan. De figuur vertoont een tweetal celhoopjes. Vervolgt men echter de serie, waaraan deze afbeelding ontleend is, dan blijkt, dat we hier te maken hebben met zijdelings getroffen acini, zoodat celhoopjes waarin geen lumen is te onderscheiden, niet voorkomen in het thyreoid van het bronstige dier. Uit den vorm van de acini blijkt echter, dat de hoeveelheid kolloied nog veel geringer is geworden, dan in het voorafgaande stadium. Tijdens de bronst schijnt zeer veel schildklier increet te worden verbruikt; de aanwezige voorraad wordt grootendeels uitgeput. Ook de vulling van de slappe blazen is volstrekt niet meer homogeen. In sommigen vindt men zich donker kleurende brokken, omgeven door zich minder sterk kleurende substantie. De donkere kleur (gekleurd werd met haematoxyline Heidenhain + eosine) vindt men overal in de op dezelfde wijze behandelde thyreoïdea van de larven, de lichte kleur ontbreekt daar echter. Men verkrijgt den indruk alsof kolloied wordt opgelost. SKLOWER nam bij Rana iets dergelijks waar, het schijnt alsof de inhoud van de blaasjes aangevreten wordt. In sommige acini verliep dit oplossingsproces volledig;

men treft geen zich donker kleurend kolloied meer aan. Voor de metamorphose, periode van groot kolloiedverbruik, ondergaat de inhoud van de acini dezelfde veranderingen.

Typisch voor alle normaal kolloied is zijn broosheid na de praeparatuur. Hier braken dikwijls de donker gekleurde resten, reden te meer om ze als de overblijfselen van het normale increet te beschouwen. Langs de wanden der follikels treft men kleine

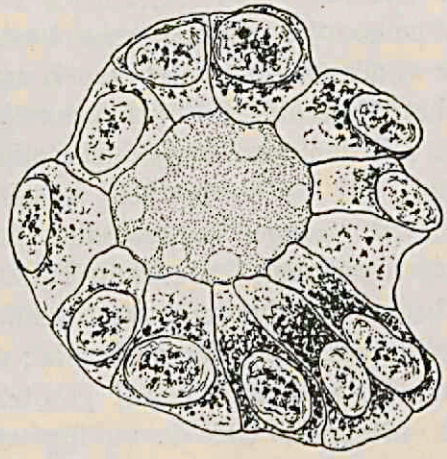


Fig. 12.
Een klierfollikeltje van het in fig. 11 afgebeelde orgaan. Beginnende hypertrophie × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

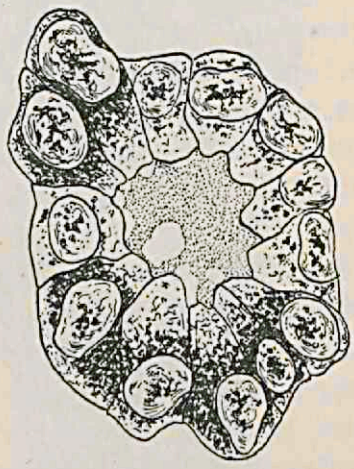


Fig. 13.
Idem als fig. 12, de hypertrophie is verder voortgeschreden × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

vacuolen aan, wat ons niet behoeft te verbazen, aangezien de klier met Bouin werd gefixeerd.

Wij zien dus, dat deze klier zijn opgezamelde secreet-hoeveelheid afstaat. Het aantal bloedcapillairen, dat men in dit thyreoid vindt, is dan ook zeer groot, niet slechts peripheer, ook tusschen de acini woekerden capillairen. Dat bij een dergelijke, rijkelijke doorbloeding, veel increet opgenomen worden kan, behoeft niet te verwonderen; verre wordt de produktie van kolloied overtroffen door de afvoer. Terzelfdertijd begint het thyreoid verschijnselen te vertoonen, die wijzen op een verhoogde kolloied produktie. Het klierepitheel begint te veranderen, het wordt hooger. Deze verhooging

is, vergeleken bij het lage epitheel van de rustende klieren, zeer sterk. Bij de winterklieren was het thyreoid epitheel slechts 8,02 μ. hoog, tijdens de bronsttijd 23,92 μ, vergeleken bij het zeer actieve epitheel van vóór de metamorphose (30,20 μ hoog) bleef het dus nog betrekkelijk laag.

In de figuren 12 en 13 werden een paar acini weergegeven van thyreoidea van bronstige dieren bij sterke vergrooting (900 ×, bij reproduktie verkleind op $\frac{2}{3}$).

In figuur 12 ziet men hoe van de meeste cellen de lengteas der basaal gelegen nuclei nog parallel aan den follikel omtrek verloopt, vergelijk met fig. 8 en 10 doet direkt de vergrooting der epitheelcellen in het oog vallen. Deze berust niet slechts op een belangrijke vermeerdering van de hoeveelheid cytoplasma, maar eveneens op vergrooting van de kernen. De meeste cellen zijn echter niet zeer rijk aan granula; drie van hen maken hierop echter een uitzondering, (rechts onder in de figuur). Deze drie cellen zijn niet alleen bijzonder hoog, ook de orientatie van hun nuclei veranderde. Bij alle drie staat de lengteas loodrecht op den follikel-omtrek, geen van drieën is bolrond. Tevens kenmerken deze drie cellen zich door hun bijzonderen rijkdom aan granula in hun plasma, vergeleken met de anderen zijn ze donker gekleurd. Deze drie cellen vertoonen het beeld van groote activiteit: daarvoor spreekt èn hun hoogte, èn hun rijkdom aan granula. Er zijn in dit thyreoid dus klierepitheelcellen die hypertrophieeren; er bestaat een begin van verhoogde functie.

Beschouwen wij vervolgens de in fig. 13 afgebeelde follikel, van een ander dier afkomstig, dan zien wij direkt, dat deze hypertrophie veel verder voortgeschreden is.

In het in fig. 12 afgebeelde follikeltje was de hoeveelheid granula-arme cellen overwegend; in den in fig. 13 weergegeven acinus zijn beide celtypen in ongeveer gelijke hoeveelheden voorhanden. Men vindt hier zeer hooge, gehypertrophieerde cellen liggen naast andere, welke dit verschijnsel nog niet vertoonen. Hierdoor wordt het geheele epitheel zeer onregelmatig.

Zien wij dus aan den eenen kant sterken afvoer van kolloied, ook

de produktie van het increet wordt verhoogd. Voorloopig is deze vermeerderde produktie echter niet in staat aan de sterke „behoefte"

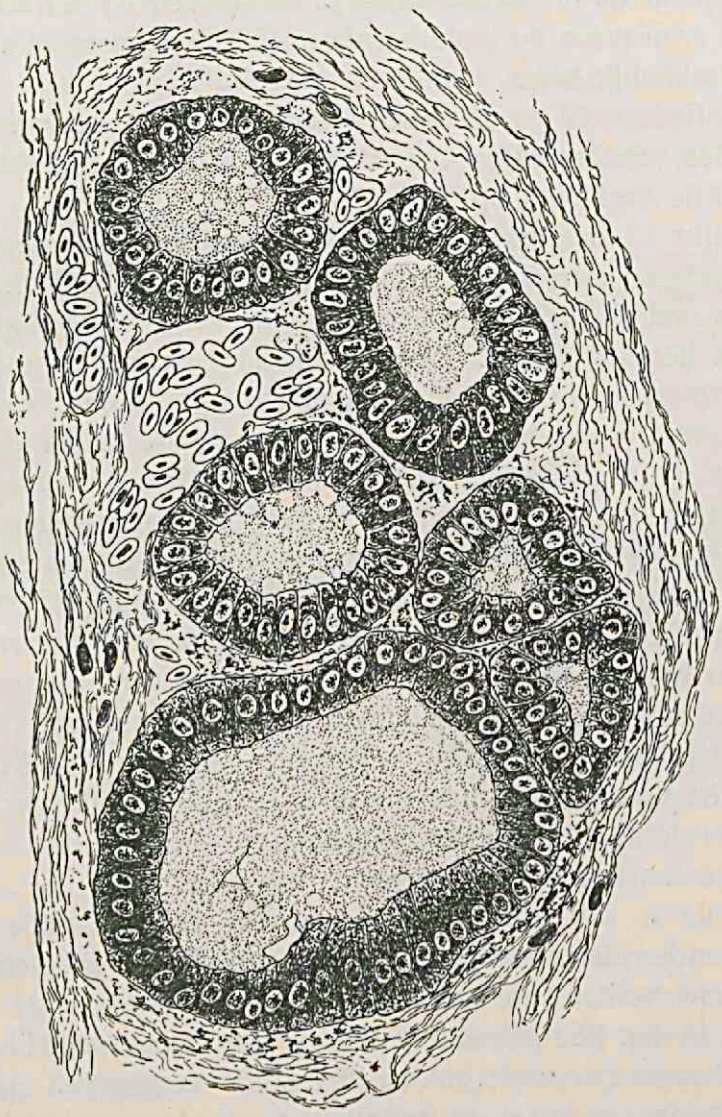


Fig. 14.

Thyreoid van een normaal exemplaar van Tr. t. gedurende den nabronsttijd. Volledige hypertrophie. Doorbloeding grootendeels beperkt tot de peripherie × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

te voldoen en een ineenplooien, van de grootendeels geledigde acini heeft plaats.

Na den bronsttijd bereikt de hypertrophie van het thyreoid haar hoogtepunt. De omvorming van de klierepitheel-cellen is dan volkomen, zoodat elke follikel door een zeer hoog epitheel omgeven wordt. Samengevouwen acini, die wij zoo algemeen tijdens de bronstperiode aantroffen, ontbreken in dit stadium (fig. 14) totaal, waardoor het voorkomen van dit thyreoid sterk verschilt van dat, wat juist beschreven werd. Vele blazen worden zelfs bolvormig, wat op een volledige vulling met increet wijst; andere daarentegen vertoonen nog scherpe hoeken. Ook in dit stadium vinden wij wederom zeer groote, naast zeer kleine follikels; waarschijnlijk zien wij primaire en secundaire acini; de groote blazen zijn afkomstig van het larvale thyreoid. In het kolloied ziet men talrijke vacuolen, waarschijnlijk ontstaan tengevolge van de formaline bevattende Bouin-fixatie. Ook komen hier en daar schrompelingen en kleine barsten in den inhoud van de blaasjes voor, wellicht tengevolge van het praepareeren. Het kolloied kleurt overal op dezelfde manier, n. l. zeer donker bruin (haematoxyline Heidenhain en van Gieson). Het lichtkleurende, misschien verdunde produkt uit de klier van de bronstige dieren is verdwenen.

Met de sterk verhoogde produktie van het increet gaat afname van de doorbloeding samen. Wel vindt men nog talrijke, zelfs nog groote, capillairen (zie fig. 14) maar zij zijn hoofdzakelijk tot de peripherie van de klier beperkt. Afnemende doorbloeding heeft in dit stadium plaats; waarschijnlijk is dus de afvoer van kolloied verminderd. Hierdoor treffen wij zulk een sterke toename van het in de klier verzamelde increet aan.

Figuur 15 geeft, bij sterke vergrooting, een gedeelte van het schildklierepitheel van dit thyreoid weer. Men ziet hier uitsluitend cylindrische kliercellen met basaal gelegen nuclei. Zeer rijk is het cytoplasma aan granula. De gemiddelde celhoogte bedraagt 30,71 μ. Vrijwel alle epitheelcellen zijn meer of minder zijdelings samengedrukt; de nuclei worden daardoor eivormig, hun lengteas staat loodrecht op den follikel-omtrek. In geen enkel ander stadium vindt

men een dergelijken rijkdom aan granula in het cytoplasma; nergens bereiken bovendien de klierepitheel-cellen een dergelijke hoogte. Zelfs de thyreoid-cellen vóór de metamorphose vertoonen minder duidelijk het beeld van zeer groote activiteit; daarentegen vermeerdert hun aantal, wat eveneens verhoogde kolloiedproduktie tengevolge heeft gedurende de allereerste stadia van de gedaanteverwisseling. Hier wordt op andere wijze voorzien in de behoefte. Vóór de metamorphose had hyperplasie plaats, na de bronst hypertrophie.

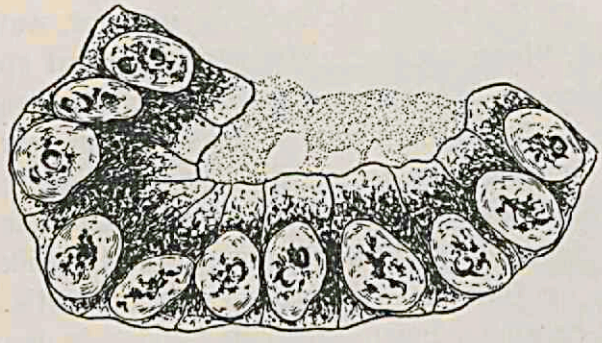


Fig. 15.

Gedeelte van een acinus van hetzelfde orgaan uit fig. 14. Gehypertrophieerd klierepitheel. × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Na de periode van hyperplasie treedt zeer spoedig reactie op; het klierepitheel wordt wederom laag en de kolloied-produktie is dan nooit groot genoeg om alle follikels volledig te vullen (fig. 7). De hypertrophie aan het einde van den bronsttijd heeft echter wel volledige vulling van de acini tengevolge; tijdens de op dit stadium volgende rustperiode neemt de aanwezige kolloiedhoeveelheid wederom af en ontstaat opnieuw het reeds beschreven kliertype van vóór den bronsttijd. Op deze manier doorloopt de schildklier van Triton taeniatus een jaarlijkschen cyclus.

Waar wij thans den geheelen levensloop van het thyreoid van de normale dieren besproken hebben, komt het mij ter verduidelijking, goed voor, de beschreven feiten in het kort, samen te vatten in een tabel. Behalve den bouw van het thyreoid, zal ik daarin tevens aangeven het ontwikkelingsstadium van het dier waarvan het orgaan afkomstig is.

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
44	Voorpooten met 4 teenen, de 4e is nog zeer klein. De achterpooten zijn nauwelijks te onderscheiden. Lengte: 10,8 mm.	De geheele klier bestaat uit een verder niet gedifferentieerde groep epitheelcellen.	Nog geen follikels.	Celgroep niet voorzien van capillairen.	1
47	Voorpooten met 4 lange teenen, het kniegewricht is juist aangeduid. Lengte: 12,4 mm.	De primaire, homogene celgroep is verdeeld in secundaire celgroepjes.	Nog geen follikels.	Celgroepen niet voorzien van capillairen	2
48	De twee middenvoorteenen voorzien van gewrichten. Twee achterteenen zijn aangeduid Lengte: 13,0 mm.	Follikel vorming. Laag klierepitheel. Plasma van de kliercellen voorzien van weinig granula	De gevormde follikels gevuld met een druppel kolloied en bolrond.	Enkele kleine vaten in de peripherie van de klier.	3
51	De achterpooten zijn voorzien van drie teenen. Lengte 14,2 mm.	Follikels omgeven door een regelmatig, kubisch epitheel. Cellen veel hooger dan in het	Alle follikels geheel met kolloied gevuld en bolrond.	Spaarzame capillairen in de peripherie van het orgaan	4

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
		vorige stadium, sommigen zijdelings samengedrukt. Plasma rijker aan granula.			
52	Groote kieuwen en een hooge rugvin. Vóór vier teenen, achter vier- en een zeer kleine teen. Lengte: 18.0 m.m.	De follikels zijn in de grootte gegroeid, hun aantal bleef hetzelfde. Het epitheel is kubisch en regelmatig. Enkele mitosen van klierepitheelcellen.	De vulling is niet meer geheel volledig. Sommige blaasjes zijn een weinig hoekig: dit wijst op afname van de kolloied hoeveelheid.	Peripheer vindt men talrijke, soms zeer groote, bloedvaten. Deze ontbreken interfolliculair. Capillairen rijkelijk voorzien van erythrocyten.	5
53	Kieuwen iets minder lang, voor 4 en achter 5 goed ontwikkelde teenen. Lengte: 20 m.m.	Klierepitheel onregelmatig; proliferaties. Mitosen talrijker. Over het algemeen werden de kliercellen een weinig hooger. Er ontstaan nieuwe follikels.	Vulling der acini slecht, sommige zijn samen gevouwen, andere hoekig en onvolledig met normaal kleurend increet gevuld.	Alle follikels worden omgeven door wijde, rijk van erythrocyten voorziene, bloedsinus; het geheele orgaan o. a. hierdoor sterk vergroot.	6
54	Metamorphose. Reductie	Talrijke proliferaties van	In de blazen nog minder	De bloedvoorziening is iets	

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
	van de kieuwen, de rugvin is kleiner geworden. Lengte: 22,0 mm.	het epitheel, zeer veel mitosen. Het aantal nieuwe blaasjes is nog gering.	kolloied dan in het vorige stadium.	minder rijkelijk geworden, het geheele orgaan nam een weinig af in grootte.	
54	Kieuwspleten beginnen zich te sluiten, de rugvin is laag. Lengte: 22,0 mm.	Follikels grillig van vorm. Er ontstonden reeds talrijke nieuwe nog zeer kleine blaasjes. Daarnaast nog celhoopjes zonder lumen.	Als in het vorige stadium, de kolloied hoeveelheid is misschien iets grooter.	De bloedhoeveelheid in het orgaan nam nog iets meer af.	
55	De kieuwen zijn korte stompjes, de rugvin werd zeer klein. De achtervoeten zijn vergroot en afgeplat. Lengte: 22,0 mm.	Vorm van de acini zeer onregelmatig, sterke proliferaties. Het aantal celhoopjes zonder lumen is, in vergelijk met dat der gevormde follikels, groot. Het klierepitheel wordt lager.	De follikels zijn zeer slecht met kolloied gevuld.	De bloedvoorziening is zeer rijkelijk, alle follikels worden nog door wijde bloedvaten omgeven.	
56	De metamor-	Minder onre-	De follikels	De bloed-	7

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
	phose is geëindigd. De kieuwen zijn geheel verdwenen. De kieuwspleten zijn gesloten. De rugvin is haast niet meer te onderscheiden. Lengte: 24,0 mm.	gelmatige acini. Hun epitheel werd zeer laag, in het celplasma ontbreken haast alle granula. Nog spaarzame ongedifferentieerde celhoopjes komen voor, daarnaast talrijke kleine follikeltjes.	zijn hoekig, hun vulling is onvolledig. Ook in de zeer kleine nieuwe acini vindt men maar weinig kolloied.	voorziening is zeer sterk afgenomen en dientengevolge de omvang van de geheele klier. Tusschen de follikels treft men geen capillairen meer aan, aan de peripherie vindt men echter nog omvangrijke, goed gevulde bloedvaten.	en 8
—	Landdier gedurende den eersten winter na de metamorphose. Lengte: 42 mm.	Talrijke, ongelijk groote follikels. Het epitheel is hier en daar afgeplat en verder zeer laag. De cellen zijn ongeveer vrij van granula. Alle follikels werden grooter, hierdoor nam de geheele	De vulling van de acini is onvolledig, sommigen zijn min of meer samen gevouwen, anderen veelhoekig.	De bloed-voorziening werd zeer armoedig, hier en daar werd een capillaire, met enkele erythrocyten, getroffen.	9 en 10

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
		klier toe in omvang.			
—	Volwassen, geslachtsrijp exemplaar tijdens het begin van den bronsttijd. Lengte: 95 mm.	De blaasjes worden omgeven door een laag klierepitheel, hier en daar treft men cellen aan die hypertrophie vertoonen. De follikels werden gemiddeld grooter dan in het vorige stadium, vandaar grootte toename van het geheele orgaan	De vorm van de acini stemt ongeveer met die uit het vorige stadium overeen. Hun vulling is dus onvolledig.	De bloedvoorziening stemt, evenals de vulling van de follikels, vrijwel met het voorafgaande stadium overeen.	
—	Volwassen, geslachtsrijp exemplaar, halverwege den bronsttijd Lengte: 100 mm.	Voortgaande hypertrophie van het klierepitheel, in sommige blaasjes vindt men ongeveer de helft van de kliercellen gehypertrophieerd.	De vorm van de follikels is zeer onregelmatig, sommigen zijn samengevouwen; bolronde blaasjes ontbreken geheel. Langs de wanden der follikels slecht kleurend kol-	Rijkelijke doorbloeding, talrijke capillairen tusschen de follikels, goed gevuld met erythrocyten.	11, 12 en 13.

N. T. St.	Uitw. voork. van het dier	Thyreoid epitheel	Inhoud van de follikels	Bloed-voorziening	Fig. No.
			loied, in het centrum resteeren soms nog normaal kleurende resten. Sterke afvoer van kolloied.		
—	Volwassen, geslachtsrijp exemplaar na afloop van den bronsttijd Lengte 100 mm.	Volledige hypertrophie, men treft geen niet gehypertrophieerde cellen meer aan. Het epitheel bereikt een grooter hoogte dan in welk der voorafgaande stadia ook.	De follikels worden wederom bolrond, er heeft groote kolloied produktie plaats. De voorhanden hoeveelheid increet kleurt gelijkmatig donker. Er wordt meer kolloied gevormd dan afgevoerd.	Afnemende doorbloeding. Haast geen interfolliculaire capillairen meer, daarentegen nog goed ontwikkelde peripheer gelegen vaten. Resten van atrophieerende bloedvaten tusschen de follikels.	14 en 15

Het laatste stadium gaat wederom langzamerhand over in de klier van vóór den bronsttijd etc.

Door sommige auteurs, o. a. door VERSLUYS, wordt de afwijkende schildklier van de Urodelen vergeleken met pathologische thyreoidea van den mensch. Hyperplasie treedt hier echter nooit op zonder voorafgaande hypertrophie (GRAHAM). Dit is o.a. het geval, voordat een „colloid goiter" ontstaat; de ontwikkeling van een dergelijk afwijkend thyreoid laat zich niet zonder meer vergelijken

met de hier beschreven, onafhankelijk van elkaar verloopende, hyperplasie en hypertrophie. Wel vertoont de „colloid goiter" eenige gelijkenis met de schildklier van een volwassen, normaal exemplaar van Triton taeniatus, die immers ook een periode van hyperplasie doormaakte. Over het ontstaan van de „colloid goiter" schrijft GRAHAM: „In the reversion from hyperplasia or hypertrophy to the colloid or resting state, the gland generally decreases in size, becomes firmer, its vascularity decreases, the iodin and colloid contents increase, the follicles generally remain somewhat larger and not so uniform in size and shape, as in the normal gland". Men ziet hier een onmiskenbare gelijkenis met de veranderingen, die het thyreoid van Triton taeniatus, „in the reversion from hyperplasie", dus nà de metamorphose, ondergaat. Men zou kunnen zeggen, dat deze dieren in den volwassen staat steeds een „colloid goiter" bezitten. Deze „colloid goiter" is bij den mensch een adenoom, maar bij Triton taeniatus volkomen normaal; ook de genese van beide vormingen verschilt; immers bestaat bij Triton taeniatus geen duidelijke hypertrophie.

Uit den hierboven beschreven jaarlijkschen cyclus, dien het thyreoid van Triton taeniatus doorloopt, volgt, dat beschrijvingen van één enkele schildklier van dit dier betrekkelijk waardeloos zijn, vooral indien niet is opgegeven, in welken tijd van het jaar het onderzochte individu gevangen werd. Voor een vergelijkend onderzoek der thyreoidea van verschillende soorten van Urodelen leenen dergelijke waarnemingen zich allerminst. BOLAU onderzocht de schildklieren van talrijke soorten van Amphibia; grootendeels stond hem maar één museum-exemplaar van elke species ten dienste en de tijd van het jaar, in verband met den bronsttijd van de onderzochte exemplaren, wordt nergens door BOLAU aangegeven. De door hem beschreven onderlinge verschillen in den histologischen bouw der thyreoidea van de Amphibiën kunnen berusten op werkelijke verschillen, evengoed echter maar schijnbaar bestaan en in werkelijkheid het gevolg zijn van het stadium, waarin zijn dieren werden onderzocht. Wat Triton taeniatus betreft, zoo schijnt genoemde auteur een exemplaar vóór den bronsttijd onderzocht te

hebben, vooral omdat hij de dikwijls onvolledige vulling van de acini beschrijft. Dat BOLAU's onderzoek, nu men de variabiliteit van de thyreoidea der Urodelen kent, véél van zijn waarde, zoo niet alle waarde heeft verloren, is duidelijk.

Aangezien de grootte van de blaasjes, benevens de doorbloeding van de schildklier, aan wisselingen onderhevig zijn, spreekt het vanzelf, dat de totale afmetingen van deze klieren, indien men ze in hun geheel beschouwt, eveneens varieeren. Hieruit volgt, dat géén vaste verhouding tusschen lichaamsgrootte en thyreoidomvang bestaat.

De poging van VERSLUYS om met behulp van een „index" een vaste verhouding tusschen de afmetingen van de dieren en van hun thyreoidea weer te geven, moet dan ook als zeer ongelukkig worden beschouwd.

VERSLUYS mat den inhoud van het zesvlak, dat het thyreoid omsluit, en vervolgens dien van het zesvlak, dat om het lichaam van het dier zonder de staart geconstrueerd kan worden. Vervolgens deelde hij de gevonden waarde van den inhoud van het laatstgenoemde zesvlak op die van het eerstgenoemde. De op deze manier verkregen breuk was de index.

De teller van deze breuk, n. l. de inhoud van het, de schildklier omsluitend zesvlak, is niet constant; de noemer, bij volwassen dieren althans, wel. Neemt men het jaargetijde, waarin de metingen verricht worden, niet in aanmerking, dan spreekt het vanzelf, dat de grootte van dezen index zeer sterk variabel zijn moet. De „winter-index" zal veel kleiner zijn dan de „zomer-index"; „voorjaars- en najaars-index" zullen gemiddelde waarden opleveren. Neemt men eventueel van een groot aantal metingen, gedurende alle seizoenen verricht, het gemiddelde, dan verkrijgt men nog een getal, welks waarde zeer aanvechtbaar is. Telkens blijkt, wanneer men schildklieren gedurende dezelfde periode meet, dat enorme verschillen in grootte voorkomen, bij volkomen overeenstemmende histologie, zoodat er geen aanleiding bestaat om de groote of de kleine organen abnormaal te noemen. WITZIG vestigde de aandacht op de fouten, die ontstaan, indien men uitsluitend mathematische ge-

middelden bestudeert, verkregen uit een serie, van onderling sterk uiteenloopende gegevens.

Het materiaal, met behulp waarvan VERSLUYS zijn „index" samenstelde, was bovendien maar heel klein; in totaal mat hij 9 schildklieren en 9 dieren, behoorende tot 3 verschillende soorten! De door hem vermelde getallen kunnen niet veel meer dan toevalsgrootheden zijn. Bovendien is het niet uitgemaakt, of verschillende soorten van Urodelen, over gemiddeld evengroote thyreoidea beschikken, en is van de jaarlijksche cycli, die hun thyreoidea doorloopen, niets bekend.

De door mij verrichte grootte-metingen aan thyreoidea, werden niet op dezelfde manier uitgevoerd, als door VERSLUYS. Het bleek, vooral indien men de hieronder te bespreken thyreoidea van neotenische-dieren en van de demi-Tritons beschouwt, dat het oppervlak van de schildklier grillig kan zijn. Construeert men om een dergelijk orgaan een zesvlak, dan vindt men veel te groote waarden. Beter leenen zich, m. i. de oppervlakken van de mediane projecties van deze organen voor een vergelijkend grootte-onderzoek. Deze projecties werden, bij 50 × vergrooting, samengesteld uit series dwarscoupes en vervolgens geplanimetreerd. Vergelijk van groote dwarsdoorsneden leerde, dat de dikte der organen ± evenredig met hun mediane oppervlak is, zoodat van het vervaardigen van plastische reconstructies kon worden afgezien. Natuurlijk ontstaan ook bij het gebruik van deze methode kleine fouten; de enorm uiteenloopende resultaten, maken deze maar van ondergeschikt belang. UHLENHUT (1928), die de grootte van een zeer groot aantal thyreoidea van een paar soorten van Amblystoma mat, gebruikte dezelfde methode; zijn resultaten waren niet minder uiteenloopend dan de mijne, en hij heeft dan ook volstrekt niet gepoogd, een vaste verhouding tusschen thyreoid-omvang en lichaamsgrootte mathematisch uit te drukken. Evenmin heeft SKLOWER veel waarde gehecht aan den totalen omvang van het thyreoid van Rana.

Aangezien VERSLUYS van hyperfunctie, of van dysfunctie, der schildklier spreekt, zoodra de index grooter, van hypofunctie, indien deze kleiner dan „normaal" is, achtte ik het van belang op

dit vraagstuk wat nader in te gaan. Stelde ik voor Triton taeniatus een dergelijken „index" vast, dan zou blijken, dat dieren, voorzien van normaal werkende thyreoidea, tot de uitzonderingen behooren. Voor de door UHLENHUT in dit opzicht onderzochte soorten van het geslacht Amblystoma geldt precies hetzelfde.

Ik laat hier de resultaten van een paar schildklier-metingen volgen:

Winterklier, gemiddelde grootte van het oppervlak der mediane projectie:	2,07 mm²	Gemiddelden uit 6 metingen.
Idem, tijdens den bronsttijd:	3,50 „	
Idem, einde bronsttijd:	6,08 „	

De sterkste variaties vindt men natuurlijk tijdens de bronst; het grootste klieroppervlak bedroeg: 4,22 mm², het kleinste 2,77 mm²; natuurlijk kan men de stadia niet scherp van elkaar scheiden.

Eenig verband tusschen functie en grootte van het thyreoid bestaat, zooals uit het lijstje volgt, wel. Het komt mij echter onjuist voor, van hyperfunctie of van hypofunctie — beiden pathologische toestanden — te spreken bij het normaal verloop van een jaarlijkschen cyclus.

Het opstellen van een „index", in den zin van VERSLUYS, is dus onmogelijk. Eenvoudige verhoudingen tusschen lichaams-grootte en thyreoid-grootte bestaan niet. Slechts in verband met den histologischen bouw, levert de grootte van het thyreoid eenige gegevens. Hierbij moet men niet vergeten, dat de gevonden waarde, behalve de orgaan-specifieke elementen, klierepitheelcellen en kolloied, ook weergeeft de ontwikkeling van de bloedcapillairen en van de zich tusschen de follikels bevindende hoeveelheid bindweefsel.

Alvorens over te gaan tot de beschrijving van de thyreoidea van de afwijkende exemplaren van Triton taeniatus, zal ik nog het een en ander mededeelen over de schildklier van Megalobatrachus maximus. Het was reeds aan die onderzoekers, welke de Japansche reuzensalamander anatomisch onderzochten, opgevallen, dat de schildklier van dit dier buitengewoon groot is. Zelf was ik in staat een exemplaar van Megalobatrachus te onderzoeken, wat afkomstig was uit de Rotterdamsche diergaarde, en dat daar meer dan tien

jaren in gevangenschap doorbracht. De lengte van dit dier bedroeg 110 cm. Nadat het geopend was, bleek, dat het hart nog klopte: de postmortale veranderingen, die de organen van dit exemplaar voor hun onderzoek ondergaan hadden, kunnen niet anders dan zeer gering zijn geweest. Het vraagstuk, of een Amphibie, waarvan het hart klopt, maar die verder geen kenteekenen van leven meer geeft, inderdaad dood is, zal ik geheel buiten beschouwing laten. Van een van dit exemplaar afkomstige schildklier ontving VERSLUYS het materiaal, wat door hem in zijn artikel: „Over de schildklieren en over de phylogenie der perennibranchiate en derotreme Salamanders" besproken werd. Het is niet juist, waar VERSLUYS schrijft met alcohol materiaal te maken te hebben gehad. De schildklier werd, zoodra deze uit het dier genomen was, gefixeerd in Zenker. Zooals reeds beschreven, maakt deze fixatie het kolloied zeer bros, daarentegen wordt het klierepitheel zelf uitstekend gefixeerd.

VERSLUYS gaf een afbeelding naar een mikrophoto van dit orgaan; deze is echter dermate onduidelijk, dat er praktisch niets uit valt op te maken, ik kan daarnaar bij mijn beschrijving van dit thyreoid dus onmogelijk verwijzen. Omdat de schildklier van Megalobatrachus maximus zeer groot is (SMIT, GODDARTH en VAN DER HOEVEN), en tevens naast kleine, uit veel zeer groote follikels is opgebouwd, heeft VERSLUYS gemeend, dat deze abnormaal was, mede omdat de „index" de normale waarde overtrof. De door VERSLUYS aangegeven broosheid van het kolloied behoeft ons in verband met de fixatie volstrekt niet te verbazen. Een stukje van deze schildklier is afgebeeld in figuur 16.

Direkt valt het enorme grootteverschil van de acini op: sommige zijn buitengewoon omvangrijk, andere bezitten nauwelijks een lumen. De vorm van de follikels is onregelmatig; de meeste zijn hoekig, andere min of meer samengevouwen. Door hun onregelmatigen vorm werden enkele follikels zijdelings getroffen, waardoor het lijkt, of het epitheel meer dan één cellaag dik is. Nauwkeurig onderzoek van een serie coupes uit deze klier bewees echter, dat hier geen sprake is van proliferaties. Wat de vulling van de blaasjes

betreft, zoo is deze moeilijk te beoordeelen; vooral het kolloied, dat de afgebeelde groote folliekel vulde, is sterk stuk gesprongen bij het snijden. De vorm van de acini echter wijst er op, dat deze niet volledig was; immers ontbreken bolronde follikels vrijwel volkomen.

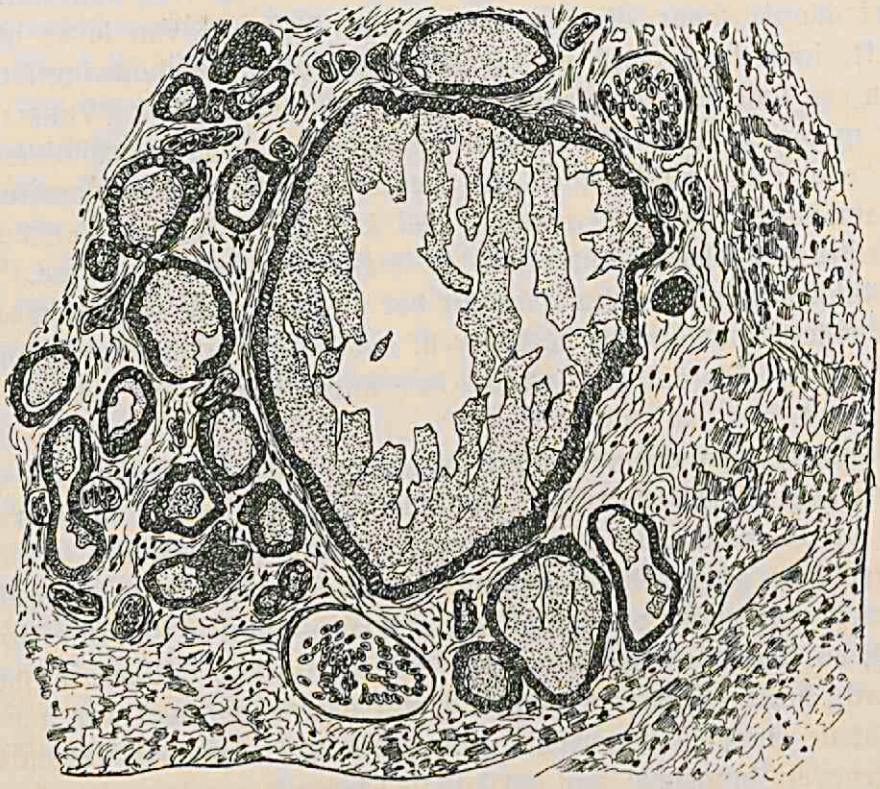


Fig. 16.

Megalobatrachus maximus, gedeelte van het thyreoid bij een vergr. van 97 ×; op $\frac{2}{3}$ verkl.

De beschrijving, die BOLAU van deze klier gaf, komt ongeveer met de mijne overeen; hij onderwierp het klierepitheel niet aan een speciaal onderzoek. Dit is echter noodzakelijk om een juist oordeel over het thyreoid te vormen. In fig. 17 is bij 900-voudige vergrooting een gedeelte van een follikelwand afgebeeld (bij reprod. op $\frac{2}{3}$ verkl.).

Het klierepitheel van dit thyreoid is zeer hoog. In het histologisch beeld valt dit niet dadelijk in het oog door den enormen omvang van de follikels. Opvallend zijn de zeer groote celkernen, die slechts door weinig cytoplasma worden omgeven. Dit zit echter vol sterk kleurende granula (na kleuring met haematoxyline-Heidenhain en eosine), zooals we die tevens aantroffen in krachtig functioneerende thyreoidea van Triton taeniatus, tijdens den nàbronsttijd. Alle kernen zijn langgerekt en hun lengteas staat loodrecht op den omtrek van de follikel, zooals steeds het geval is bij een krachtig functioneerend schildklier-epitheel. De gemiddelde hoogte der klierepitheelcellen bedraagt 33,22 μ; vergeleken bij schildklieren van Triton taeniatus is dit enorm hoog. Rechtstreeks mag men de, bij beide dieren gevonden waarden, echter niet vergelijken, aangezien bij verschillende Urodelen de gemiddelde celgrootte zeer ongelijk, en bij Megalobatrachus maximus grooter dan bij Triton taeniatus is (H. M. Smith). Over schommelingen van de hoogte van het schildklierepitheel van Megalobatrachus maximus gedurende de verschillende jaarlijksche levens-phasen is niets bekend. In analogie met het door mij bij Triton taeniatus gevondene, mag men aannemen hier met een krachtig functioneerend orgaan te maken te hebben.

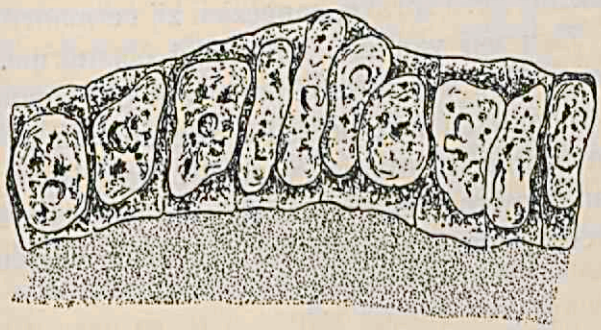


Fig. 17.

Gedeelte van een schildklierfollikelwand van Megalobatrachus maximus, × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

De doorbloeding van de door mij onderzochte klier was zeer rijkelijk; veel, met erythrocyten gevulde capillairen werden aangetroffen tusschen de acini, zooals dit tijdens de bronst bij normale exemplaren van Triton taeniatus het geval is. De hoeveelheid bindweefsel tusschen de follikels is grooter, dan ooit door mij bij Triton

taeniatus aangetroffen werd. Ook het de schildklier omgevende bindweefselkapsel is bij Megalobatrachus zeer krachtig ontwikkeld; bij Triton taeniatus blijft dit altijd zwak.

Het dier werd door mij onderzocht in de maand October van het jaar 1923. Het was een wijfje, de oviducten waren gevuld met eieren. KERBERT heeft in Artis vastgesteld, dat de bronsttijd van Megalobatrachus maximus in het najaar valt. SASAKI nam in de natuur waar, dat de herfst de bronsttijd van Megalobatrachus maximus is, en dat deze een paar maanden aanhoudt. Bij de verwante Cryptobranchus allegheniensis werd door BERTRAM G. SMITH (1907) hetzelfde waargenomen. Natuurlijk is bij deze dieren van een milieu-wisseling geen sprake, aangezien zij permanent in het water verblijven. Zien wij van dit, inderdaad belangrijke, verschil af, dan zullen wij, willen wij de schildklier van de Japansche reuzen-salamander vergelijken met hetzelfde orgaan van een normaal exemplaar van Triton taeniatus, voor die vergelijking een klier uit het einde van den bronsttijd moeten kiezen (fig. 11, 12 en 13). Ik wil in een tabelletje de karakteristika van beide klieren naast elkaar stellen:

Megalobatrachus maximus.	Triton taeniatus.
Follikels zeer ongelijk van vorm en grootte.	Idem.
Klierepitheel cylindrisch, cytoplasma rijkelijk voorzien van granula.	Idem.
Geen prolifereerend klier-epitheel.	Idem.
Talrijke bloedvaten tusschen de follikels.	Bij volledige hypertrophie, afnemende doorbloeding, vooral tusschen de follikels.
Veel bindweefsel tusschen de acini.	Weinig bindweefsel tusschen de acini.

Megalobatrachus maximus.	Triton taeniatus.
Kolloied sterk chromophyl (Haematoxyline Heidenhain + eosine).	Idem.
Een krachtig ontwikkeld bindweefselkapsel.	Bindweefselkapsel weinig ontwikkeld, individueel verschillend.

Wij treffen hier dus, wat de klier-specifieke elementen betreft, volledige overeenstemming aan. De verschillende mate van bindweefsel-ontwikkeling, benevens het voorkomen van zeer groote klierblazen, die echter verder geheel normaal gebouwd zijn, behoeven niet als orgaan-specifieke, maar kunnen als soort-specifieke eigenaardigheden worden opgevat.

Er bestaat dan ook geen aanleiding om hier, zooals VERSLUYS doet, van een struma parenchymatosum te spreken. Voor zoover men hierover naar analogie met een andere diersoort oordeelen mag, is de schildklier van Megalobatrachus maximus volkomen normaal. (In geen geval is echter sprake van een struma parenchymatosum; als men wil, zou men hier eenige overeenstemming kunnen vinden met het door ASCHOFF voortreffelijk gekarakteriseerde struma colloideum macrofolliculare non proliferans; indien men er zich maar steeds rekenschap van geeft, dat dit „struma" bij de Urodelen een volkomen normalen toestand vertegenwoordigt. Veel beter is het dus hier geen overeenstemming te zoeken met de pathologische anatomie van de menschelijke schildklier.)

Hetgeen VERSLUYS betreffende de kolloied-vulling van het thyreoid en den vorm van de klierfollikels van andere Derotremen mededeelt, verliest aan belangrijkheid, nu wij weten, dat deze eigenaardigheden geen vaste karakteristika vertegenwoordigen, maar aan schommelingen onderhevig kunnen zijn. Het aantal door hem onderzochte exemplaren was te gering om zijn verstrekkende conclusies te bewijzen.

Na deze uiteenzetting over het thyreoid van Megalobatrachus

maximus zal ik overgaan tot het beschrijven van de thyreoidea van de afwijkende exemplaren van Triton taeniatus. Daarbij zal ik beginnen met een beschrijving te geven van de schildklier van de reuzenlarve; eerst later zullen wij kunnen beoordeelen, in hoeverre dit thyreoid afwijkend is, en of het inderdaad bijzonderheden vertoont, die wijzen op zich ontwikkelende neotenie.

De reuzenlarve is, zooals reeds uitvoerig in het tweede hoofdstuk medegedeeld werd, een exemplaar van Triton taeniatus, dat niet in den nazomer metamorphoseert, maar als larve overwintert. Het uitstel van de gedaanteverwisseling, gaat niet samen met een onderbreken van den groottegroei, zoodat de reuzenlarve afmetingen bereikt, die men niet bij normale larven aantreft.



Fig. 18.
Schildklier van een reuzelarve van Triton taeniatus.
× 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Ik beschikte over één dergelijk exemplaar en was dus niet in staat de verkregen resultaten met andere dergelijke larven te vergelijken. Het werd, in de maand Januari, te Bussum gevangen. De lengte bedroeg 46 mm. Geen enkele aanduiding van een beginnende metamorphose of van naderende geslachtsrijpheid was voorhanden.

GLAESNER geeft in zijn Normentafel, de lengte van 18 m.m. op voor het begin van de gedaanteverwisseling; VON BEDRIAGA acht 34 m.m. de normale lengte, die larven van Triton taeniatus in de natuur bereiken. Figuur 18 geeft een groote dwarscoupe door de schildklier van dit exemplaar weer. Het geheele thyreoid blijkt te

bestaan uit een betrekkelijk gering aantal, regelmatig gevormde blazen. De follikels zijn niet bolrond, sommige zijn afgeplat, andere hoekig. Dit wijst op onvolledige vulling van de acini en is dus anders, dan wij aantroffen bij de normale larven, waar alle blaasjes steeds bolrond waren. Het aantal schildklier-follikels komt overeen met dat, wat wij bij de normale larven aantroffen; echter is elke follikel sterk vergroot, waardoor tevens de geheele klier toenam in omvang. Het feit, dat wij in dit thyreoid geen vermeerdering van het aantal blaasjes aantreffen, wijst er op, dat gedurende de ontwikkeling van het orgaan *geen hyperplasie* heeft plaats gehad. Grootte-groei van schildklierblaasjes komt bij elke normale larve van Triton taeniatus voor; deze wordt onder normale omstandigheden onderbroken door de aan de gedaanteverwisseling voorafgaande hyperplasie. Waar deze bij dit dier ontbrak, ging de grootte-toename van de thyreoid-follikels ongestoord verder; wij mogen de relatief groote blazen, die wij bij de reuzenlarve vinden, dus niet abnormaal noemen. Het oppervlak der mediane projectie van deze schildklier bedroeg: 2,36 mm².

Het klierepitheel (zie fig. 19), dat de acini omgeeft, is lager dan bij normale larven het geval was. De gemiddelde celhoogte bedroeg 12,22 μ, bij normale larven, vóór de eerste sporen van hyperplasie duidelijk werden: 20,30 μ. Bij langgerekte kernen vindt men de lengteas meestal evenwijdig aan den follikel-omtrek, dus eveneens verschillend van de krachtig functioneerende, normale, larvale schildklierepitheelien. Het cytoplasma van de klierepitheelcellen is arm aan granula. Wij zien hier dus wederom het beeld van een winterklier, wat

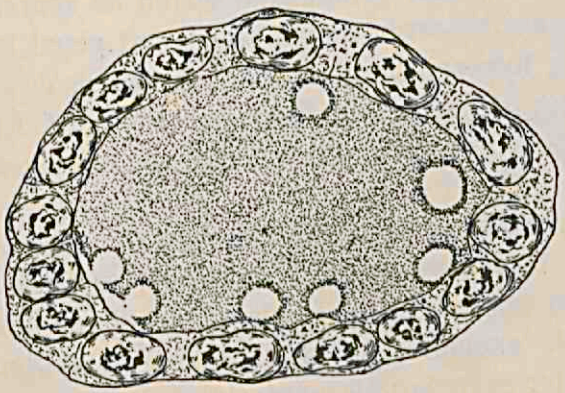


Fig. 19.
Schildklier follikeltje van het in fig. 18 afgebeelde orgaan, 900 ×, op $\frac{2}{3}$ verkl.

het schildklierepitheel betreft (vgl. fig. 9). Atrophie van dit weefsel, vinden wij niet, uitgezonderd op eenige plaatsen, waar twee follikels aan elkaar grenzen, en de wederzijdsche druk van de steeds zwellende acini het schildklierepitheel plaatselijk schijnt te hebben vernield. Hetzelfde verschijnsel troffen wij ook aan bij volwassen normale dieren.

Aangezien het onderzochte exemplaar midden in den winter werd gevangen, behoeft het ons niet te verbazen, hier een schildklierepitheel aan te treffen in een stadium van functioneele rust. De reuzenlarve bezit een *absoluut larvaal thyreoid*: uitsluitend in verband met de grootte van de geheele klier, zijn ook de follikels, in overeenstemming daarmede, in omvang toegenomen, zooals ook steeds bij normale larven gebeurt.

De doorbloeding van de door mij onderzochte schildklier van een reuzenlarve, geeft geen aanleiding tot bijzondere opmerkingen. Zooals in alle larvale schildklieren, is deze pover. In de figuur ziet men een kleine, peripheer gelegen capillaire; deze komen in het geheel niet tusschen de follikels voor. Overigens zijn niet uitsluitend larvale thyreoidea bloedarm, maar tevens alle winterklieren.

Had in dit geval hyperplasie plaats gehad, dan waren de sporen daarvan, zooals bij gemetamorphoseerde dieren steeds het geval is, zichtbaar gebleven. Maar de hyperplasie bleef hier uit, tevens de er op volgende metamorphose; de structuur van het thyreoid der reuzenlarve levert dus het bewijs er voor, dat beide processen nauw verbonden zijn.

Het eenige punt van verschil dat de schildklier van de reuzenlarve met die van gewone larven vertoont, is het lage, rustende, klierepitheel. Dit treft men zoowel bij normale winterdieren als bij pas gemetamorphoseerde exemplaren aan. Wij mogen echter niet vergeten, dat normaliter geen larvale winterklieren ontstaan, aangezien vóórdien de gedaanteverwisseling reeds volbracht is. Evenals bij de gemetamorphoseerde soortgenooten bevindt zich bij de reuzenlarven het thyreoid in een periode van functioneele rust, gedurende het koude jaargetijde.

Ik zal thans overgaan tot het beschrijven van de schildklier van

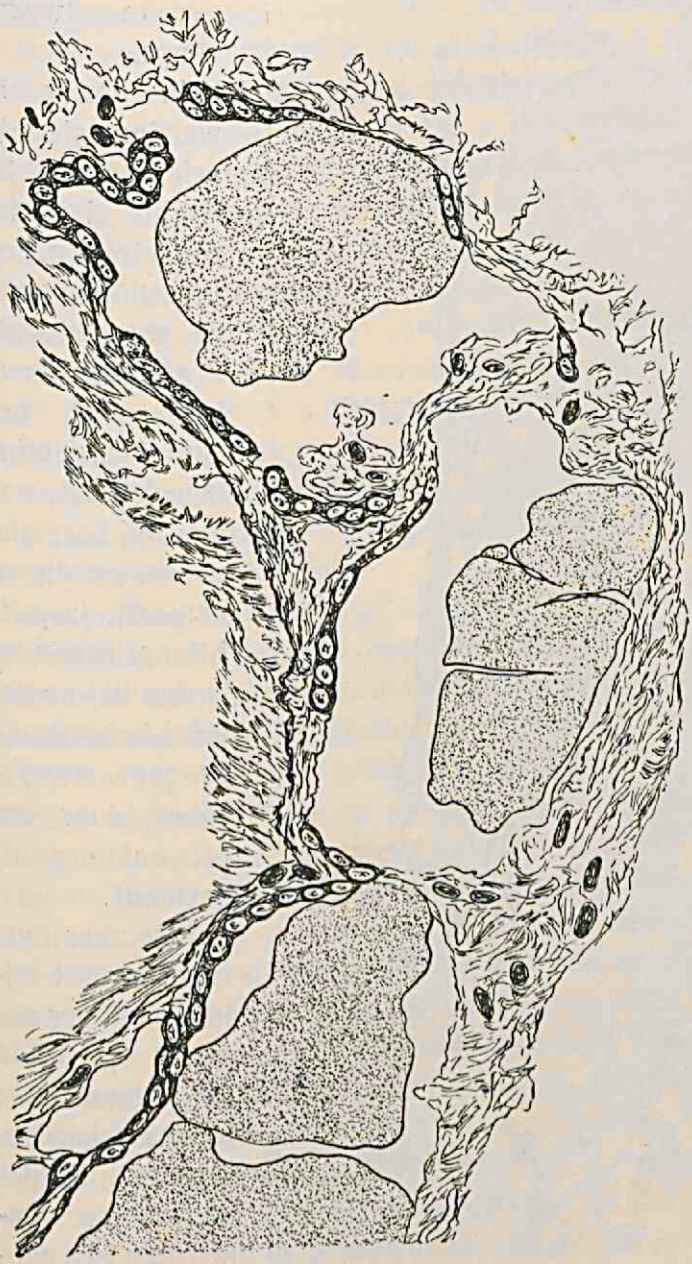


Fig. 20.

Zomer-schildklier van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus. 220 ×, op ⅔ verkl.

de neotenische dieren. Daarbij zal blijken, dat dit orgaan zeer sterk afwijkt van dat der reuzenlarve.

In de figuren 20 en 21 zijn coupes door dergelijke „neotenische" schildklieren weergegeven, zooals ik in het vervolg, kortheidshalve, deze afwijkende organen noemen zal. Zij zijn afkomstig van twee verschillende exemplaren. Het blijkt reeds dadelijk, dat de geheele klier niet alleen vergroot is, maar dat het geheele orgaan is samengesteld, uit weinig, buitengewoon omvangrijke follikels. Beide figuren geven maar een gedeelte weer, van een



Fig. 21.

Winter-schildklier van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus. 220 ×, op ⅔ verkl.

groote dwarscoupe.

In figuur 19 werden slechts drie, in fig. 20 slechts vier blazen getroffen. Een vergelijking met de voorafgaande afbeeldingen leert, dat het aantal verre blijft beneden dat, wat men bij normale, volwassen dieren aantreft, ja zelfs belangrijk minder is dan het aantal acini, hetwelk een groote dwarscoupe door een larvaal orgaan vertoont.

Dit zeer geringe aantal follikels wijst er ons direkt op, dat in dit orgaan nooit hyperplasie is opgetreden. Eerder kan men hier denken aan een confluatie van oorspronkelijke follikels, zooals die

door JENSEN (1921) voor de schildklier van de axolotl en door ADLER voor het thyreoid van Rana werd beschreven. Het zal in het vervolg blijken, dat een dergelijke confluatie hoogst waarschijnlijk niet plaats had, evenmin als in een normaal orgaan. Vooreerst zij slechts opgemerkt, dat geen enkele onderzochte coupe (er werden 10 series onderzocht) dit confluatieproces vertoont; evenmin was JENSEN in staat, de door hem vermoede, follikel-confluatie histologisch te demonstreeren. Bij zijn temperatuurproeven met Anuren larven gelukte dit evenwel aan ADLER. Eerst bij het bespreken van de regeneratie van de abnormale schildklieren, samengaande met den overgang tot demi-Triton, zullen wij dit proces ook bij Triton taeniatus aantreffen.

Hyperplasie van de schildklier, noch de daarmede samenhangende metamorphose traden bij de neotenische exemplaren van Triton taeniatus op.

De vulling met kolloied van de zeer groote blazen, waaruit de neotenische schildklier is opgebouwd, is goed. Bij het beschouwen van de figuren dient men in aanmerking te nemen, dat fig. 19 ontleend is aan een met Zenker gefixeerd praeparaat, wat de sterke schrompeling van den follikel-inhoud verklaart. De acini zelf zijn echter afgerond, wat op oorspronkelijk volledige vulling wijst. Bovendien vertoont de figuur duidelijk de broosheid van den inhoud van de acini. Ook de kleurbaarheid van den aanwezigen, enormen kolloied-voorraad is niet noemenswaard verschillend van die, welke men in normale klieren aantreft (gekleurd werd met haematoxyline Heidenhain + eosine of van Gieson). JENSEN vond bij de axolotl een sterk verminderde affiniteit van het kolloied voor eosine.

In sommige stadia (bronsttijd) treedt die ook op bij klieren, van normale dieren afkomstig. In ieder geval zijn de kleurverschillen, die men bij het neotenisch thyreoid ziet optreden, veel geringer dan die, welke men aantreft bij menschelijke struma (APERT). Van metachromie is hier geen sprake; hoogstens is de affiniteit van het klierprodukt voor eosine en fuchsine iets verminderd. De in fig. 20 afgebeelde klier werd gefixeerd met Bouin, wat een sterke schrompeling van het kolloied voorkomt. Hoewel we hier wederom den min

of meer afgeronden follikel-omtrek aantreffen, is toch van een volledige vulling van de acini geen sprake. De voorhanden, eveneens ± normaal kleurende kolloied-druppels, zijn hier niet scherp omgrensd; misschien hebben wij hier te maken met een vloeibaar worden van het increet. Men ziet duidelijk in deze figuur, hoe de acini elkaar samen kunnen drukken, een gevolg natuurlijk van de buitengewone toename van hun volume.

Sterke wijzigingen onderging het schildklier-epitheel. Bij alle normale dieren, uitgezonderd tijdens de periode van hyperplasie, was het één cel dik en omgaf het regelmatig de follikels. De hoogte van de kliercellen was variabel en leverde een beeld van hun activiteit. Bij de neotenische klier zien wij atrophie optreden. Niet alleen werden de epitheelcellen zeer laag, hier en daar ontbreken zij zelfs totaal; de continuïteit ging verloren. Zelfs treft men follikels aan, waar het klierepitheel grootendeels te gronde ging. Beschouwen wij vooreerst de resten, die nog voorhanden zijn. De regelmaat, steeds zoo typisch voor rustend thyreoid-epitheel, ging verloren; naast nog betrekkelijk in goede conditie verkeerende cellen vindt men andere, die zeer duidelijk atrophie vertoonen; zij zijn zeer sterk afgeplat; in hun kernen ging de structuur gedeeltelijk verloren, zoodat men hier en daar stukken chromatine aantreft. In enkele cellen is de kernmembraan niet meer te onderscheiden (fig. 22).

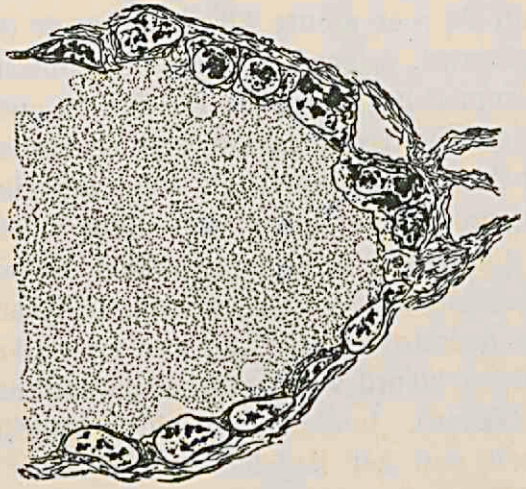


Fig. 22.

Atrophieerend schildklierepitheel van een „neotenische" schildklier van Triton taeniatus, × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

De gemiddelde hoogte van de neotenische schildklierepitheelcellen, bedraagt slechts 6.81 μ, maar is, in verband met den wisse-

lenden graad van atrophie van die cellen, zeer sterk variabel. In geen enkele klier vindt men een dergelijke geringe gemiddelde hoogte van de cellen van het schildklierepitheel. Merkwaardig is verder, dat tusschen de, in normale klieren steeds volledig aaneensluitende kliercellen, bij de neotenische thyreoidea hier en daar bindweefsel woekert, waardoor zij onderling gescheiden worden. Fig 21 vertoont dit duidelijk, fig. 19 en 20 laten zien, hoe hier en daar, waar het follikel-epitheel totaal te gronde ging, bindweefsel binnendrong in het follikellumen. Zelfs niet als membraan bleef hier het epitheel bewaard, het verdween totaal.

Ongetwijfeld is de functie van het hier beschreven klier-epitheel ernstig gestoord. Het schijnt, dat de storing in de eerste plaats de kolloied-afgifte betreft; vervolgens is het waarschijnlijk, dat ook de produktie ophoudt. De „tot barstens toe" gevulde acini, kunnen natuurlijk niet ontstaan bij voortdurende increet-afgifte aan het bloed. In verband met dit punt is de bloedvoorziening van de neotenische schildklieren eveneens van belang. Deze is maar zeer pover. Kleine, bloedarme capillairen treft men maar bij uitzondering, en dan uitsluitend peripheer gelegen, aan. Het spreekt wel haast vanzelf, dat men tusschen de zeer sterk gezwollen follikels maar heel weinig of geen bindweefsel vindt. Opzettelijk worden door mij twee afbeeldingen van neotenische klieren gegeven.

Figuur 20 werd ontleend aan een praeparaat van een klier uit den nà-bronsttijd (vgl. fig. 14). In dit stadium vertoonen normale schildklieren van Triton taeniatus volledige hypertrophie. Daarvan is bij de neotenische thyreoidea niets te bespeuren. Ook de nog rijkelijke doorbloeding van de schildklier van het normale dier na afloop van de bronst ontbreekt bij het neotenische exemplaar.

Fig. 21 werd door mij vervaardigd naar een praeparaat, van een in den winter gevangen neotenisch dier (vgl. fig. 9 en 11). Vergelijking van beide figuren leert, dat bij de neotenische dieren gedurende den jaarlijkschen cyclus geen veranderingen in de structuur van het thyreoid optreden; er bestaat geen jaarlijksche periode van hypertrophie. In verband hiermede schijnt het, dat de schildklier van de neotenische exemplaren geen belangrijke rol speelt, de orgaan-speci-

fieke elementen, de klierepitheel-cellen dus, zijn grootendeels geatrophieerd. In het vierde hoofdstuk zal ik het belang van het ontbreken van een jaarlijkschen cyclus van de schildklier der neotenische dieren nader bespreken.

Nooit vond ik een schildklier van een neotenisch dier, waarbij het thyreoidepitheel geheel en al te gronde was gegaan. Aangezien uit bestaande schildklierepitheliën nieuwe follikels kunnen ontstaan, zooals geschiedt bij de aan de metamorphose voorafgaande hyperplasie, is dit feit belangrijk. Zoolang resten van schildklierepitheel voorhanden zijn, blijft de mogelijkheid tot regeneratie bestaan. Hieruit volgt wederom, dat de potentie om de gedaanteverwisseling te voltooien bij neotenische dieren van deze epitheelresten afhankelijk is. Ik zal straks de veranderingen, die de schildklier ondergaat bij het ontstaan van de demi Tritons, beschrijven; eerst zal ik trachten het ontstaan van de gedegenereerde neotenische schildklier te verklaren.

Het bleek, dat de, uit eieren van neotenische ouders ontwikkelde larven, niet alleen langzaam groeiden, zooals ik in het voorafgaande hoofdstuk reeds beschreef, maar tevens, dat dergelijke larven geen normale schildklieren bezitten. Hoewel wij reeds zagen, dat deze larven nooit opgroeiden tot neotenische exemplaren, vertoont hun thyreoid afwijkingen, die een duidelijk verband verraden met de juist beschreven „neotenische" klier.

Er werden door mij vijf dergelijke larven onderzocht; hun lengte bedroeg: 9; 10,5; 12; 18 en 26 mm. Het laatste dier was 10 maanden oud en het zou, indien het zich normaal ontwikkeld had, ongeveer 45 mm. lang hebben moeten zijn, en natuurlijk reeds lang gemetamorphoseerd. (Exemplaren van een contrôle-cultuur bereikten deze lengte).

Reeds de differentiatie in secundaire celgroepen van het oorspronkelijke hoopje thyreoid-cellen schijnt hier abnormaal te verloopen. Wij zagen, dat in het normale geval het aantal secundaire celgroepen overeenkomt met het aantal larvale follikels. Bij de „neotenische" larven was het aantal secundaire celgroepen steeds abnormaal klein. Het gevolg hiervan is, dat deze larven ook altijd

over zeer weinig acini beschikken. Ook bij de neotenische dieren, troffen wij een bijzonder gering aantal follikels aan.

Fig. 23 geeft een groote dwarscoupe weer door de schildklier van een „neotenische" larve lang 9 mm. Normale larven, die even lang zijn, bezitten een nog ongedifferentieerd thyreoid; hier is reeds follikel-vorming opgetreden. Dit proces verliep echter niet normaal. Links op de figuur ziet men een acinus, die niet volkomen gesloten is; desniettegenstaande is increet aanwezig. Iets dergelijks vond ik nooit bij normale larven. Bovendien vinden wij, naast gedifferentieerde follikels, onregelmatig verdeelde cellen; deze komen ook nog voor in oudere stadia. Het increet, in zeer geringe hoeveelheid in de follikels aanwezig, is niet normaal. Steeds wordt het als een homogene massa aangetroffen, hier is het korrelig. Het kleurt zich bovendien abnormaal sterk (met eosine).



Fig. 23.

Schildklier van een larve van Triton taeniatus, lang 9 m.. afkomstig van neotenische ouders. × 900 op $\frac{2}{3}$ verkl.

De klierepitheel-cellen zelf zijn in dit stadium maar weinig actief, getuige het geringe aantal in het cytoplasma aanwezige granula. De orientatie van de meestal gerekte nuclei komt met die van normale larvale thyreoidea overeen; de lengteas staat loodrecht op den omtrek van den acinus. De gemiddelde hoogte van de kliercellen bedraagt in dit stadium: 15,72 μ.

Bij een 10,5 mm. lange „neotenische larve" was de follikeldifferentiatie minder ver voortgeschreden dan bij de hierboven beschreven klier. Slechts zeer vage aanduidingen, van de lumina der follikels, zijn voorhanden. Het klierepitheel komt met dat van het vorige stadium overeen; het aantal blaasjes in wording tevens. In beide klieren vond ik geen capillairen; dit is typisch voor elke lar-

vale schildklier. Het epitheel was gemiddeld 17,56 μ hoog. Merkwaardig is, dat wij, de lengte der dieren in aanmerking nemende, bij de neotenische larven een vervroegde thyreoid-differentiatie aantreffen; beschouwen wij daarentegen den ouderdom van deze dieren, dan is die differentiatie sterk vertraagd.

Het exemplaar, dat bij een lengte van 12 mm. werd gefixeerd, bezat een lager klierepitheel, dan de dieren uit de voorafgaande stadia, de gemiddelde hoogte bedroeg slechts 11,52 μ. Deze waarde komt ongeveer overeen met die, welke wij bij de reuzenlarve vonden (12,22 μ). Dit exemplaar werd in September gefixeerd, de schildklier-epitheelcellen verkregen reeds het karakter, dat men bij alle winterklieren aantreft; zij werden laag en de lengteas van hun nuclei ligt evenwijdig aan den follikel-omtrek. Gedurende den zomer is echter nog maar heel weinig kolloied ontstaan. De weinige voorhanden blaasjes zijn zeer klein, enkele bezitten nog nauwelijks een lumen. Eigenaardig is, dat in deze schildklier de doorbloeding iets rijkelijker werd, dan in de voorafgaande stadia. Wel is waar liggen de capillairen uitsluitend peripheer, anders dus dan bij de hyperplasie. Ook zijn zij klein. Hier komt het echter volstrekt niet tot hyperplasie; de voorhanden kolloied-voorraad, dus tevens de increet-afvoer, is maar gering. Metamorphose treedt, vóór den winter, bij de neotenische larven dan ook niet op.

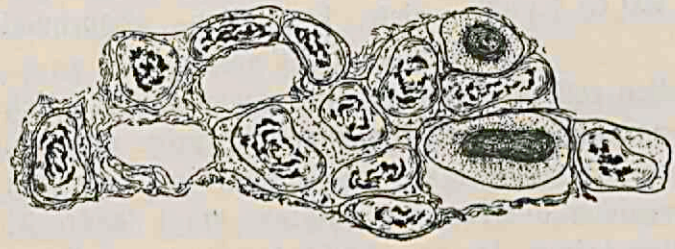


Fig. 24.

Periphere coupe door de schildklier van een larve van Triton taeniatus, lang 12 m.m; afkomstig van neotenische ouders. Peripheer capillairen net. × 900; op $\frac{2}{3}$ verkl.

Figuur 24 geeft een periphere dwarscoupe door dit orgaan weer, waarop men natuurlijk geen follikels kan herkennen. Duidelijk ziet men het de klier omspinnende capillairennet. Bij de nog oudere larve, die een lengte van 18 mm. had bereikt en die in de maand

October gefixeerd werd, was de follikelvorming, ongeveer volledig verloopen. Nog slechts een paar celhoopjes, zonder lumen, werden in deze klier door mij gevonden. Men vindt twee follikels afgebeeld in fig. 25. Men ziet, dat de acini slechts uit betrekkelijk weinig epitheelcellen zijn opgebouwd, overigens zijn ze normaal. Ook hun inhoud wijkt niet af van dien, welken ik bij normale larven vond; het kolloied is homogeen en normaal kleurbaar. De vorm van de klierepitheel-cellen komt overeen met die, welke steeds in winterklieren aangetroffen werd; hun gemiddelde hoogte bedraagt: 14,04 μ. Evenwel bleef de geheele klier, de afmetingen van het dier in aanmerking nemende, zeer klein; het gering aantal acini, benevens de kleinheid van de follikels, is hiervan de oorzaak.

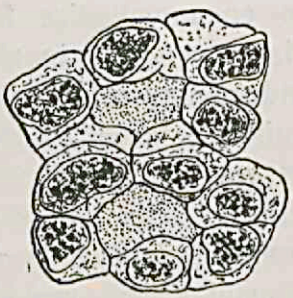


Fig. 25.

Twee schildklierfollikels uit het thyreoid van een larve van Triton taeniatus lang 18 mm. en afkomstig van neotenische ouders. × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Vervolgens heeft grootte-groei van de acini plaats. Bij de 26 mm. lange larve, gefixeerd in de maand Januari, zijn reeds betrekkelijk omvangrijke klierblazen, ontstaan. Maar tevens vertoont het follikel-epitheel veranderingen, die doen denken aan die, welke de schildklieren van de neotenische dieren kenmerken.

Het groote verschil, dat bestaat tusschen de schildklier van een „neotenische" en van een normale larve, blijkt uit vergelijking van de figuren 26 en 9. Beiden zijn afkomstig van 10 maanden oude dieren, die op hetzelfde tijdstip gefixeerd werden.

Fig. 26 geeft het beeld van de schildklier van een „neotenische" larve en fig. 9 van een exemplaar uit de contrôlecultuur. De schildklier van de neotenische larve bestaat maar uit enkele blaasjes; daarnaast bleven niet tot acini gedifferentieerde celhoopjes bewaard; nooit kwam het dus tot een volledige follikelvorming. De acini, die ontstonden, vertoonen, de eene sterker dan de andere, *atrophie* van hun klierepitheel. Wij

vinden hier, naast sterke afplatting van talrijke epitheel-cellen, een gedeeltelijk geheel en al te gronde gaan van die cellen. Ook de voor de neotenische klieren beschreven woekering van het bindweefsel treedt hier op.

Merkwaardig is, dat deze schildklier niet rijk is aan kolloied; dit is bij „neotenische" thyreoidea steeds het geval. Wij vinden dus in dezelfde klier elementen, die zich differentieerden op de voor neotenische dieren karakteristieke wijze en totaal ongedifferentieerde kliercelhoopjes naast elkaar.

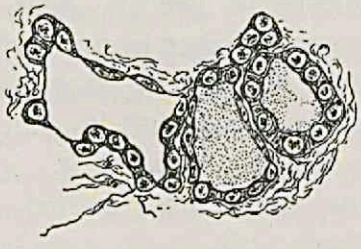


Fig. 26.

Schildklier van een 10 maanden oude larve van Triton taeniatus, afkomstig van neotenische ouders. Gedeeltelijk atrophieerend follikel epitheel. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Langzame en onvolledige follikeldifferentiatie vond ik in al de door mij onderzochte schildklieren van „neotenische" larven. Zonder uitzondering was het aantal voorhanden follikels, zelfs al rekent men nog ongedifferentieerde celgroepen tot acini hierbij, veel kleiner dan door mij ooit bij normale larven aangetroffen werd.

Naar de beschrijving van JENSEN, (1921) vertoont ook de schildklier van jonge axolotls de neiging om te atrophieeren. Hier zou de atrophie van het schildklierepitheel zelfs zoo ver gaan, dat confluatie van de follikels er op volgt. Dit schijnt nooit bij Triton taeniatus het geval te zijn: geen enkel praeparaat vertoonde een dergelijke samenvloeiïng en het aantal follikels was in elke onderzochte klier ongeveer even groot.

In verband met de bij hun larven waargenomen feiten, valt het nu niet moeilijk meer om ons een beeld te vormen van het ontstaan van de schildklier der neotenische exemplaren.

Vooreerst wordt het geringe aantal follikels, waaruit dit orgaan is samengesteld, duidelijk; van de oorspronkelijke follikel-differentiatie af aan was het aantal acini abnormaal gering. Hyperplasie bleef steeds achterwege, waardoor ook nooit vermeerdering van het

aantal acini plaats had. Constant gebrekkige doorbloeding en bovendien een neiging van het follikel-epitheel om te atrophieeren, had storing van den kolloied-afvoer tengevolge. Daarnaast schijnt de produktie nog langer voort te duren, van daar de sterk gevulde blazen. Belangrijk is het feit, dat de larven van neotenische dieren thyreoïdea bezitten, die *gepredisponeerd zijn om zich tot neotenische schildklieren te ontwikkelen.*

In zijn verhandeling „Over de schildklieren en over de phylogenie der perennibranchiate en derotreme salamanders" beschreef VERSLUYS het thyreoid van de axolotl en kwam daarbij tot dezelfde resultaten als JENSEN (1921). Dit orgaan komt geheel overeen met dat van de neotenische exemplaren van Triton taeniatus. Eenige overeenkomst met de schildklier van de derotreme salamanders bestaat niet. Ik beschreef reeds het thyreoid van Megalobatrachus maximus. Dit was direkt vergelijkbaar met de schildklier van een normalen, gemetamorphoseerden Triton. Hetthyreoid van de perennibranchiate salamanders verschilt van dat der Derotremen met uitzondering van de schildklier van Siren lacertilia. BOLAU koos het thyreoid van Proteus anguineus als voorbeeld van een Urodelen schildklier. Daarbij viel hem vooral de zeer regelmatige bouw van dit orgaan op. Het is klein, maar bestaat uit welgevormde follikeltjes, die van ongeveer gelijke grootte zijn. Ook het klierepitheel omgeeft de acini regelmatig, en is overal even dik. De beschrijving, die SWINGLE (1922) van deze schildklier gaf, komt goed met die van BOLAU overeen.

Onmiskenbaar bezit het thyreoid van Proteus anguineus alle kenmerken van de larvale schildklieren. Opvallend is alleen zijn kleinheid, die VERSLUYS vermoeden deed, dat hier hypofunctie opgetreden was. Pathologische afwijkingen vertoont het ons hier interesseerende orgaan echter niet, wat een abnormaal functioneeren niet waarschijnlijk maakt. Of het bovendien juist is, in een normaal dier het bestaan van een abnormaal functioneerend orgaan aan te nemen, staat te bezien. Niet uitsluitend Proteus anguineus, ook Typhlomolge rathbuni bezit een zeer klein thyreoid. SWINGLE (1922) was zelfs niet in staat, de schildklier te vinden bij enkele

door hem onderzochte exemplaren van dit merkwaardige dier. De thyreoidea van Necturus: ....„are quite small but are perfectly formed and contain much colloid." (SWINGLE, 1922). Siren bezit een schildklier, welke in bouw overeenstemt met die der derotreme salamanders (VERSLUYS 1924).

Geen van de perennibranchiate Urodelen bezit dus een schildklier, welke karakteristika bezit, die bij neotenische salamanders gevonden worden, en die: „un état franchement pathologique" (JENSEN, 1920) vertoonen. De neotenische exemplaren zijn afwijkende dieren: het behoeft ons niet te verbazen bij hen afwijkende organen aan te treffen.

Thyreoidea van neotenische Tritonen werden maar zelden beschreven. VON EBNER onderzocht een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus en bestudeerde tevens de schildklier. Helaas was ik niet in staat VON EBNER'S artikel in handen te krijgen; slechts vond ik door VERSLUYS vermeld, dat door genoemden auteur een buitengewoon sterk (70 ×!) vergroote schildklier gevonden werd.

KUHN heeft eveneens een neotenisch exemplaar van Triton cristatus inwendig onderzocht en daarbij speciaal zijn aandacht aan den bouw van de schildklier gewijd. In het voorafgaande hoofdstuk werd KUHN'S exemplaar reeds door mij vermeld. Het vertoonde niet alle eigenaardigheden, welke de neotenische exemplaren van Triton taeniatus typeeren. De afmetingen bleven beneden die van een normalen Triton cristatus en het prachtkleed was maar weinig ontwikkeld.

Ik ontleen het volgende aan KUHNS beschrijving van de schildklier van dit dier: „Die Drüsenbläschen sind etwa nur halb so gross, jedoch ist ihre Zahl ungeheur vermehrt." Men ziet, dat dit absoluut het tegenovergestelde is, van wat door mij bij Triton taeniatus (bij 10 dieren!) werd gevonden. Uit KUHNS figuur blijkt bovendien dat het klierepitheel van de kleine blaasjes overal regelmatig is en nergens sporen van atrophie vertoont. Dit thyreoid bezit dus volstrekt niet die eigenaardigheden: follikel-vergrooting, gering aantal acini, klierepitheel-atrophie, die men zoowel bij de neotenische

exemplaren van Triton taeniatus, als bij de axolotl aantreft. De schildklier van VON EBNER's exemplaar was sterk vergroot, wat niet zelden voorkomt bij neotenische Triton taeniatus; bij KUHN's dier daarentegen abnormaal klein.

Hebben wij in het geval van KUHN met een larve te maken, met een abnormaal groot aantal primaire schildklier-follikels, maar waarbij nochthans de hyperplasie achterwege bleef? Want had deze plaatsgevonden, dan zouden wij de, voor de schildklieren van gemetamorphoseerde dieren typische, verschillend groote follikels moeten aantreffen.

Uitgesloten is het niet, dat het thyreoid van Triton cristatus zich bij het ontstaan van neotenie verschillend gedraagt van dat van Triton taeniatus; onwaarschijnlijk is dit echter wel. Want vooreerst stemmen de neotenische Triton taeniatus met de axolotl in den bouw van hun thyreoidea overeen; vervolgens kloppen KUHN's opgaven niet met die van VON EBNER en tenslotte schijnt het door KUHN onderzochte exemplaar niet typisch neotenisch te zijn geweest. Waarschijnlijk hebben wij hier te maken met een reuzenlarve, waarbij primair abnormaal veel thyreoid-follikels werden gevormd.

Tenslotte wil ik over de afmetingen van de schildklieren van de neotenische dieren nog het een en ander mededeelen. VERSLUYS sprak over „kropvorming" bij neotenische dieren en meende, dat bij hen steeds een belangrijke vergrooting van de schildklier optreedt. De opgaven van VON EBNER, die, zooals reeds medegedeeld werd, bij een neotenisch exemplaar van Triton cristatus een schildklier vond, welke 70 × zoo groot was als die van een normaal exemplaar, versterkten hem in deze meening.

Algemeen treedt bij Triton taeniatus geen vergrooting van de schildklier op bij neotenie, hoewel dit in vele gevallen wel zoo is. Door mij werden van vier neotenische exemplaren, van rechter en linker schildklier het mediane oppervlak bepaald. De gemiddelde waarden zal ik in het volgende tabelletje opgeven, ter vergelijking stel ik dergelijke gemiddelden ontleend aan de mediane oppervlakken van normale dieren, gedurende verschillende perioden van den

jaarlijkschen cyclus, daarnaast. De waarden zijn uitgedrukt in mm².

	I	II	III	IV
Normaal	2,07	2,37	4,21	6,07
Neotenisch	3,96	6,30	7,48	9,33

Vergelijken wij de afmeting van het oppervlak van de normale klier uit kolom IV met die van de neotenische klier uit kolom I, dan ziet men een enorm grootte-verschil ten gunste van de normale dieren; vergelijkt men omgekeerd, de afmeting van het mediane oppervlak van het thyreoid, afkomstig van een neotenisch dier uit kolom IV, met dat van het normale dier uit kolom I, dan blijkt de neotenische klier verreweg de grootste te zijn. Niet onmogelijk ontstaat bij de vorming van de „neotenische" schildklieren de tendens tot algemeene vergrooting; als regel treedt deze volstrekt niet op. Het trekken van vergelijkingen is hier moeilijk. De afmetingen van de schildklieren der normale dieren zijn aan groote schommelingen onderhevig, die met den jaarlijkschen cyclus in verband staan. De „neotenische" schildklier doorloopt geen cyclus. De in de tabel aangegeven, verschillende afmetingen van hun mediane oppervlakken berusten grootendeels op de min of meer ver voortgeschreden follikel-vergrooting. Wil men normaal met abnormaal vergelijken, dan zou men misschien het beste doen, de gemiddelde grootte van de mediane oppervlakken van schildklieren, afkomstig van normale dieren, als uitgangspunt te kiezen; dit bedraagt: 3,68 mm². Het mediane oppervlak der gemeten neotenische klieren was gemiddeld 6,77 mm². Waaruit volgt, dat in doorsnede het mediane oppervlak van de neotenische klieren, ongeveer 2 × zoo groot is, als dat der van normale exemplaren afkomstige thyreoidea.

De vraag doet zich thans voor, of men het gedegenereerde thyreoid van de neotenische Urodelen met een krop mag vergelijken, zooals die bij schildklierafwijkingen van den mensch, of van de huisdieren, gevonden wordt.

Slechts kort wensch ik op dit vraagstuk in te gaan; maar aangezien VERSLUYS meent, dat „kropvorming" bij de Urodelen niet alleen mogelijk, maar zelfs zeer algemeen verbreid is, meen ik het

niet geheel en al onbesproken te mogen laten. Verstaat men onder kropvorming uitsluitend een vergrooting van de schildklier, dan zou men de „neotenische" thyreoidea, althans in de meeste gevallen, „kroppen" mogen noemen.

De krop van de zoogdieren is zeer veelvormig (ASCHOFF). Alle vormen hebben echter een speciale wijze van ontstaan; geen van allen ontwikkelen zij zich op de manier, waarop zich de neotenische schildklier differentieerde. Bij de zoogdieren ontstaat eerst hypertrophie, vervolgens hyperplasie, waarop wederom herstel kan volgen (GRAHAM). De schildklieren van de neotenische Urodelen, hetzij die van de axolotl, hetzij die van den neotenischen Triton taeniatus, vertoonen nooit hyperplasie of hypertrophie. Daarentegen zien wij, naast enorme follikel-vergrooting atrophie optreden. De vergrooting komt hier niet door nieuwvorming tot stand, maar door toename in omvang, van hetgeen wat reeds voorhanden was. Hieruit blijkt, dat de „krop" van den neotenischen Triton taeniatus, met die van de zoogdieren slechts dit gemeen heeft, dat in beide gevallen vergrooting van de schildklier bestaat; iedere verdere overeenkomst ontbreekt.

Reeds schreef ik over „kropvorming" van de salamander-schildklier, in verband met hetgeen wij waarnamen na afloop van de metamorphose. Ik schreef, dat het beter was, geen vergelijkingen te trekken tusschen de menschelijke pathologische anatomie van het thyreoid en de veranderingen, die de salamander-schildklier na de metamorphose vertoont. Hier geldt precies hetzelfde: de afwijkingen van de neotenische schildklieren laten zich niet vergelijken met die, welke de thyreoidea van de zoogdieren soms vertoonen. Bij het neotenische thyreoid hebben wij met een afwijking te maken, waarvan geen parallel bij de zoogdieren bekend is. Beter is het dan ook in dit geval het aan de menschelijke pathologie ontleende woord: „krop" niet te gebruiken.

Ik wil thans overgaan tot de beschrijving van de veranderingen, die de schildklier van de neotenische dieren vertoont, zoodra ze eenigen tijd in het aquarium hebben doorgebracht en het organisme op de milieu-verandering begint te reageeren. Ik beschreef, dat talrijke neotenische dieren in gevangenschap hun metamorphose

beginnen, en waar dit proces ten nauwste met de structuur van de schildklier samenhangt, kunnen wij veranderingen van dit orgaan verwachten. Hierbij speelt wederom de bloedvoorziening een voorname rol. Steeds is het thyreoid van pas gevangen neotenische exemplaren buitengewoon bloedarm; slechts zelden treft men er capillairen in aan; de bronsttijd brengt in dezen toestand geen verandering. Hypertrophie van de resteerende deelen van het schildklierepitheel treedt nooit op.

Vooreerst zal ik de schildklier beschrijven van een neotenisch dier, dat gedurende den bronsttijd 10 dagen lang in gevangenschap leefde. Uitwendig was het niet van versch gevangen neotenische exemplaren te onderscheiden; de kieuwen waren nog volledig ontwikkeld en de huid vertoonde nog de voor neotenische dieren typische donkerbruine kleur.

Het thyreoid van dit dier (fig. 27) vertoonde nog de eigenaardigheden van dat der neotenische exemplaren. Het is opgebouwd uit weinig, zeer groote acini. Het klierepitheel ontbreekt grootendeels, de resteerende cellen zijn min of meer geatrophieerd. De vulling van de acini vertoont evenmin bijzonderheden. Echter treffen wij hier een zeer sterke toename van de in de klier aanwezige bloedhoeveelheid aan. Onmogelijk kan men in dit geval van een bloedarm orgaan spreken. De bloedvoorziening van dit gedegenereerde thyreoid is echter niet op de gewone wijze verloopen. Er zijn niet, uitgaande van de peripherie, interfollikulair capillairen gewoekerd. Neen, de follikelwand werd door de groeiende haarvaten doorbroken en wij treffen erythrocyten in het follikellumen aan! De figuur maakt duidelijk, hoe twee acini op deze wijze te gronde gingen. De juist beschreven schildklier is niet een rijkelijk van bloedvaten voorzien orgaan, maar een haematoom. Wij treffen het bloed niet uitsluitend interfollikulair, maar ook intrafollikulair aan.

De rijkelijke bloedvoorziening, die in normale klieren van volwassen dieren hyperptrophie doet ontstaan, had hier het te gronde gaan van de follikels tengevolge: de geatrophieerde follikelwand was niet in staat weerstand te bieden aan den verhoogden bloeddruk. Bovendien schijnt in de doorbroken acini kolloied resorptie

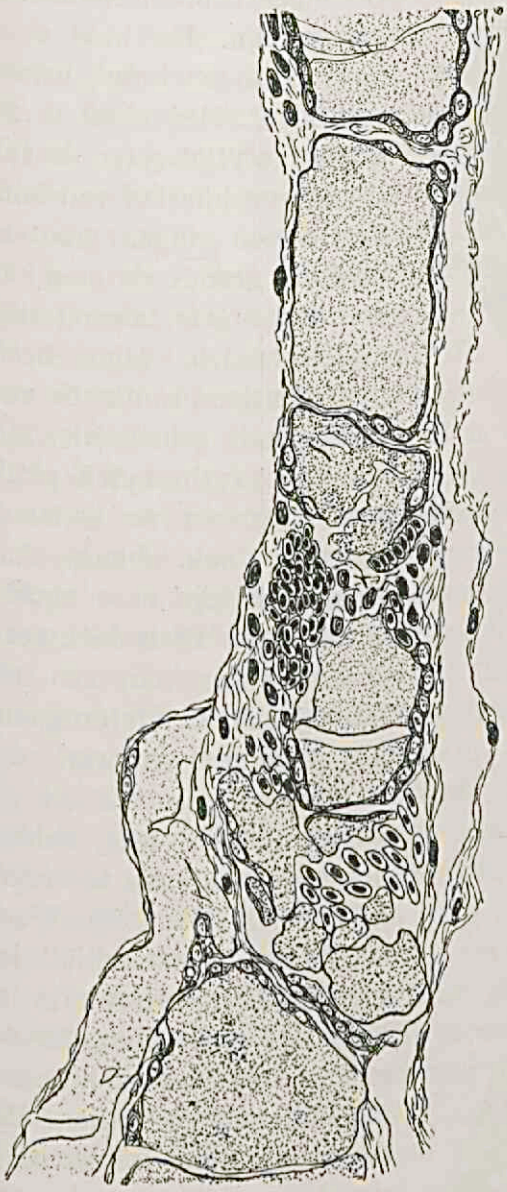


Fig. 27.

Sterk doorbloed thyreoid van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus, dat, tijdens de bronstperiode, gedurende 10 dagen in het aquarium leefde. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

plaats te hebben. De membraan van gedegenereerd klierepitheel belet deze natuurlijk niet langer; er ontstaat een open verbinding tusschen bloedvat- en follikelinhoud. De rechts onder in de figuur afgebeelde doorbroken follikel vertoont de beginnende kolloiedresorptie zeer duidelijk. Van de oorspronkelijk homogene kolloiedmassa, die dezen acinus vulde, resteeren nog slechts eenige druppels.

Het te gronde gaan van de follikels en de daarmede samen- gaande kolloiedresorptie, verkeeren in de juist beschreven klier nog maar in een begin-stadium. Figuur 28 geeft een dwarscoupe van een schildklier weer, waarin beide processen veel verder voortgeschreden zijn.

Het exemplaar, waaraan de afbeelding 28 ontleend werd, leefde gedurende twee weken in het aquarium. Uitwendig waren de eerste kenteekenen van de naderende metamorphose zichtbaar geworden. De kieuwen werden korter, dan ze bij versch



Fig. 28.
Sterk doorbloed thyreoid van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus, dat, tijdens de bronstperiode, gedurende 14 dagen in het aquarium leefde en de eerste teekenen van de gedaanteverwisseling begon te vertonen. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

gevangen neotenische exemplaren zijn. De huid werd bovendien een weinig lichter van kleur. Men vindt in dit orgaan erythrocyten in talrijke overblijfselen van follikels. Deze gingen grootendeels te gronde en men kan ze niet meer afzonderlijk onderscheiden. Hier heeft dus inderdaad confluatie van acini plaats gehad. Niet uitsluitend erythrocyten vindt men tusschen de kolloïedmassa's, ook bindweefsel elementen zijn naar binnen gewoekerd. Er is hier geen sprake meer van een uit follikels samengesteld orgaan, alle regelmaat ging verloren. Merkwaardig is het om de klierepitheliën van beiden beschreven klieren te vergelijken (fig. 27 en 28). Waar dit bij de eerste schildklier niet totaal atrophieerde, bleef het één cellaag dik en het is opgebouwd uit zeer lage klierepitheel-cellen. Bij de tweede klier vinden wij, naast de resten van de oorspronkelijke epitheliën, ongedifferentieerde celhoopjes; zij vormen het eerste teeken van regeneratie. Er zijn

woekeringen van het klierepitheel opgetreden, hyperplasie dus, zooals die eveneens voorkomt, vóór de gedaanteverwisseling van een normale larve begint. En evengoed als bij die larve, gaat hier met de hyperplasie het begin van de metamorphose samen.

Vinden wij bij den overgang van een neotenisch exemplaar in een demi-Triton punten van overeenkomst met de gedaanteverwisseling van een normale larve, aan punten van verschil ontbreekt het evenmin. Het schildklier-epitheel van normale larven atrophieert nooit; bij de periode van toenemende doorbloeding heeft dan ook geen doorbreking van dit epitheel plaats, zoodat nooit haematomen optreden. Vernietiging van het primair aangelegde orgaan heeft bij de normale dieren nooit plaats en daar heeft de hyperplasie dan ook niet het karakter van herbouw. Bij de neotenische dieren resteert maar weinig schildklier-epitheel, zoodat de hyperplasie maar zeer beperkt is en de regeneratie maar langzaam verloopt.

Nog op één punt wilde ik even wijzen n. l. op de betrekkelijk geringe intensiteit van de doorbloeding van de neotenische schildklier. Vergelijkt men betreffende dit punt de figuur 11 met de in de figuren 27 en 28 afgebeelde organen, dan merkt men direkt op, dat, vergelijkenderwijs gesproken, het neotenisch thyreoid toch nog bloedarm is. Niettegenstaande dit feit, meen ik toch, dat de doorbloeding de inleiding vormt voor de regeneratie, vooral omdat daarmede de vorming van een haematoom samengaat. Blijft de doorbloeding achterwege, dan mag men aannemen, dat de blaasjes blijven bestaan; hierdoor wordt herstel onmogelijk, want zoolang de uit het klierepitheel ontstane membraan de follikels omsluit, schijnt geen kolloied te worden geresorbeerd; dus blijft de door het increet op den wand uitgeoefende druk voortduren en persisteert de atrophie of deze gaat verder.

De schildklieren van de demi-Tritons zijn onderling verschillend van bouw. Het is dus niet mogelijk een, voor een demi-Triton typisch, thyreoid te beschrijven; ik zal daarom drie verschillende organen, die verschillend ver regenereerden, behandelen. Terloops zijn nog even opgemerkt, dat een demi-Triton geen scherp omschreven stadium voorstelt, maar dat door mij met dezen naam dieren

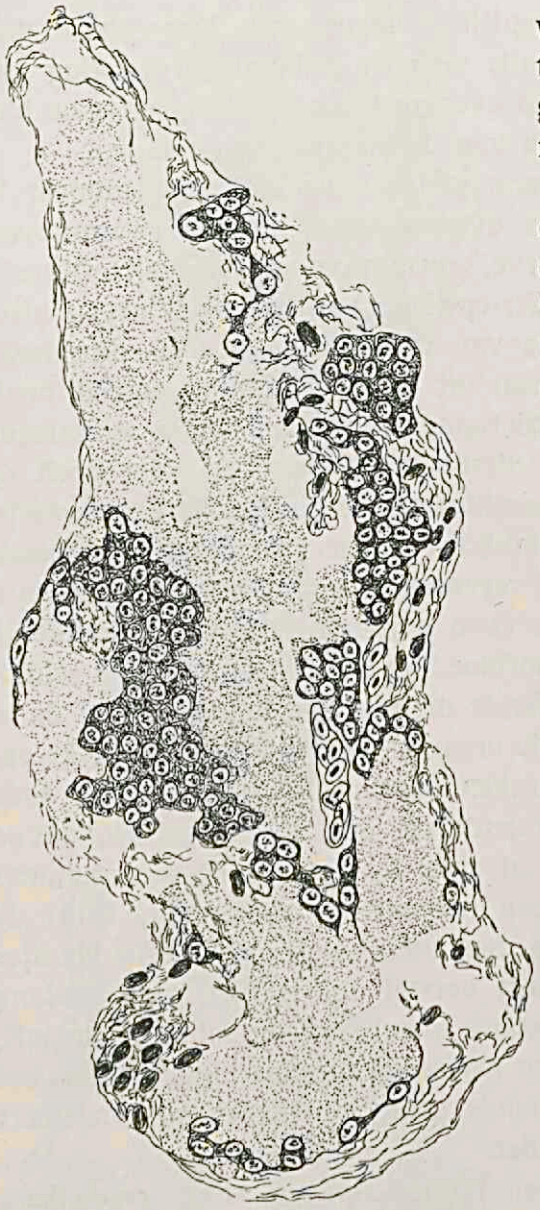


Fig. 29.
Schildklier van een demi-Triton. Sterk prolifererend epitheel. Ver voortgeschreden follikelconfluatie. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

worden aangeduid, die praktisch geen verderen voortgang van hun begonnen metamorphose vertoonen.

In fig. 29 wordt een dwarscoupe door de schildklier van een dergelijk dier weergegeven. Dit thyreoid was afkomstig van een mannelijk exemplaar, dat reeds gedurende vijf weken het land bewoonde. Van de kieuwen waren nog zeer kleine stompjes aanwezig, de kieuwspleten waren volledig gesloten, men kon er nog een lidteeken van waarnemen. De huid was mosterd-kleurig. Het dier was sterk vermagerd. Het arterieel systeem was volkomen larvaal. Het thyreoid bestond, behalve uit onregelmatig verspreide kolloied-massa's, uit groepen klierepitheel-cellen. De oorspronkelijke follikels zijn in het geheel niet meer te onderscheiden. De rijkdom aan bloedvaten, die den eersten stoot gaf tot de opgetreden veranderingen, is wederom afgenomen; nog een enkele capillaire is waarneembaar. Aangezien bij dit dier, dat in Augustus gefixeerd werd, de bronsttijd geheel ver-

streken was, behoeft dit ons niet te verbazen: gedurende den nazomer zijn ook normale thyreoidea bloedarm. De vorming van nieuwe follikels verkeert in dit orgaan nog in een begin-stadium.



Fig. 30.
Demi-Triton, schildklier. Papilvorming van het epitheel. Metachroom kolloied. × 220, op ⅔ verkl.

Figuur 30 geeft eveneens een dwarscoupe door de schildklier van een demi-Triton weer. Dit dier werd begin Augustus gefixeerd, dus eveneens na afloop van den bronsttijd; het was ook een mannetje. De kieuwen waren, tot op eenige nauwelijks waarneembare resten na, verdwenen; de kieuwspleten waren gesloten, lidteekens waren evenwel nog te onderscheiden. Het dier had gedurende vier weken dit stadium in het aquarium gehandhaafd. Inwendig vertoonde het geheel en al den bouw van de demi-Tritons.

Vergelijking van de figuren 29 en 30 maakt vooreerst duidelijk, dat zeer veel kolloied, wat oorspronkelijk aanwezig was in het thyreoid van dit dier, werd geresorbeerd. Het gevolg hiervan is, dat de geheele klier kleiner werd. Zoowel fig. 29 als fig. 30 werd vervaardigd naar een zoo groot mogelijke dwarscoupe; vergelijking van beide afbeeldingen maakt het grootte-verschil duidelijk.

In dit orgaan zijn nog een paar oorspronkelijke follikels te onderscheiden. Men ziet, dat de onderste acinus een zeer sterk geplooiden wand bezit. Bij sterkere vergrooting blijkt nu, dat deze plooien niet eenvoudig weg het gevolg zijn van het verdwijnen van den inhoud uit het follikel-lumen, maar dat ze ten nauwste samenhangen met de follikelvorming.

Fig. 31 geeft bij 900 voudige vergrooting (bij reproduktie op $\frac{2}{3}$ verkleind) een coupe door een dergelijke plooi weer. Men ziet, dat de intrafolliculaire papil niet met bindweefsel gevuld is, maar met een zich sterk kleurende stof. Het praeparaat, waaraan de figuur ontleend werd, was gekleurd met haematoxyline Heidenhain en van Gieson. Normaal kolloied kleurt zich met deze stoffen donkerbruin, de inhoud van de papil echter donker-rood. Dat wij hier niet met ingewoekerd bindweefsel te maken hebben, bewijst de structuur van den inhoud der papil, welke gedeeltelijk zeer fijn korrelig, gedeeltelijk vezelachtig is. Ongetwijfeld is deze stof een produkt van de klier-cellen. Deze zijn sterk ontwikkeld en hoog, (22,10 μ gemiddeld, bij een normale larve: 20,30 μ, bij een volwassen, normaal exemplaar tijdens de periode van hypertrophie: 30,71 μ bij een neotenisch dier: 6,81 μ). De nuclei zijn zijdelings samengedrukt, hun lengteassen staan loodrecht op den follikel-omtrek. Wij hebben hier, te oordeelen naar de structuur, te maken met een gehypertrophieerd schildklierepitheel; daarvoor spreekt ook de rijkdom aan granula van de epitheelcellen. Het schijnt echter zijn produkten niet in het oorspronkelijke follikel-lumen af te scheiden; maar een metachroom increet in het papil-lumen te leveren. Dit metachrome klierprodukt ontbreekt totaal in de in figuur 29 afgebeelde schildklier: wij hebben hier te maken met een orgaan, waarbij de

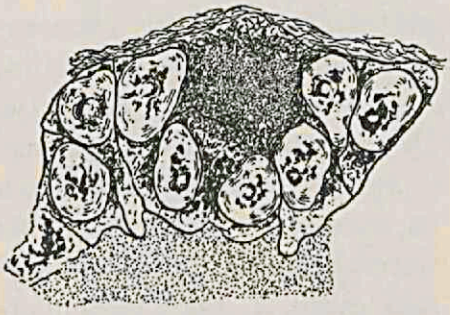


Fig. 31.

Détail uit het in fig. 30 afgebeelde orgaan. Een papil van het klierepitheel. × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

regeneratie verder is voortgeschreden. Want bij het in fig. 30 afgebeelde thyreoid vindt men in de celproliferaties reeds hier en daar kleine lumina, die in het voorafgaande stadium nog ontbraken. Wat de doorbloeding betreft, vindt men in het orgaan uit fig. 30 zeker niet meer capillairen, dan in dat, waarnaar fig. 29 vervaardigd werd. Op fig. 30 ziet men één, groot, peripheer gelegen bloedvat, zooals men ook vindt bij normale gehypertrophieerde schildklieren, na den bronsttijd (zie fig. 14). Eigenaardig zijn de groote hoeveelheden bindweefsel, die de klier binnendrongen, en de ruimten innemen waar zich waarschijnlijk oorspronkelijk kolloied bevond. Dit werd grootendeels geresorbeerd, uitgezonderd in die follikel, waarvan het epitheel de juist omschreven papil-vorming vertoont. Maar ook deze acinus verloor een gedeelte van zijn oorspronkelijken wand. De derde schildklier van een demi-Triton was afkomstig van een als demi-Triton gevangen exemplaar; ik weet dus niet, hoe lang dit dier reeds niet meer volledig neotenisch was. Het dier leefde in het water, maar de bronst was reeds grootendeels voorbij. Aangezien de bronsttijd de gunstigste voorwaarden voor een begin van de metamorphose schept, is het niet onmogelijk, dat dit exemplaar reeds een jaar te voren zijn gedaanteverwisseling was begonnen. Uitwendig was dit dier niet van een normaal exemplaar te onderscheiden; pas inwendig onderzoek bewees, dat men hier met een demi-Triton te maken had. De bouw van de schildklier spreekt er bovendien voor, dat de regeneratieve processen reeds geruimen tijd werkzaam waren.

Fig. 32 geeft een groote dwarscoupe door dit orgaan weer. Reeds dadelijk ziet men, dat de follikelvorming hier zeer veel volledіger verliep, dan in beide reeds beschreven thyreoidea van demi-Tritons. Ongedifferentieerde celhoopjes treft men haast niet meer aan. Wanneer wij eerst den follikel-inhoud beschouwen, dan valt de uiteenloopende kleurbaarheid van de lumina der verschillende acini op. Iets dergelijks vond ik nooit bij een, van een normaal dier afkomstig, thyreoid. Sommige acini vertoonen bijzonder weinig affiniteit voor kleurstof. Het praeparaat van deze schildklier werd gekleurd met haematoxyline Ehrlich en eosine). Dit zijn de zeer groote

blazen, ongetwijfeld overblijfselen van de oorspronkelijke follikels. Hier en daar vindt men druppels van deze slecht kleurbare stof, die niet door klierweefsel, maar door bindweefsel omgeven worden. Daarnaast vinden wij follikels, die een normaal kleurbaren inhoud bezitten. Zij worden door een normaal gebouwd klier-epitheel omgeven en wijken in niets af van de acini, die men in normale thyreoidea aantreft. Tenslotte vinden wij acini, waarvan de inhoud een zeer groote affiniteit voor kleurstof bezit. Deze zijn gevuld met metachroom increet; bij sterker vergrooting blijkt het dezelfde consistentie te bezitten, als de metachrome inhoud van de klierepitheel-papil, die ik bij de voorafgaande klier beschreef. Wij vinden in dit orgaan dus drie soorten kolloied.

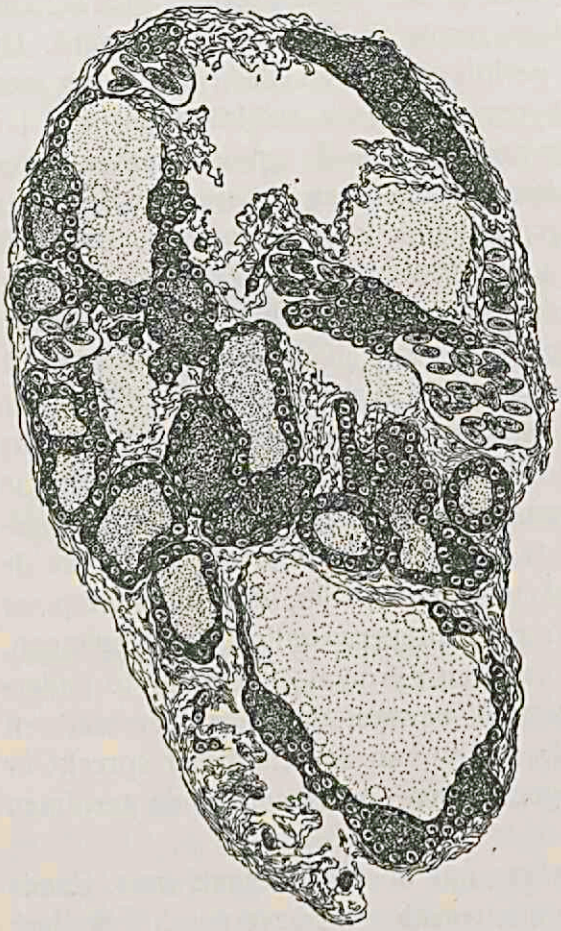


Fig. 32.

Demi-Triton, grootendeels geregenereerde schildklier. Follikelvorming door de epitheel resten. Normale, en met metachroom kolloied gevulde acini. × 220 op $\frac{3}{5}$ verkl.

1e. Weinig kleurbare kolloied-resten, afkomstig uit de primaire (neotenische) follikels.

2e. Normaal kolloied.

3e. Metachroom kolloied.

Het klierepitheel, dat de met normaal increet gevulde acini omgeeft, is, zooals reeds medegedeeld, geheel normaal en kan dus

verder onbeschreven blijven. Hoogstwaarschijnlijk zijn deze follikels het resultaat van volledige regeneratie.

Interessanter zijn de metachrome follikels. Bij beschouwing van fig. 32 blijkt dat men nog gedeeltelijk het oorspronkelijke follikel-epitheel herkennen kan. Maar in plaats van een reeks kliercpitheel-cellen, vinden wij hier een rij naast elkaar gelegen, met metachroom kolloied gevulde blaasjes.

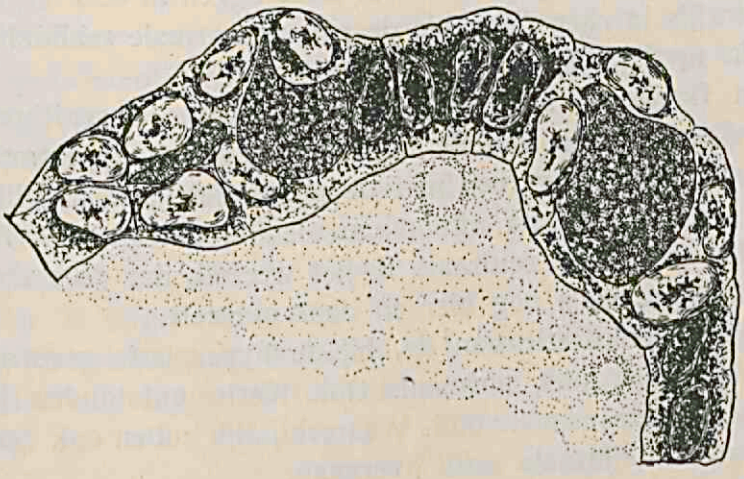


Fig. 33.

Détail uit het in fig. 32 afgebeelde orgaan. Een deel van het oorspronkelijke follikel epitheel waarin met metachroom kolloied gevulde blaasjes ontstonden. × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Figuur 33 geeft een gedeelte van een dergelijke epitheel-rest weer bij sterke vergrooting.

Wij zien, hoe zich tusschen de epitheelcellen druppels metachroom kolloied bevinden, welke geheel door deze cellen worden omsloten. Deze stof heeft dezelfde korrelige consistentie, die reeds door mij bij het vorige exemplaar beschreven werd. Wij zien, dat de cellen, die deze druppels omgeven, niet geheel overeenstemmen met de overige kliercpitheel-cellen. Vooreerst bevat hun cytoplasma minder granula en bovendien zijn hun kernen minder sterk kleurbaar. Deze cellen komen geheel en al overeen met die, welke ik aantrof in de

onvolledig gedifferentieerde thyreoidea van larven, afkomstig uit eieren van neotenische ouders en die eveneens een korrelig, sterk kleurbaar, increet afscheiden. (vgl. fig. 23). Wij zagen, dat in oudere stadia de follikels van de „neotenische" larven met normaal kolloied werden gevuld. Wellicht mag men hetzelfde verloop der differentiatie ook hier aannemen. Dan zouden dus de hier aanwezige follikeltjes, die met metachroom kolloied gevuld zijn, later overgaan in normaal gevulde acini. Deze liggen in deze klier inderdaad dikwijls in rijen (Men zie de rij van normale schildklier-follikels links op fig. 32).

De in figuur 33 afgebeelde oorspronkelijke klierepitheel-cellen die geen deel namen aan de hyperplasie, zijn gehypertrophieerd. Zij komen in bouw overeen met de schildklier epitheel-cellen, van normale exemplaren na afloop van den bronsttijd (vgl. fig. 15). Dergelijke cellen zijn zeldzaam in het weefsel, dat de oorspronkelijke kolloied-massa's nog hier en daar omgeeft.

Ook de differentiatie van de, bij de hyperplasie gevormde celhoopen verloopt niet normaal. Ook hierin ontstonden blaasjes met een metachromen inhoud. Waarschijnlijk zullen ook deze follikeltjes later in normale acini overgaan.

Wij zien dus dat de afwijkingen, die wij aantroffen bij de schildklier-follikel-differentiatie van de larven, afkomstig uit eieren van neotenische ouders, wederom optreden bij de regeneratie van de neotenische schildklieren. Ook het trage tempo, waarin bij „neotenische" larven de schildklier-differentiatie verliep, vinden wij hier terug. Het waren daartoe gepraedisposeerde organen, die tot neotenische schildklieren degenereerden. Hun langzame regeneratie heeft een bijzonder lang rekken van de metamorphose tengevolge.

Aan het slot van deze beschrijving, wil ik nog een kort overzicht geven van de ontwikkeling van de schildklier, zoowel van normale, als van neotenische dieren. Ik wil daarbij trachten verschillende stadia te onderscheiden, hoewel men niet vergeten mag, dat men hier met continu verloopende processen te maken heeft; zoodat men klieren zal kunnen aantreffen die zoowel de eigenaardigheden

van het ééne, als die van daarop volgende stadia zullen vertoonen. Van de eerste ontwikkeling van het orgaan behoef ik in dit overzicht niets te vermelden, want pas zoodra de follikel-differentiatie en daarmede de incretorische functie begint, wordt het thyreoid in het ons interesseerende geval van belang.

Stadium No.	Normale dieren.	Neotenische dieren.
I	Ongedifferentieerde celgroep. (Fig. 1.).	Ongedifferentieerde celgroep.
II	Verdeeling van deze celgroep in een aantal celgroepjes, wat overeenstemt met het aantal follikels waaruit de larvale klier is opgebouwd (fig. 2).	Idem, maar het aantal secundaire celgroepjes is kleiner dan normaal.
III	Differentiatie van de secundaire celgroepjes in follikels (fig. 3).	Follikeldifferentiatie vertraagd en gedeeltelijk onvolledig. Aanvankelijk vorming van metachroom kolloied (fig. 23).
IV	Grootte-groei van de follikels. Klier-epitheel regelmatig, kubisch (fig. 4).	Grootte groei van de follikels. Onregelmatig klierepitheel wat hier en daar sporen van atrophie vertoont (fig 25 en 26).
V	Krachtige doorbloeding van het orgaan (fig. 5).	Ontbreekt.
VI	Hyperplasie, begin van de metamorphose (fig. 6).	Ontbreekt.
VII	Follikelvorming uit de gevormde klierepitheel-cel proliferaties (fig. 7).	Ontbreekt.
VIII	Functioneele rust. Laag klierepitheel. Winterklier (fig. 9).	Ontbreekt.

Voortdurende grootte-groei van de follikels (fig. 20 en 21).

Stadium No.	Normale dieren.	Neotenische dieren.
IX	Toenemende doorbloeding, groot kolloied verbruik, verslapping van de acini. Daarnaast: beginnende hypertrophie van het klierepitheel. Thyreoid tijdens de bronst (fig. 11, 12 en 13).	Onder invloed van milieu verandering kan het uit weinig — zeer groote follikels opgebouwde thyreoid rijkelijker doorbloed worden. De capillairen doorbreken de geatrophieerde follikel-wanden; vorming van haematomen. (fig. 27 en 28).
X	Volledige hypertrophie, klierepitheel gelijkmatig cylindrisch. Follikels geheel met kolloied gevuld. Zomerklier (fig. 14 en 15).	Hyperplasie van het resteerende klierepitheel. Kolloied resorptie. Follikel confluatie. Begin van de metamorphose; demi-Triton. (fig. 29 en 30).
XI	Op dit stadium volgt wederom VIII, dan IX vervolgens weer X ect. Jaarlijksche cyclus.	Regeneratie. Differentiatie uit de door de hyperplasie ontstane celcomplexen van follikeltjes. Papilvorming door de oorspronkelijke epitheliën. Produktie van metachroom kolloied.
XII		Vorming van nieuwe normale klierfollikels. Voltooiing van de metamorphose? (fig. 32).

Juist omdat het thyreoid degenereert, onderscheidt het zich van andere, niet metamorphoseerende organen. Deze blijven immers volledig behouden. Aangezien bleek, dat de schildklier-metamorphose de inleiding vormt tot de gedaanteverwisseling van de larve en dat, bij het uitblijven daarvan, het dier permanent larvaal blijft,

mogen wij in de degeneratieve veranderingen van het thyreoid een der oorzaken van de neotenie zien. In het laatste hoofdstuk zal ik hierop nader ingaan.

b. De Thymus.

Reeds in de inleiding tot dit hoofdstuk, maakte ik er opmerkzaam op, dat de invloed van thymus-extracten of van thymusvoeding, op den groei en de ontwikkeling van de Amphibiën minder constant is, dan die van de schildklier.

GUDERNATSCH en verschillende van zijn navolgers, kwamen tot het resultaat, dat een door de thymus afgescheiden harmozon, de differentiatie van het organisme remt; den grootte-groei daarentegen stimuleert. Dat hyperfunctie van de thymus het ontstaan van reuzenlarven tengevolge zou kunnen hebben, ligt in verband hiermede voor de hand. Neemt men bovendien aan, dat het thymus-increet de ontwikkeling van de geslachtsorganen niet beinvloedt, dan zou hyperfunctie van dit orgaan zelfs neotenie tengevolge kunnen hebben.

Bij neotenische exemplaren van Triton taeniatus is de differentiatie zeer veel verder gevorderd, dan ooit bij een larve het geval is. Vooral de verbeening van den schedel wordt vrijwel volledig. Ook de huid differentieert zich verder; het aantal meercellige huidklieren is grooter, dan men bij larven vindt.

Vooral de ver voortgeschreden verbeening acht ik in dit verband een punt van belang; immers brengt men dikwijls de ossificatie en de functie van de thymus met elkaar in verband, althans bij Mammalia (GLEY, FALTA, BORY, e. a.). HAMMAR daarentegen betwijfelt of de thymus wel een orgaan met interne secretie is.

Het ligt volstrekt niet in mijn bedoeling hier in te gaan op de zeer uitgebreide thymus-literatuur, die voortreffelijk bewerkt werd door HAMMAR in zijn „Fünfzig Jahre Thymusforschung." Slechts wilde ik, wellicht ten overvloede, nog even wijzen op het groote meeningsverschil, dat betreffende de thymus-functie heerscht. Daarbij komt, dat men het er ook niet over eens is, welke elementen de specifieke thymus-functie uitoefenen. Sommigen kennen aan

de lymphocyten een belangrijke rol toe, anderen meenen daarentegen, dat de thymocyten de orgaan-specifieke cellen zijn (HART, MARCUS). Ook bestaat veel verschil van meening over de beteekenis van de lichaampjes van HASSALL en over die van de myoiden elementen, welke men in de thymus aantreft.

Men vraagt zich af, of het wel te verdedigen is, bij dezen stand van zaken, zich een oordeel te vormen over het normaal of abnormaal functioneeren van dit raadselachtige orgaan.

Gesteld, dat de door GUDERNATSCH verkregen resultaten juist zijn, dan zou men kunnen vermoeden, dat waar neotenie voorhanden is, ook hypertrophie of hyperplasie van de thymus optreedt. SKLOWER kwam tot dezelfde conclusie, hij schreef: „Setzt nun eine stärkere Wirkung der Thymus ein, so unterdrückt sie ihrerseits den Schilddrüsenfaktor, wie ich es eben bei der Neotenie schilderte, und gibt damit dem Wachstumsbestreben des Körpers den Weg frei."

Slechts op grond van theoretische overwegingen kwam SKLOWER tot dit resultaat, want hij onderzocht geen reuzenlarven van Rana temporaria, en evenmin neotenische Urodelen. Het geldt hier nu te contrôleeren, of deze opvatting juist is. Hierbij doet zich direkt een moeilijkheid voor, namelijk deze: hoe stelt men histologisch een hyperfunctie van de thymus vast? Bij de schildklier leverde dit geen moeilijkheden op; de thymus is echter een zeer gecompliceerd orgaan en het is niet eenvoudig hier een vermeerdering van de elementen vast te stellen, die het samenstellen.

SKLOWER heeft, in dit verband, in de totale afmeting van de thymus een belangrijke aanwijzing gezien: groote organen zouden actiever zijn dan kleine. Hoewel wij bij de beschrijving van het thyreoid zagen, dat de afmetingen van dit orgaan geen beeld geven van zijn functioneele activiteit, zoo is dit bij de thymus anders.

Men treft in dit orgaan nooit increet-hoeveelheden aan; steeds bestaat het uit een compacte celmassa, waartusschen spaarzaam bindweefsel-strengen worden aangetroffen. De bloedvoorziening is variabel; hierdoor kan de totale omvang van het orgaan natuurlijk wisselen. Ook de hoeveelheid van het in de thymus aan-

wezig bindweefsel, kan varieeren en tenslotte is de verhouding, waarin de verschillende celtypes voorkomen, niet steeds dezelfde. Bij het beoordeelen van de thymus uitsluitend naar zijn grootte zijn foutenbronnen dus volstrekt niet uitgesloten. Toch zal een eenigszins belangrijke vergrooting altijd samengaan met vermeerdering van het aantal, dit orgaan samenstellende elementen. De schommelingen van de hoeveelheid in de thymus aanwezig bindweefsel en bloed zijn te gering om het volume van de thymus belangrijk te wijzigen.

Mededeelingen betreffende de histologie en de afmetingen van de thymus bij de neotenische Urodelen ontbreken totaal in de literatuur. Beschrijvingen van dit orgaan bij de axolotl hebben maar weinig waarde, aangezien in dit geval de vergelijking met normale exemplaren onmogelijk is. MARIE BOLTEN beschreef de afmetingen van de thymus van een reuzenlarve van Rana esculenta. Het resultaat van haar meting bevestigde SKLOWER's hypothese; het orgaan was, vergeleken bij dat van een even ver gedifferentieerd contrôle-dier, $\frac{5}{3}\times$ vergroot. Histologische afwijkingen werden niet door haar gevonden.

Ik moet er hier even op wijzen, dat MARIE BOLTEN maar één contrôle-dier onderzocht, waarvan de uitwendige differentiatie absoluut met die van de afwijkende larve overeenstemde. Het is volstrekt niet uitgesloten, dat onderzoek van meerdere contrôledieren tot resultaat zou hebben gehad, dat de afmetingen van de thymus bij even oude, normale larven van Rana esculenta, variabel zijn. In ieder geval is een vergrooting van $\frac{5}{3}\times$ normaal niet onbelangrijk. Gedurende den jaarlijkschen cyclus van Rana temporaria stelde SKLOWER een wisselende afmeting van de thymus vast. In Augustus zou het orgaan het grootste, dus volgens hem het actiefste zijn.

De histologie van de thymus van de Anuren werd veelvuldiger bestudeerd, dan die van de Urodelen. Er bestaan echter aanzienlijke verschillen; zoo ontstaat o. a. bij Triton taeniatus nooit een duidelijke scheiding tusschen cortex en medulla. Bij Rana temporaria gaat deze scheiding van October tot April verloren, maar gedurende

den zomer vormt zich een smalle, naar binnen niet scherp begrensde cortex. Deze periodiciteit ontbreekt bij Triton taeniatus; vergelijk is dus onmogelijk.

Ik wil thans tot het beschrijven van de thymus overgaan. Daarbij zal ik niet ingaan op de histogenese van dit orgaan, hoewel zich daarbij belangrijke vraagstukken voordoen. Aangezien geen verschillen konden worden vastgesteld bij de vorming van de thymus van normale en „neotenische" larven, komt een dergelijke beschrijving mij hier overbodig voor. Ik wil vooreerst de afmetingen van de thymus in verband met de levensphase van de onderzochte dieren beschouwen. Daarbij zal ik als maatstaf steeds de oppervlakte van de overlangsche doorsnede van het orgaan opgeven, welke waarde ons hier evengoed dienen kan, als in het voorafgaande deel over het thyreoid. Zelfs nog beter, omdat de omtrek van de thymus veel regelmatiger is, dan die van de schildklier. Het bleek mij, dat de dikte van de thymus steeds ongeveer proportioneel is aan zijn oppervlak. Ook in dit verband zie ik van een beschrijving van de jongere ontwikkelings-stadia af. Slechts zij opgemerkt, dat gedurende den grootte-groei van de larven de thymus proportioneel aan de grootte van het dier toeneemt in omvang.

Daarentegen moeten wij wel de afmetingen van de thymus gedurende de metamorphose beschouwen.

Het oppervlak van het mediane lengtevlak van de thymus der normale larve, waarbij de schildklier reeds rijkelijke doorbloeding, maar nog geen hyperplasie vertoont, bedraagt 0,17 mm². Deze larve was 18 mm. lang. Bij het volgend stadium is de hyperplasie van het thyreoid reeds volledig opgetreden, dus de voorboden van de metamorphose zijn voorhanden. In verband met de hypothese van SKLOWER zou men in dit stadium afname van de afmeting der thymus moeten verwachten. Immers wordt nu de, de differentiatie remmende invloed van dit orgaan, opgeheven. Verminderde functie zou zich uiten in afname van volume. De feiten kloppen echter volstrekt niet met de theorie. Integendeel vindt men een zeer belangrijke thymus-vergrooting, want het oppervlak van het

mediane lengtevlak bedraagt in dit stadium 0,37 mm². Hieruit blijkt, dat de thymus ongeveer verdubbelde in grootte! De lengte van dit onderzochte dier bedroeg 20 mm, er is hier dus geen sprake meer van thymus vergrooting in evenredigheid met de toename van de lichaamslengte.

Bij de grootte-toename van de thymus voor het begin van de gedaanteverwisseling heeft geen toenemende doorbloeding plaats; deze toename in grootte berust op een vermeerdering van de dit orgaan samenstellende elementen.

Gedurende het verloop van de metamorphose neemt de omvang van de thymus wederom af, zooals dit tevens bij de schildklier het geval was. Bij laatstgenoemd orgaan berustte deze afname in omvang niet op een vermindering van de hoeveelheid klierelementen, maar op afnemende doorbloeding; daarbij wordt het afnemen in omvang van de afzonderlijke epitheelcellen door de follikelvorming, gepaard gaande met increet-produktie, grootendeels gecompenseerd. Aangezien bij de thymus van een wisselende intensiteit van de doorbloeding tijdens de metamorphose nooit sprake is, hebben wij bij dit orgaan, zoodra wij den omvang zien afnemen, met een vermindering van het aantal samenstellende elementen te maken.

De thymus wordt niet onaanzienlijk kleiner. Juist voor de eigenlijke metamorphose begon, bedroeg het oppervlak van het mediane lengtevlak der thymus 0,37 mm². tegen het einde van de gedaanteverwisseling bedraagt dit nog slechts: 0,28 mm²., zoodat het orgaan nog maar $\frac{3}{4}$ van de eens bereikte grootte bezit.

Dat bij deze afname in omvang cellen ten gronde moeten gaan, is hoogst waarschijnlijk. Emigratie van sommige elementen (lymphocyten) in de bloedbaan kan natuurlijk eveneens voorkomen, maar is in de histologische praeparaten natuurlijk niet van immigratie te onderscheiden.

Figuur 34 geeft een dwarscoupe weer door de thymus van een metamorphoseerende, normale larve. Twee celtypes stellen het orgaan samen. Bloedvaten ontbreken totaal op de afgebeelde coupe, en zijn uiterst zeldzaam in de geheele serie. Oppervlakkig beschouwd

zou men denken, dat deze thymus een scheiding in cortex en medulla vertoont. Dit is echter onjuist; de verdeeling van beiden celtypes werd door mij in geen enkel ander orgaan op deze manier aangetroffen. Oorspronkelijk ontbreekt het lichtgekleurde celtype totaal, maar reeds vóór de metamorphose vindt men het in de thymus vertegenwoordigd. Men kan nu in het afgebeelde orgaan, dat zich in de periode van het kleiner worden van de thymus bevindt, aannemen, dat de lichtgekleurde cellen (lymphocyten) uit de thymus emigreeren, waarvoor tevens spreekt, dat men in het omgevende bindweefsel dergelijke lymphocyten aantreft. Misschien spelen de uit de thymus afkomstige cellen een rol bij de phagocytaire processen, die samengaan met de resorptie, van de uitwendige kieuwen en van de dorso-caudale vin. SPEIDEL meende, dat migratie van thymus-elementen naar de bloedbanen plaats vindt, na kunstmatig hyperthyreoïdisme bij Anuren-larven. De tijdens de metamorphose bestaande hyperfunctie van het thyreoid zou bij Triton taeniatus hetzelfde resultaat kunnen hebben, met als gevolg afname van den omvang van de thymus. Zoodra de metamorphose, dus tevens de phagocytaire processen afgeloopen zijn, zou men kunnen aannemen, dat de amoeboide migratie van lymphocyten uit de thymus eindigt; het is in dit verband merkwaardig, dat na afloop der gedaanteverwisseling opnieuw grootte-groei van de thymus plaats heeft.

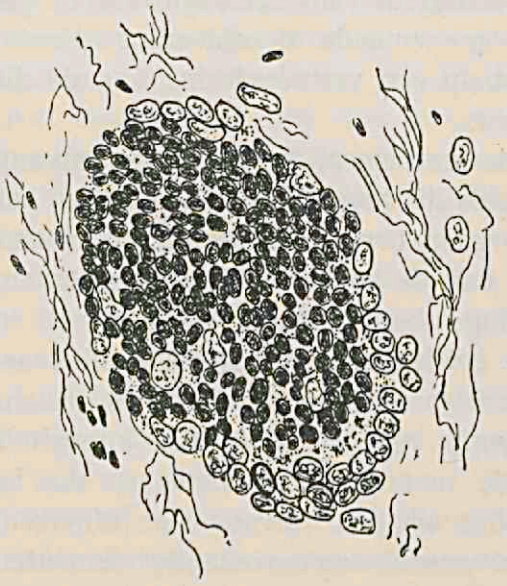


Fig. 34.
Dwarscoupe door de thymus van een normale larve van Triton taeniatus gedurende de metamorphose. × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Maar men mag in het juist beschreven geval evengoed immigratie

van lymphocyten vooronderstellen, als emigratie. Gesteld, dat de lymphocyten het orgaan verlaten, dan zou relatief het aantal aanwezige thymocyten moeten toenemen. Het omgekeerde is het geval: gedurende de gedaanteverwisseling stijgt het aantal lymphocyten ten opzichte van de thymocyten. De toename van eerstgenoemde cellen laat zich met hun emigratie niet in verband brengen. Ik geef onderstaand tabelletje om dit te verduidelijken:

Ontwikkelings-stadium.	Thymocyten %	Lymphocyten %
Jonge larve (N. T. stadium 48)	100	0
Volgroeide larve (N. T. stadium 50)	95,9	4,1
Larve vlak voor de metamorphose (N. T. 52) .	95,3	4,7
Larve aan het begin der metamorphose (N. T. 53)	90,3	9,7
Larve tijdens de metamorphose (N. T. 54) . .	90,0	10,0
Larve tegen het einde der metamorphose (N.T. 55)	84,5	15,5
Dier kort na de metamorhpose (N. T. 56) . .	87,1	12,9
Volwassen, geslachtsrijp dier	88,6	11,4

Na de gedaanteverwisseling begint de thymus wederom te groeien. Gedurende den eersten winter bedroeg het oppervlak van de mediane lengtedoorsnede: 0,57 mm².

Het orgaan is dus ongeveer tweemaal zoo groot geworden, het dier zelf tweemaal zoo lang. Waarschijnlijk verloopt de groottetoename van de thymus na afloop van de gedaanteverwisseling wederom geleidelijk. Toch is de omvang van de thymus bij de volwassen, geslachtsrijpe exemplaren sterk uiteenloopend. Een strikte verhouding tusschen thymus-omvang en lichaams-grootte schijnt niet te bestaan; wellicht speelt de voeding van de dieren bij de thymus-ontwikkeling een groote rol. (HAMMAR). Aangezien Anuren larven gedurende hun gedaanteverwisseling geen voedsel opnemen, is het niet uitgesloten, dat dit de oorzaak is van de afnemende grootte van de thymus gedurende dit proces (SKLOWER) en men behoeft

hier geen direkten invloed van dit orgaan op het verloop van de metamorphose in te zien.

Het bleek, dat geen samenhang bestond tusschen de afmeting van de thymus en den jaarlijkschen cyclus van de onderzochte dieren. Men weet, dat de thymus een orgaan is, dat reageert op velerlei endogene invloeden. De bronst schijnt op de thymus geen specialen, althans geen overwegenden invloed uit te oefenen, zoodat niet gesproken kan worden van een specialen jaarlijkschen cyclus van de thymus, wat de grootte van het orgaan betreft.

De reuzenlarve bezat een flink ontwikkelde thymus, het oppervlak van de mediane projectie bedroeg: 6,41 mm². De larve zelf was 46 mm. lang, dus bereikte ongeveer het dubbele van de normale lengte, de thymus was 20 × grooter dan die van de normale larve. Het is niet onmogelijk, hier aan een de differentiatie remmenden invloed van dit orgaan te denken. Is dit vermoeden juist, dan zou men natuurlijk ook bij de neotenische dieren een abnormaal groote thymus moeten aantreffen. De feiten stemmen hier echter evenmin met de theorie overeen als bij de metamorphose, waar wij een kleine thymus verwachtten, en een groote vonden. Het resultaat van mijn metingen was, dat *de thymus van neotenische exemplaren van Triton taeniatus abnormaal klein is.*

De mediane projectie van normale dieren heeft gemiddeld een oppervlak groot: 9,36 mm².

Van de neotenische dieren: 3,87 mm².

Uit deze waarden volgt, dat zelfs een zeer opvallend grootteverschil bestaat.

Wij zagen, hoe met de normale metamorphose grootte-toename van de thymus samenging. Indien hier een oorzakelijk verband bestaat, dan dienen wij een dergelijke toename in grootte ook bij het ontstaan van den demi-Triton te vinden. Deze bestaat inderdaad; gemiddeld bedroeg het oppervlak van de medio-laterale projectie der thymus van deze dieren: 5,18 mm².

Alle gemiddelden werden berekend uit 8 metingen en de afzonderlijke waarden liepen nog al wat uiteen. De kleinste door mij gevonden thymus was afkomstig van een demi-Triton en had een

mediaan oppervlak groot 2,36 mm², de grootste was van een normaal exemplaar: 14,47 mm². Alle exemplaren, waarvan het oppervlak van de medio-laterale projectie van de thymus werd gemeten, waren ongeveer even lang.

Een eigenaardige uitzondering op den regel vormt de reuzenlarve, met zijn zeer groote thymus, die anders voor normaal gemetamorphoseerde dieren typisch is. Dergelijke uitzonderingen troffen wij bij het onderzoek van de thyreoidea niet aan. Hun optreden bewijst, dat de invloed van den grootte-groei van de thymus op de gedaanteverwisseling maar gering is.

Gaat toename in grootte van de thymus samen met toenemende activiteit van dit orgaan, dan blijft deze verhoogde activiteit zonder invloed op de metamorphose.

Aangezien een kleine thymus samen blijkt te gaan met afwijkingen van het normale verloop der gedaanteverwisseling, is misschien de afmeting van dit orgaan geen maatstaf voor zijn activiteit.

Het blijkt evenmin mogelijk juist groote activiteit van kleine organen aan te nemen. SKLOWER vooronderstelde bij Rana, dat bij de degeneratie van thymus-cellen het specifieke hormon zou ontstaan. Hij vond dan ook in groote organen zeer veel degenereerende cellen. Indien deze opvatting juist is, en wanneer het bovendien juist is, dat hyperfunctie van de thymus van overwegende beteekenis is voor het ontstaan van neotenie, dan mag men in het kleine orgaan van de neotenische exemplaren een groot aantal degenereerende elementen verwachten. Zelfs zou hun aanwezigheid de geringe afmeting van het geheele orgaan kunnen verklaren; de in groote hoeveelheden te gronde gaande cellen zouden een belemmering voor den grootte-groei kunnen vormen.

Ten einde een indruk te geven van de veelvormigheid van de thymus bij neotenische exemplaren, zal ik twee sterk uiteenloopende organen beschrijven. (Ik onderzocht de thymus van 10 neotenische exemplaren).

Figuur 35 geeft een dwarscoupe door de thymus van een neotenisch exemplaar weer, waarvan de mediane projectie een oppervlak had van 5,12 mm². Aangezien het gemiddelde oppervlak van de mediane

projectie der thymus van neotenische dieren 3,88 mm². bedraagt, hebben wij hier met een betrekkelijk groot orgaan te maken.

Vooreerst zien wij, dat het orgaan rijk is aan lymphocyten (slecht kleurende nuclei); zij vormen 37,3 % van de het orgaan samenstellende cellen (bij normale dieren gemiddeld: 11,4 %). Behalve deze beide celtypes, vinden wij bovendien cellen, waarvan de kernen geen structuur meer vertoonen, maar zich donker zwart kleuren. Dit zijn de degenereerende elementen. Grootendeels bevinden zij zich direkt in de nabijheid van de talrijke bloedvaten, die men in dit orgaan aantreft; hun aantal is betrekkelijk aanzienlijk. Niettegenstaande dit, is het ons hier interesseerende praeparaat van een groot orgaan afkomstig. Bindweefsel vond ik in deze thymus maar zeer weinig, ook lichaampjes van HASSALL waren zeldzaam; op de afbeelding ontbreken zij geheel. De bloedvoorziening doet hier denken aan een krachtig functioneerend orgaan; daarvoor spreekt eveneens het betrekkelijk groot aantal degenereerende elementen.

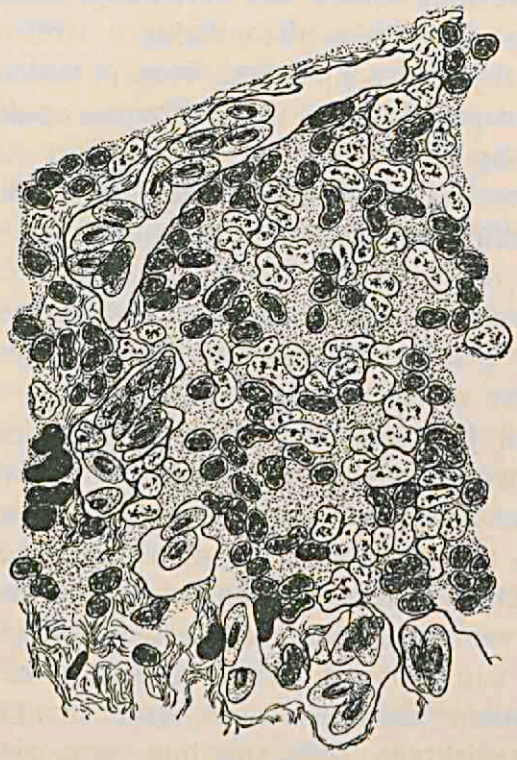


Fig. 35.
Thymus van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus. × 365, op ⅔ verkl.

Van de tweede thymus, van een neotenisch exemplaar, die ik bespreken wil, vindt men een gedeelte afgebeeld in fig. 36. (Deze figuur werd vervaardigd bij 220 voudige vergrooting, fig. 35 was 365 × vergroot!) Het mediane lengtevlak van dit orgaan mat: 3,17 mm². Wij hebben hier dus te maken met een thymus waar-

van de afmetingen een weinig beneden het gemiddelde bleven.

Degenereerende cellen ontbreken in dit orgaan vrijwel totaal. Capillairen zijn zeldzaam en waar zij voorkomen, liggen zij peripheer. Daarentegen vindt men in deze thymus krachtig ontwikkelde bindweefsel-strengen. De lichaampjes van HASSALL waren volstrekt niet zeldzaam. Op de figuur ziet men twee van deze lichaampjes. De verhouding tusschen thymocyten en lymphocyten is ongeveer gelijk aan die, welke ik gemiddeld bij normale, volwassen dieren vond, n.l. 14,7% lymphocyten tegen 85,3% thymocyten.

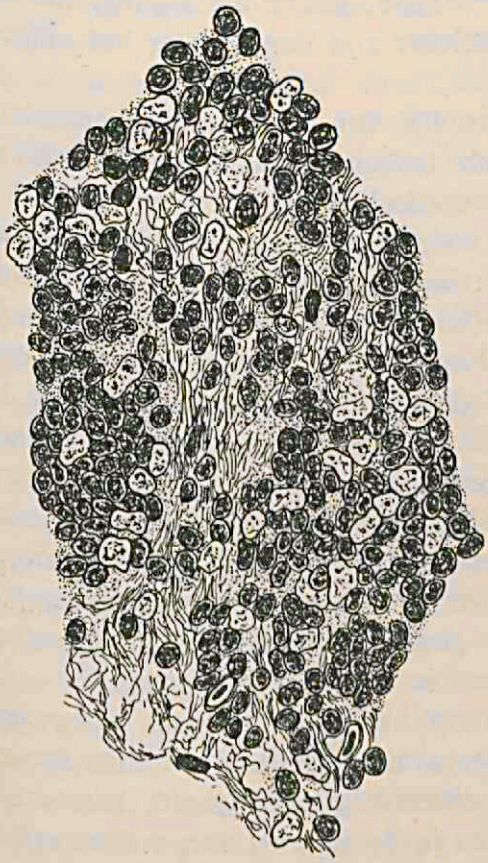


Fig. 36.

Thymus van een neotenisch exemplaar van Triton taeniatus × 220, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Niets duidt in deze thymus op krachtig functioneeren.

Noch rijkelijke bloedvoorziening, noch intensieve celdegeneratie, noch lymphocytose van de thymus zijn typisch voor van neotenische exemplaren afkomstige organen. De allergrootste door mij gevonden thymus, die van een normaal volwassen dier afkomstig was, bevatte meer degenereerende elementen dan welk ander onderzocht orgaan ook!

De hier beschreven organen zijn slechts voorbeelden, het is overbodig alle variaties, die de thymus vertoont, te beschrijven. Rijkelijke bloedvoorziening gaat volstrekt niet altijd samen met een groot aantal degenereerende cellen. Omgekeerd treft men deze cellen talrijk aan, zonder dat capillairen in de thymus gevonden worden. Dit geldt niet slechts

voor het orgaan van de neotenische exemplaren, ook dat van de normale dieren vertoont dezelfde variaties. Een afbeelding van de thymus van een normaal exemplaar kan dus achterwege blijven.

Uit alles volgt, dat de hoeveelheid degenereerende elementen in de thymus geen verband houdt met de afmetingen van dit orgaan. Bovendien bestaat er geen enkele histologische aanwijzing, die er voor pleit, dat kleine organen actiever zijn dan groote; het omgekeerde is eerder het geval.

SKLOWER meent, dat het optreden van de myoiden-elementen in de thymus van Rana het eerste teeken van beginnende involutie is. Of dit juist is, kan ik niet beoordeelen. Het is de vraag, of bij Amphibia wel thymus-involutie voorkomt. MAURER heeft deze o. a. niet kunnen aantoonen bij Lacertilia, zoodat de thymus-involutie, indien deze werkelijk bestaat (HAMMAR), volstrekt niet typisch voor de thymus van alle Vertebraten schijnt te zijn. Gesteld, dat SKLOWER's opvatting juist is, dan zou bij Triton taeniatus de thymus-involutie reeds tijdens de metamorphose optreden, aangezien dan reeds myoiden-elementen in dit orgaan worden gevonden.

Van veel belang zijn de myoiden-elementen voor het ons interesseerende vraagstuk overigens niet, aangezien zij in wisselend aantal zoowel bij neotenische, als bij normale dieren gevonden worden en dus de thymus van geen van beiden karakteriseeren. Met de lichaampjes van HASSALL is hetzelfde het geval.

Ik wil nog even terugkomen op het in de thymus aanwezige aantal cellen, dat degeneratie vertoont. Gaat hun optreden samen met de produktie van een, de differentiatie remmend, harmozon, dan zouden dergelijke structuren in de thymus van metamorphoseerende dieren geheel moeten ontbreken. Dit is niet het geval. Wel zijn zij gedurende de gedaanteverwisseling over het algemeen minder talrijk, dan daarvoor. Indien de dieren volwassen geworden zijn, kan het aantal degenereerende cellen zeer groot worden. Een toe- en afname van hun aantal in verband met den jaarlijkschen cyclus kon niet worden vastgesteld.

Niet alleen het aantal lichaampjes van HASSALL is bij normale en neotenische exemplaren wisselend, ook de afmetingen van de

afzonderlijke lichaampjes varieeren sterk. Misschien zijn deze variaties afhankelijk van den ouderdom van de onderzochte exemplaren, misschien van totaal onbekende invloeden. Deze korte uiteenzetting moge voldoende zijn, om duidelijk te maken, dat de histologie van de thymus bij neotenie geen karakteristieke veranderingen ondergaat, waardoor dit orgaan althans alle diagnostische waarde verliest. Of de vermelde histologische eigenaardigheden inderdaad direct verband houden met de functie van de thymus, is te betwijfelen.

Wij komen tot de volgende resultaten:

1e. De geringe grootte van de thymus der neotenische dieren is niet het gevolg van versterkte cel-degeneratie.

2e. Geen enkele histologische eigenaardigheid van de thymus van neotenische exemplaren wordt uitsluitend bij neotenische exemplaren aangetroffen.

3e. Het is hoogst twijfelachtig, of de thymus een rol speelt bij het ontstaan van neotenie.

Ook de thymus van de demi-Tritons is histologisch noch van die van een normaal, noch van die van een neotenisch exemplaar te onderscheiden. Dezelfde wisselende verhouding van de, het orgaan samenstellende elementen vindt men ook bij deze dieren. De intensiteit van de doorbloeding is variabel. Degenereerende cellen zijn in sommige gevallen talrijk, in andere niet. Hun aanwezigheid vormt dus geen beletsel voor het voltooien van de begonnen gedaanteverwisseling; was dit wel het geval, dan zouden zij bij geen enkelen demi-Triton ongeveer ontbreken.

De histologische bouw wijst er op, dat bij den overgang van een neotenisch exemplaar in een demi-Triton de thymus geen belangrijke rol speelt; slechts door optredende grootte-groei nadert het orgaan tot die verhoudingen, welke bij normale volwassen exemplaren worden gevonden. De thymus van de reuzenlarve was zeer rijk aan degenereerende cellen. Buitengewoon rijk was dit orgaan aan lymphocyten (31,05 % van het totaal aantal aanwezige elementen, bij normale larven slechts 4,7 %). Men zou in dit geval aan het bestaan van hyperfunctie van de thymus kunnen denken.

Mogelijk speelt de lymphocytose hier een rol, hoewel men dikwijls aanneemt, dat juist de thymocyten de orgaan-specifieke elementen zijn (HART). SPEIDEL zag bij Anuren-larven, na een injectie met thyreoid-extrakt, eveneens lymphocytose van de thymus optreden. Deze zou dus een van de, aan de eigenlijke metamorphose voorafgaande, eigenaardigheden kunnen zijn. Bij de reuzenlarve vonden wij een rustend thyreoid, waardoor het onmogelijk wordt, de in de thymus opgetreden lymphocytose uit een bestaand hyperthyreoidisme te verklaren.

Normaal was de thymus van de reuzenlarve echter niet; uitsluitend in dit geval zou men aan een abnormalen invloed van dit orgaan op de ontwikkeling kunnen denken.

c. De hypophysis cerebri.

Reeds in het kort besprak ik de onderling afwijkende resultaten, die verkregen werden door de physiologen bij het onderzoek van den invloed, die op den groei en op de differentiatie door de hypophysis cerebri uitgeoefend wordt. Sommigen meenden, dat door dit orgaan de onwikkeling versneld werd; anderen kwamen daarentegen tot de conclusie, dat de hypophysis een, dit proces vertragend, harmozon afscheidt.

Hoofdzakelijk werden in verband met de metamorphose Anuren onderzocht; SCHOTTÉ vond bij Urodelen, dat totale hypophysectomie, uitgevoerd vóór het begin van de gedaanteverwisseling, deze onmogelijk maakt. Voerde hij dezelfde operatie uit, nadat de gedaanteverwisseling begonnen was, dan werd deze hierdoor niet onderbroken. Aangezien voor de neotenie juist karakteristiek is, dat de potentie om te metamorphoseeren bewaard blijft, kan men in verband met SCHOTTÉ's resultaten, bij de aanwezigheid van neotenie geen hooggradige atrophie van de hypophysis verwachten. Inderdaad is dit niet het geval.

HAHN (1912) onderzocht een vijftal reuzenlarven van Rana esculenta en constateerde bij allen vergrooting van de distale lob der hypophysis. Hij was het, die de afwijking, welke deze dieren vertoonen, voor het eerst in verband bracht met storingen van het

endokriene stelsel. Latere onderzoekingen hebben HAHN's resultaten bevestigd. De lobus anterior van het door MARIE BOLTEN onderzochte dier bezat $\frac{5}{4}$ × de normale grootte. Na volledige thyreoidectomie, verkregen E. R. en M. M. HOSKIN reuzenlarven, die eveneens vergrooting van den lobus anterior der hypophysis vertoonden. Genoemde auteurs schrijven dezen reuzengroei aan een opgetreden hyperpituitarisme toe (Zulks in overeenstemming met den reuzengroei bij zoogdieren, die eveneens samengaat met abnormale vergrooting van den lobus anterior van de hypophysis). Het schijnt dus, dat ontwikkelings-storingen en vooral reuzengroei bij Anuren verband houden met abnormaliteiten van de hypophysis.

Neotenische dieren zijn echter volstrekt niet identiek met reuzenlarven. De eersten vertoonen geen „reuzengroei", ook al worden ze soms iets grooter dan hun normale soortgenooten. Indien hyperplasie van den lobus anterior zoowel bij Anuren als bij Urodelen reuzengroei tengevolge zou hebben, dan zou men dezen wél bij de reuzenlarven, maar niet bij de neotenische exemplaren kunnen verwachten.

Van belang is in dit verband, de totale afmeting van het ons interesseerende orgaan. SKLOWER nam, evenals voor de thymus, ook voor de hypophysis aan, dat een nauw verband bestaat tusschen grootte en activiteit. Volumineuze organen zouden krachtiger functioneeren dan kleine.

De organogenese van de hypophysis heeft voor ons vraagstuk maar weinig belang, aangezien ze bij normale en afwijkende larven (verkregen uit eieren van neotenische ouders) op precies dezelfde manier verloopt. RYOGEN SUMI heeft dit proces uitvoerig beschreven voor Diemictylus viridescens; bij Triton taeniatus verloopt het op ongeveer dezelfde manier, zoodat naar SUMI's artikel verwezen worden kan. Slechts zij opgemerkt, dat de pars anterior reeds volledig gedifferentieerd is, vóórdat de thymus en het thyreoid zich differentieeren; misschien begint het functioneeren van de hypophysis eerder tijdens de ontwikkeling dan van beide andere organen (Zie ERWIN THOMAS).

De grootte van de hypophysis werd door mij beoordeeld naar

het oppervlak van haar ventrale projectie. Ook bij dit orgaan zijn dikte en oppervlak ongeveer evenredig.

Het oppervlak van de hypophysis bedraagt bij normale larven, waarbij het thyreoid reeds rijkelijk van bloed voorzien was: 0,60 mm². Zoodra de hyperplasie van de schildklier volledig was, bedroeg dit oppervlak: 0,92 mm². De vergrooting van de hypophysis, die plaats had, was dus niet onbelangrijk. Dit feit maakt het hoogst twijfelachtig, of vergrooting van de pars anterior verband houdt met abnormalen grootte-groei en vertraagde differentiatie, zooals HAHN meende, dat bij Anuren het geval is.

Tijdens de metamorphose wordt ook de hypophysis van Rana grooter. SKLOWER constateerde een volume-toename van 9 ×.

De hypophysis neemt bij Triton taeniatus tijdens de metamorphose niet wederom af in grootte. In tegenstelling met de thymus, blijft dit orgaan voortdurend in omvang toenemen, zij het ook langzaam. Direkt na afloop van de gedaanteverwisseling bedroeg het oppervlak van de ventrale projectie van dit orgaan 0,98 mm². Bij volwassen, normale exemplaren, bedroeg dit oppervlak gemiddeld: 3,06 mm².

Treffen wij nu bij de reuzenlarve een abnormaal groote hypophysis aan? Dit zou in overeenstemming zijn met de theorie, het is echter niet het geval. De ventrale projectie van de hypophysis had bij dit exemplaar een oppervlak groot 1,60 mm². Dus ongeveer de helft van de bij normale, volwassen exemplaren gevonden waarde. In aanmerking nemende, dat deze reuzenlarve 46 mm. lang was, dus ongeveer de helft van de lengte der normale volwassen dieren bereikte, mag men de gevonden waarde als absoluut normaal beschouwen. Immers verloopt de grootte-toename van de hypophysis van Triton taeniatus steeds ongeveer parallel aan de lichaamslengte. Een normaal, gemetamorphoseerd exemplaar van 43 mm. lengte bezat een hypophysis, waarvan het oppervlak der ventrale projectie 1,57 mm². bedroeg. Indien bij de reuzenlarve een de ontwikkeling remmende invloed van de hypophysis uitgaat, dan heeft deze in geen geval invloed op de afmetingen van dit orgaan.

Ook de hypophysis van neotenische exemplaren vertoont geen

bijzonderheden. Het oppervlak van de mediane projectie bedroeg gemiddeld: 3,79 mm². (Normale dieren: 3,06 mm².) Bedenken wij hierbij, dat neotenische dieren normale soortgenooten in het algemeen een weinig in lengte overtreffen, dan mogen wij aannemen, dat de afmetingen van de hypophysis ook bij deze afwijkende dieren normaal zijn.

Indien de grootte-toename tijdens het begin van de gedaanteverwisseling voor dit proces van overwegend belang was, dan zou men bij den demi-Triton eveneens een toename in grootte moeten aantreffen. Deze treedt echter niet op: de hypophysis was gemiddeld zelfs kleiner dan die van de neotenische exemplaren. Het oppervlak van de ventrale projectie bedroeg bij de demi-Tritons gemiddeld: 3,25 mm². (neotenische dieren: 3,79 mm²., normale exemplaren: 3,06 mm²).

Uit het bovenstaande blijkt, dat de afmetingen van de hypophysis geen verband houden, met het optreden van neotenie, of met het overgaan van neotenische exemplaren in demi-Tritons. De bij de demi-Tritons vastgestelde waarden doen bovendien de vergrooting van de hypophysis juist vóór de metamorphose aan belangrijkheid verliezen. Het blijkt immers, dat de gedaanteverwisseling niet gebonden is aan vergrooting van de hypophysis.

De hypophysis van larven, die zich uit eieren van neotenische ouders ontwikkelden, waren volkomen normaal van afmeting in verband met hun lengte.

Gedurende de gedaanteverwisseling treden cytologische veranderingen in de hypophysis op.

De pars anterior van de volwassen dieren is samengesteld uit twee celtypes. Het eene type bevat zeer groote, bijzonder sterk kleurbare, en verder structuurlooze massa's; het andere type bevat slecht kleurbare kernen. Het plasma van het eerste type is homogeen, dat van het tweede type echter rijk aan granula (fig. 37). Zoodra een normale larve de metamorphose nadert, treden tevens de chromophile elementen op. Oorspronkelijk is het geheele orgaan opgebouwd uit het chromophobe celtype (fig. 38).

Indien men bij larven van Urodelen de hypophysis wegneemt,

dan blijft de metamorphose uit (SCHOTTÉ). Daardoor verkrijgt men den indruk, dat de chromophile cellen stoffen produceeren, die voor het begin van de gedaanteverwisseling onmisbaar zijn. Zoodra dit proces eenmaal begonnen is, verliest de hypophysis voor het verder verloop er van zijn beteekenis; totale hypophysectomie in dit stadium onderbreekt de metamorphose niet.

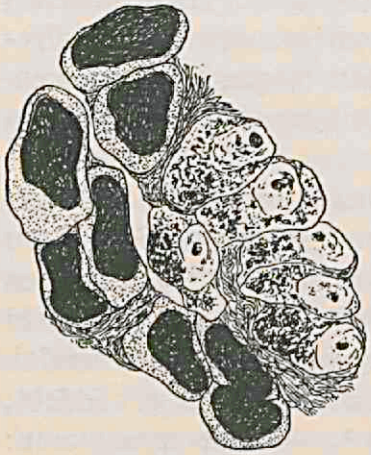


Fig. 37.

Een lobje van de pars anterior der hypophysis, van een volwassen, normaal exemplaar van Triton taeniatus. × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Samengaande met de eerste kenteekenen van de thyreoid-hyperplasie en met de thymus en de hypophysis vergrooting, ontstaan in de pars anterior, de chromophile elementen. Wij treffen dan chromophobe cellen aan, waarin de granula tot zich donker kleurende massa's samenballen. Tenslotte vormen zich dan die cellen, waarvan de inhoud grootendeels ingenomen wordt door een homogene massa en waarin geen nucleus meer is te onderscheiden. Talrijk zijn de chromophile cellen reeds in de pars anterior van een pas gemetamorphoseerd dier. Het orgaan komt dan in bouw geheel overeen met dat van een volwassen, normaal exemplaar.

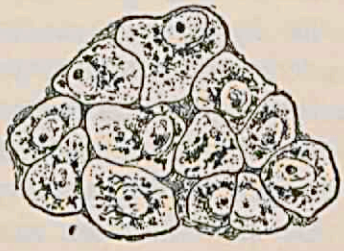


Fig. 38.

Een lobje van de pars anterior der hypophysis van een normale larve van Triton taeniatus × 900, op $\frac{2}{3}$ verkl.

Het is volstrekt niet onmogelijk, dat de hierboven beschreven veranderingen van de hypophysis, voor het verloop van de metamorphose, onmisbaar zijn. Een ander vraagstuk is, of ze de gedaanteverwisseling tengevolge hebben. Indien dit zoo is, dan zou men in de hypophysis van niet gemetamorphoseerde dieren, geen chromophile elementen moeten

aantreffen. Zoowel de reuzenlarve, als de neotenische exemplaren, bezitten een hypophysis, die niet van die van een normaal dier is te onderscheiden. Het is daarom overbodig een afbeelding van deze organen te geven. Ook de oudere larven, die zich uit eieren van neotenische dieren ontwikkelden (die van 12 mm. en van 26 mm. lang), bezaten een hypophysis, die geheel en al in structuur overeenkwam met die van een volwassen, normaal exemplaar.

De noodzakelijke aanwezigheid van de hypophysis voor het beginnen van de metamorphose is door SCHOTTÉ bewezen. Bij ontstentenis van een goed functioneerende schildklier is een normaal ontwikkelde hypophysis echter niet in staat de gedaanteverwisseling te doen beginnen. In geen geval is de hypophysis het orgaan, dat de doorbloeding en de daarop volgende hyperplasie van het thyreoid beheerscht; beide processen bleven uit bij reuzenlarven en neotenische exemplaren; niettemin was hun hypophysis, zoowel wat den histologischen bouw als wat de grootte betreft, normaal.

Neotenie wordt niet veroorzaakt door afwijkingen van de hypophysis.

IV.

Indien men larven van salamanders een injectie geeft met schildklier-extrakt, of indien men aan dergelijke dieren schildklier te eten geeft, dan reageeren zij daarop door te metamorphoseeren. Anuren-larven reageeren op dezelfde manier. Bij dergelijke experimenten geraken plotseling groote hoeveelheden schildklierincreet in de circulatie van de proefdieren. Het gevolg hiervan is de metamorphose.

De op deze wijze geforceerde gedaanteverwisseling, verloopt niet geheel normaal (HERINGA); maar het resultaat is toch altijd, dat de larvale vorm overgaat in dien van het volwassen dier. Deze overgang beteekent niet uitsluitend afbraak of herbouw van verschillende organen (kieuwen, hyo-mandibulair skelet, caudale-vin, arterieel-systeem enz.); maar tevens worden door het landleven aan verschillende organen geheel andere eischen gesteld, dan tijdens het waterleven (o. a. aan de huid). Deze veranderingen zijn zóó ingrijpend, dat een salamander, die na de metamorphose gedwongen wordt het aquatische leven voort te zetten, na korten tijd sterft. Brengt men volwassen exemplaren gedurende de periode van het landleven in het water, dan sterven deze dieren eveneens binnen een paar uren. De geheele organisatie van dergelijke dieren is op het landleven ingesteld; een plotseling opgedrongen waterleven wordt voor hen verderfelijk.

Uitvoerig beschreef ik in het voorafgaande hoofdstuk de hyperplasie van het thyreoid, die optreedt vóór het begin van de metamorphose. Ook wees ik op het feit dat daarbij zeer veel kolloied verbruikt wordt, waarvan verslapping van de acini het gevolg is. De veranderingen, die het thyreoid bij deze hyperplasie doormaakt,

verloopen betrekkelijk plotseling. Vóór dien werd veel kolloied gevormd, de follikels namen voortdurend in omvang toe en het klierepitheel vertoonde het beeld van groote activiteit. De in de larvale schildklier verzamelde increet-hoeveelheid, wordt vóór het begin van de gedaanteverwisseling plotseling sterk aangesproken. Het gevolg hiervan is: een groote toename van schildklier-hormon in de circulatie, evenals door GUDERNATSCH en zijn navolgers verkregen werd met behulp van kunstmatige middelen. Het organisme reageert in beide gevallen op dezelfde manier; n.l. door metamorphose. Dat na voedering van thyreoid-praeparaten inderdaad veranderingen in de bloedsamenstelling van Amphibiën-larven optreden, werd photo-chemisch door REMOTTI aangetoond. Helaas ontbreken nog dergelijke onderzoekingen van het bloed-serum van normale larven gedurende hun metamorphose.

Wij zien hier dus een parallel in den toestand, die kunstmatig wordt tot stand gebracht, en die, welke normaliter in het aan de gedaanteverwisseling voorafgaande stadium ontstaat; in beide gevallen heeft overstrooming van het organisme met schildklierhormon plaats.

Hierbij doet zich de vraag voor: welke verschijnselen veroorzaken de plotselinge hyperplasie van het thyreoid en de daarmede samengaande belangrijke afgifte van increet?

Op deze vraag geven de resultaten van de physiologische proeven geen antwoord; men was in staat het effect van een tot metamorphose voerende schildklier-hyperplasie kunstmatig te verkrijgen; de feitelijke oorzaken voor de gedaanteverwisseling liggen elders.

Vervangt men de normale functie van de schildklier door een injectie met thyreoid-hormon, schakelt men dit orgaan dus als het ware uit, dan atrophiëert het (JENSEN 1920). Gedurende de normale metamorphose neemt de hoogte van het klierepitheel eveneens af; men zou dit verschijnsel kunnen opvatten als een begin van atrophie. In dit geval heeft echter, naast kolloied afgifte, hyperplasie plaats. De mogelijkheid tot herstel werd geschapen. Niet aldus bij het ingrijpen op een willekeurig stadium; het begin van atrophie wordt dan niet door hyperplasie gecompenseerd.

MORRIS HOSKINS heeft bewezen, dat de aanwezigheid van het thyreoid voor de latere stadia van de gedaanteverwisseling niet noodzakelijk is. Zij transplanteerde in de staart van jonge kikkerlarven thyreoidea, nadat ze bij dezelfde larven eerst totale thyreoidectomie had uitgevoerd. Zoodra nu de eerste kenteekenen van de metamorphose zich voordeden, coupeerde zij de staart met de, zich daarin bevindende, schildklier. Hierdoor werden de proefdieren dus thyreoidloos; hun gedaanteverwisseling werd echter niet onderbroken. Dergelijke proeven werden nooit bij Urodelen-larven herhaald; de afname van de activiteit van hun schildklier tijdens hun metamorphose, wijst op een voortdurend afnemende beteekenis van dit orgaan voor het verloop van dit proces. Herbouw en follikelvorming treden dan op, maar de produktie van increet vermindert.

Niet de hyperplasie van het thyreoid, de kolloied-afgifte heeft de metamorphose tengevolge en is dus, wat de gedaanteverwisseling betreft, het wezenlijke van de veranderingen, die de schildklier ondergaat.

Sommige auteurs (SWINGLE 1923, SEMBRAT) meenden, dat de schildklier van de Amphibiën na de metamorphose geen rol meer speelt. Totale thyreoidectomie wordt door de volwassen dieren goed verdragen.

Indien deze opvatting juist is, dan wordt de beteekenis van den jaarlijkschen cyclus, dien het thyreoid van de Amphibia doorloopt, volkomen onbegrijpelijk. SKLOWER toonde het bestaan van een dergelijken cyclus aan voor de schildklier van Rana temporaria; in het voorafgaande hoofdstuk beschreef ik dien voor het thyreoid van Triton taeniatus.

Tijdens den bronsttijd, dus gedurende de jaarlijksche periode van leven in het water, neemt de doorbloeding van de schildklier toe. Hiermede gaat een groot verbruik van kolloied samen. Dan volgt wederom de overgang tot het landleven. Ook gedurende de jaarlijksche periode verzet het thyreoid zich tegen groot kolloied-verbruik; het orgaan hypertrophiëert. Aangezien de doorbloeding wederom afneemt, overtreft vervolgens de kolloied-vorming de increet-afgifte. Ook hier zien wij op een periode van maximale doorbloeding, een stadium van herstel volgen. Eerst nadat de acini grootendeels ge-

ledigd zijn, heeft reactie plaats; bij de volwassen dieren niet in den vorm van hypertrophie.

Bij het begin der eerste periode van het landleven, treffen wij een schildklier aan, in een stadium van herbouw, maar functioneel in rust. Aan het einde van de jaarlijksche aquatische periode, heeft geen herbouw plaats, maar aanvulling van de verbruikte kolloïed-voorraad. Hangt dit verschil samen met de krachtige spermatogenese of ovogenese, die optreedt direkt na de bronst? Waarschijnlijk is dit niet.

De geheele jaarlijksche cyclus van het thyreoid, ontbreekt bij de neotenische dieren, naast een ongestoord functioneeren van de geslachtsklieren.

De wisseling van het milieu, speelt hier de hoofdrol; bij ontstentenis hiervan, ontbreekt zoowel kolloïed-verbruik, als hypertrophie. *Steeds gaat milieu wisseling samen met kolloïed-verbruik.* Tijdens den jaarlijkschen cyclus, eischt de overgang van het land- in het waterleven, de increet voorraden op. Bij de permanent in het water levende neotenische exemplaren, ontbreekt daarom de jaarlijksche cyclus van de schildklier geheel en al.

Wij zagen, dat de larven afkomstig uit eieren van neotenische dieren, een schildklier bezitten, die zich gebrekkig ontwikkelt. De vorming van kolloïed was buitengewoon sterk vertraagd, zoodat de schildklier van deze dieren het wintertype verkrijgt, vóórdat de voor een gedaanteverwisseling noodzakelijke increet hoeveelheden aanwezig zijn. Treedt in deze thyreoidea rijkelijker doorbloeding op, dan blijft de metamorphose uit, aangezien de overstrooming van het organisme met schlidklier increet niet plaats heeft. Het weinige kolloïed dat ontstond, was bovendien grootendeels van abnormale samenstelling (metachroom). Deze gebrekkig ontwikkelde schildklieren, reageeren niet op de toegenomen doorbloeding met hyperplasie. Daarentegen is atrophie van een gedeelte van het klier-epitheel er het gevolg van. In het normale geval treedt de rijkelijke doorbloeding op in een krachtig functioneerend orgaan; bij de abnormale larven wordt deze uitgesteld tot het najaar; het thyreoid verkeert dan reeds in een rustend stadium. Wellicht hangt daarmede

het uitblijven van de hyperplasie samen. Dikwijls wordt aangenomen, (o. a. door SCHREIBER), dat reuzenlarven ontstaan uit zeer laat in het jaar gelegde eieren. Niet onmogelijk treedt ook dan de krachtige doorbloeding van de schildklier pas op, wanneer dit orgaan is overgegaan in het ruststadium; terwijl gedurende den korten tijd, die voor de ontwikkeling beschikbaar was, geen voldoende increet gevormd werd, om een metamorphose tengevolge te hebben. Atrophie vertoont het thyreoid van de reuzenlarven echter niet; bovendien bevatten de blaasjes betrekkelijk veel increet. Waarschijnlijk is het in dit geval beter om aan te nemen, dat gedurende den eersten zomer de doorbloeding van de schildklier totaal is uitgebleven.

De schildklieren van de neotenische dieren herbergen enorme kolloied-hoeveelheden. Zonder eenigen twijfel zijn die voldoende om de metamorphose op te wekken, indien ze in de circulatie geraken. De afgifte van increet aan het bloed is bij deze dieren gestoord, zoodat het voorhanden schildklier-increet zonder invloed op het verloop van de metamorphose blijft. Dat het increet van grootendeels geatrophiëerde thyreoidea zijn invloed op het organisme niet verliest, toonde SWINGLE (1922) aan. Hij transplanteerde de gedegenereerde thyreoidea van reuzenlarven van Rana calamita in normale, jonge, larven. Daarbij had resorptie van de transplantaten plaats, met als gevolg, dat de jonge larven veel vroeger metamorphoseerden, dan de onbehandelde contrôle-dieren. Dergelijke experimenten werden nog niet verricht bij Urodelen. In ieder geval leveren ze het bewijs, dat ook grootendeels geatrophiëerde thyreoidea van de Amphibia, actief increet kunnen bevatten.

De schildklier van neotenische exemplaren bevat voldoende increet, om indien dit in de bloedbaan geraakt, gedaanteverwisseling tengevolge te hebben. *De aanwezigheid van deze increet hoeveelheid, verklaart het feit, dat bij neotenische dieren het vermogen om te metamorphoseeren behouden blijft.*

De Perennibranchiaten, die geen metamorphose doorloopen, bezitten zeer kleine, larvaal gebouwde, schildklieren. Over noemenswaarde kolloied-hoeveelheden beschikken deze dieren nooit. (Siren lacertilia maakt hierop een uitzondering, maar vertoont, behoudens

de persisteerende kieuwademhaling, veel overeenstemming met de wèl metamorphoseerende Derotremen (zie VERSLUYS 1924).

Tijdens den bronsttijd neemt de doorbloeding van de schildklier sterk toe. Zonder twijfel oefenen de zwellende capillairen druk uit op de follikels. Bij neotenische dieren ontbreekt dit stadium van toenemende doorbloeding, indien zij in hun oorspronkelijke omgeving blijven. Maar zij treedt op, zoodra bronstige neotenische exemplaren gedurende eenigen tijd den invloed van de veranderde omstandigheden in het aquarium ondergaan. Dit is het kritieke punt voor het begin van de gedaanteverwisseling van neotenische dieren. Indien de grootendeels geatrophieerde klierepitheliën geen weerstand aan den druk der zwellende capillairen kunnen bieden; worden zij doorbroken, waarvan de reeds beschreven haematomen het gevolg zijn.

Follikel-inhoud en het lumen van de capillairen komen daarbij in direkte verbinding, dientengevolge geraakt kolloied in de circulatie en de metamorphose begint.

Evenals bij de normale gedaanteverwisseling, geraken plotseling betrekkelijk groote kolloied-hoeveelheden in de bloedbaan; aangezien de consistentie van dit increet normaal is, wekt het ook de normale reactie op. De manier waarop in dit geval het thyreoid-hormon wordt afgestaan aan het bloed is natuurlijk geheel verschillend van het normale proces; veel meer overeenkomst bestaat met een injectie. Maar ook deze brengt neotenische Urodelen, n.l. axolotls, tot voortzetting van hun ontwikkeling. Is daarbij de dosatie te klein, dan wordt de metamorphose maar gedeeltelijk doorloopen en ontstaat een demi-Amblystome; is de dosatie daarentegen groot, of worden herhaaldelijk kleine hoeveelheden schildklier-hormon geïnjecteerd, dan ontstaat een volkomen van gedaante verwisselde Amblystoma.

Bij de in gevangenschap optredende haematoomvorming in de schildklier van neotenische exemplaren van Triton taeniatus, heeft slechts doorbreking van enkele der aanwezige follikels plaats. De anderen blijven intact en hun inhoud wordt dus niet aan het bloed afgestaan. Het gevolg hiervan is, dat in totaal maar zeer weinig

increet in de circulatie komt. Evenals bij een te kleine dosatie van thyreoid hormon een axolotl overgaat in een demi-Amblystome; gaat de neotenische Triton taeniatus, indien de inhoud van slechts enkele follikels wordt afgestaan aan het bloed, over in een demi-Triton. In het laatste geval is de „dosatie" afhankelijk van het aantal doorbroken follikels; de demi-Triton was dan ook geen gefixeerd stadium, maar een vorm tusschen volwassen en neotenisch exemplaar staande. Naderde de ééne demi-Triton meer tot het neotenische type (kieuwstompjes, open kieuwspleten); de andere vertoonde meer de karakteristiek van het volwassen dier (geen kieuwstompjes, gesloten kieuwspleten).

JENSEN (1921) slaagde er in om, met behulp van een injectie met jodo-caseine, demi-Amblystomes te verkrijgen. Ik beschreef dat het kolloied, alvorens de follikels te verlaten, van consistentie verandert; o.a. gedeeltelijk, soms zelfs geheel, zijn kleurbaarheid verliest. Natuurlijk hebben deze voorbereidende wijzigingen van het kolloied niet plaats, indien follikelinhoud en bloed direkt in verbinding treden; dit heeft misschien tengevolge, dat het op de abnormale manier in de bloedsomloop rakende increet minder werkzaam is.

Uit de follikels, waarvan de wanden doorbroken werden, verdwijnt een groote hoeveelheid kolloied; het gevolg hiervan is, dat de door het increet op den follikelwand uitgeoefende druk afneemt. Hierdoor eindigt het verder verloopen van de druk-atrophie der cellen van het schildklier epitheel en wordt de regeneratie van dit epitheel mogelijk; hoe deze verloopt, werd reeds door mij beschreven. In de zich uit de overblijfselen van het klierepitheel differentieerende kleine acini, ontstaat eerst metachroom-kolloied; pas na verloop van geruimen tijd, wordt normaal increet gevormd. Tevens degenereeren de kolloied-resten, die overbleven in de verscheurde blazen. Dat zij verder een stimulans voor het doorzetten van de metamorphose zouden leveren is onwaarschijnlijk. De onvolledige resorptie van de groote hoeveelheden in de neotenische schildklier opgehoopt normaal increet, is het gevolg van den korten duur van de doorbloeding, die wederom snel afneemt en bovendien steeds minder intensief is, dan die, welke bij normale exemplaren

gedurende den bronsttijd optreedt. De regeneratieve processen, die volgen op de haematoom-vorming, stellen den demi-Triton wederom in het bezit van een voorraad increet en verleenen dit dier de potentie om zich tot een volledig gemetamorphoseerd dier te ontwikkelen; mits een stadium van rijkelijke thyreoid-doorbloeding gunstige voorwaarden schept voor den afvoer der geproduceerde voorraden. De weinige follikels waaruit de schildklier van de larven, die zich uit de eieren van neotenische dieren ontwikkelden, is samengesteld, zijn niet normaal. Hun klierepitheel bleef laag en produceerde aanvankelijk metachroom kolloied. Reeds voordat de follikel-differentiatie volledig verloopen was, vertoonden sommige acini ten opzichte van de overige abnormale vergrooting, naast atrophie van hun klierepitheel. De hoeveelheid gesecerneerd kolloied was zeer gering en de metamorphose werd dan ook zeer lang uitgesteld. Zonder eenigen twijfel bestaat hier hypothyreoidisme. Deze larven bereiken in het aquarium nooit meer dan de normale lengte, zoodat dit hypothyreoidisme niet aan die invloeden welke den groottegroei stimuleeren, maar de differentiatie onderdrukken (thymus?), den vrijen teugel laat. (Ik wil echter de oorzaak van de vertraagde ontwikkeling van de uit „neotenische" eieren ontstane larven, volstrekt niet aan den invloed van het hypothyreoidisme toeschrijven. Integendeel meen ik, dat de invloed van de schildklier op de ontwikkeling van de larven maar zeer gering is. De belangrijke functie van dit orgaan komt pas tot uiting bij de metamorphose. Eerder moet men in de vertraagde ontwikkeling van genoemde larven een erfelijk verschijnsel zien). Evenmin gaf dit hypothyreoidisme aanleiding tot het ontstaan van neotenie; na een winter als larve in het water te hebben doorgebracht, metamorphoseerden deze dieren den daaropvolgenden zomer. Zeer langzaam scheen de daartoe noodzakelijke hoeveelheid schildklier-hormon tenslotte toch bijeengegaard te zijn.

Bij de reuzenlarve is dit alles geheel anders!

Hier vonden wij een groot larvaal thyreoid, samengesteld uit een normaal aantal follikels, die allen een normaal klierepitheel bezaten. De schildklier had hier in verhouding tot de toename in grootte

van het geheele dier, eveneens in omvang gewonnen. Er bestond geen enkele eigenaardigheid, die dit thyreoid vergelijkbaar maakt met dat van een neotenisch exemplaar. Kenteekenen, die men met hypothyreoidisme in verband zou kunnen brengen, vertoont deze schildklier niet. Slechts had noch afgifte van den kolloied-voorraad, noch regeneratieve hyperplasie plaats gehad; steeds blijven de sporen van die processen herkenbaar. Maar bij de reuzenlarve had wél abnormale grootte-groei plaats. Deze treedt dus op in verband met een normaal gebouwde schildklier. In de reuzenlarve werden geen afwijkende organen aangetroffen. Aangezien grootte-groei een karakteristicum voor een larve is, ging deze ongestoord verder. Het abnormale verschijnsel wat de reuzenlarve vertoont, is het uitblijven van de plotselinge, zeer krachtige, doorbloeding van de schildklier.

Er zijn dus twee verschillende oorzaken waardoor gedurende den eersten zomer de metamorphose kan uitblijven:

1e. De schildklier levert zóó weinig increet, dat vermeerderde doorbloeding geen voldoende kolloied-resorptie tengevolge heeft. (Larven van neotenische ouders).

2e. Bij een normaal ontwikkelde schildklier, blijft de doorbloeding, daarmede dus de kolloied-resorptie, uit (Reuzenlarven).

Wij zullen thans nagaan, welke invloeden de schildklieren doen veranderen. In het tweede hoofdstuk beschreef ik uitvoerig het milieu, waarin de neotenische exemplaren van Triton taeniatus worden aangetroffen. Ik gaf bij die beschrijving tevens een paar punten op, die gezamelijk het milieu waarin neotenie ontstaat kenmerken.Groot is de invloed van het jodium op de Urodelen-schildklier en in de eerste plaats zou men bij het optreden van de afwijkingen aan een gebrek aan dit element kunnen denken. Talrijke auteurs brengen het optreden van krop bij den mensch met jodium-deficientie in verband (Hunziker). Reeds deelde ik mede, dat het niet mogelijk is een van de vormen van krop, zooals die bij den mensch voorkomen, te identificeeren met de afwijkingen die het thyreoid van een neotenische Urodele vertoont. Vandaar dat ik het beter achtte, in dit geval, het woord „krop" niet te gebruiken.

Uit de wateranalyse bleek, dat in het milieu waarin neotenie ontstond, geen gebrek aan jodium aanwezig was. (Het water te Baarn bevatte 1,2 γ, dat te Hilversum 3,0 γ, dat uit den Zeister boschvijver waarin neotenie niet voorkomt 1,0 γ jodium per liter.) Het aquarium waarin de gevangen neotenische exemplaren werden overgebracht, was gevuld met leidingwater uit Utrecht; dit bevat volgens MEERBURG: 1,2 γ jodium per L. Overbrenging in het aquarium beteekende voor de neotenische dieren óf geen verandering van het jodium gehalte (Baarnsche exemplaren) óf een vermindering daarvan (Hilversumsche exemplaren). Niettegenstaande dit feit, begon na de milieuwisseling dikwijls de metamorphose.

Zonder twijfel oefent het jodium wel grooten invloed op de Urodelen-schildklier uit. SWINGLE (1923) meende zelfs, dat het jodiumion bij deze dieren het actieve principe van het schildklier hormon vormt. Het gelukte aan HIRSCHLER jonge axolotls tot gedaanteverwisseling te dwingen, door een jodium kristalletje onder hun huid te brengen. Daarentegen verkreeg JENSEN (1920 en 1921), die met verschillende jood-eiwit verbindingen experimenteerde, hiermede uiteenloopende resultaten, hoewel hij in alle gevallen het jodium-gehalte van het bloed verhoogde.

Ongetwijfeld is de aanwezigheid van jodium voor het ontstaan van een normaal increet van de schildklier onontbeerlijk. De invloed die dit element op het thyreoied van de Urodelen uitoefent, is voor ons vraagstuk van minder beteekenis. Immers wees de wateranalyse duidelijk uit, *dat het jodium-gehalte van het milieu, waarin neotenie optreedt, voor het ontstaan van deze afwijking van geen belang is.*

Het door HIRSCHLER met behulp van een jodium-kristalletje verkregen effect, is in zooverre onbelangrijk, omdat het noch de spontane gedaanteverwisseling van axolotls, noch de resultaten van de proeven door MARIE VON CHAUVIN genomen, verklaart. Hij verhoogde het jodium gehalte van het bloed van zijn proefdieren dermate, als nooit in de natuur voorkomt. In geen geval mag men uit zijn resultaten afleiden, dat bij alle axolotls een jodium deficit

voorhanden is. De door hem verkregen metamorphosen waren het gevolg van een overmaat van jodium.

De invloed van de temperatuur op het ontstaan van neotenie werd reeds door mij beschreven. Uit het feit, dat deze afwijking waar ze eenmaal voorkomt, jaar in jaar uit optreedt, blijkt reeds, dat de warmte van den zomer, of het vroeg invallen van den herfst, van geen beteekenis is voor de ons interesseerende verschijnselen. Wel was ADLER in staat om met behulp van sterk wisselende temperaturen degeneratie van de thyreoidea van Anuren-larven kunstmatig te verkrijgen. Hij stelde zijn proefdieren aan grooter temperatuurschommelingen bloot, dan in de natuur ooit voorkomen. ADLER was zich hier wel van bewust; hij meende volstrekt niet met behulp van zijn experimenten het onstaan van „neotenie" verklaard te hebben, slechts de mogelijkheid of de temperatuur bij het ontstaan van deze afwijking een rol zou kunnen spelen, werd door hem onderzocht. Hij kwam tot het resultaat, dat dit inderdaad het geval is. Aangezien bij Anuren geen neotenie voorkomt, was zijn materiaal al zeer ongelukkig gekozen. Bovendien stamden zijn series proefdieren steeds van één paartje, terwijl het hem onbekend was, in hoeverre erfelijke factoren de ontwikkeling van de schildklier der Anuren kunnen beïnvloeden.

Indien men de invloed van exogene factoren op de ontwikkeling wil vaststellen, dan komt het mij voor, dat men mogelijke afwijkingen, die op erfelijkheid berusten, moet elimineeren door juist materiaal van verschillende herkomst te gebruiken. Ik geloof niet, dat de proeven van ADLER ons nader gebracht hebben tot de kennis van de oorzaken der neotenie. In de natuur optredende verschijnselen, kunstmatig, langs tegen-natuurlijken weg te verkrijgen en daaruit conclusies te trekken, is eerder verwarrend dan verklarend. Zelfs waar ADLER in enkele gevallen kikker-larven verkreeg, die niet metamorphoseerden, althans zeer lang hun gedaanteverwisseling uitstelden, (van neotenie was dus geen sprake!) mag men aannemen, dat deze afwijking in de natuur zeker niet op die wijze optreedt als ze werd geforceerd in ADLER's experimenten. Dat noch de voorhanden hoeveelheid voedsel, noch de helling van de oevers van het

water, waarin de neotenie voorkomt, voor het ontstaan van deze afwijking van beteekenis zijn, werd reeds door mij in het tweede hoofdstuk uiteengezet.

Naast de jodium-deficientie theorie, bestaat de krop „noxe" theorie. Het wezen van de noxe, die bij den mensch en de huisdieren de krop zou veroorzaken, is onbekend. Het „kropgift" zou aanwezig zijn in het drinkwater, dat in kropgebieden wordt gebruikt, zoodat men wel van „kropwater" spreekt (FALTA, APERT).

Het water waarin de afwijkende dieren gevonden werden, was zeer rijk aan organische bestanddeelen, getuige het zeer hooge permanganaat verbruik (Zeist: 8,3; Baarn 29,0, Hilversum 48,1 mgr. permanganaat per Liter). Het leidingwater waarmede het aquarium gevuld werd, bevatte natuurlijk geen organische bestanddeelen. JENSEN (1920) toonde aan, dat jodium aan sommige eiwitten gebonden, geen invloed meer op de gedaanteverwisseling uitoefent; het is niet uitgesloten, dat in het slootwater het jodium aan organische stof gebonden was en daardoor inactief gemaakt werd.

Indien wij het bestaan van een noxe in het water waarin neotenie optreedt aanvaarden, dan wordt het verklaarbaar, waarom de metamorphose na kunstmatige milieuwisseling bij neotenische exemplaren van Triton taeniatus begint.

De axolotl blijft echter in alle aquaria neotenisch en dit feit is niet met behulp van een hypothetische, verder ondefinieerbare, noxe te verklaren. Reeds werd beschreven dat de schildklier van de axolotl afwijkingen vertoont, die geheel met die van de neotenische exemplaren van Triton taeniatus overeenstemmen. In alle aquaria (behoudens zeldzame uitzonderingen, ENDERLEIN) een, de schildklier doorbloeding belemmerende noxe aan te nemen, overschrijdt verre de grenzen der waarschijnlijkheid.

Geheel identiek is de neotenie van de axolotl met die van Triton taeniatus niet. De afwijking bij het eerstgenoemde dier blijft ook na overbrenging in een ander aquarium bestaan, dus na milieuwisseling; bij laatstgenoemde soort maakt milieuverandering aan de neotenie een einde. Triton taeniatus reageert dus op de door veranderde omstandigheden opgewekte prikkels door te metamor-

phoseeren; de axolotl is steeds stabiel neotenisch. Aangezien stabiele exemplaren ook worden aangetroffen bij Triton taeniatus (ik herinner aan het exemplaar dat ruim drie jaren onveranderd voortleefde in het aquarium!) mag men geen absoluut verschil tusschen de neotenie van de axolotl en die van Triton taeniatus aannemen. Hoogstens bestaat een gradueel onderscheid; de neiging om te metamorphoseeren is bij de axolotl veel krachtiger onderdrukt, dan in vele gevallen bij Triton taeniatus het geval is. Ook bestaan er geen histologische verschillen in den bouw van de schildklier van beide neotenische vormen, die er op wijzen zouden, dat de neotenie in beide gevallen op verschillende manier tot stand kwam. Hoewel het milieu bij het ontstaan van de neotenie bij Triton taeniatus een belangrijke rol speelt, zijn er toch aanwijzingen, die de aandacht vestigen op van de omgeving onafhankelijke factoren, die hun invloed op het ontstaan van deze afwijking doen gelden. Op grond van het bepalen van het aantal follikels waaruit het thyreoid van Amblystoma opacum is samengesteld, concludeerde UHLENHUT: (1928) „It is of interest in this connection, that the inclination towards a higher or lower number of follicles may be inherited." Ik vestigde de aandacht op het feit, dat alle onderzochte larven, die van neotenische ouders afkomstig waren, een thyreoid bezitten, dat uit buitengewoon weinig acini is samengesteld. Hoogst waarschijnlijk speelt hier een erfelijke factor een rol. Immers ontwikkelden zich deze larven in een aquarium, waarin neotenische exemplaren dikwijls metamorphoseerden, zoodat het milieu waarin ze opgroeiden allerminst geschikt was voor het ontstaan van neotenie. Niettegenstaande dit feit vertoonden de schildklieren van deze larven, in aanleg die eigenaardigheden, welke ik zonder uitzondering bij neotenische exemplaren volledig ontwikkeld aantrof. *Deze dieren waren gepraedisponeerd om zich tot neotenische exemplaren te ontwikkelen.* Dit geschiedde echter niet, want het milieu waarin ze opgroeiden was ongunstig voor het zich ontwikkelen van de afwijking.

Of de schildklier van jonge axololts eveneens gepraedisponeerd is om zich tot een neotenisch orgaan te ontwikkelen weten wij niet. Het voor een vergelijkend onderzoek benoodigde materiaal

ontbreekt. JENSEN (1920) nam het bestaan van een hereditairen invloed aan, hij schreef: „Il faut donc expliquer la permanence de l'état larvaire chez l'Axolotl, comme l'effet d'une hypothyreoïdie héréditaire." Eigenaardig blijft het feit, dat een milieu, gunstig voor het ontstaan van neotenie bij de axolotl (aquarium), juist op de neotenische exemplaren van Triton taeniatus het tegenovergestelde effect uitoefent. Het zijn de exogene invloeden, die de doorbloeding van de schildklier en de daaropvolgende hyperplasie van dit orgaan onmogelijk maken. In daartoe gunstige omstandigheden, kan dit ook geschieden bij normale larven, die zich dan tot reuzenlarven ontwikkelen. Het klierepitheel van hun thyreoidea heeft echter niet de neiging om te atrophieeren, het weerstaat den door den toenemenden follikelinhoud op zijn wand uitgeoefenden druk. Bij de larven die over een hereditair minderwaardige schildklier beschikken, treedt in dit geval wél atrophie van het thyreoid-epitheel op; deze belet de afgifte van het gevormde increet.

Ik heb in het voorafgaande uitsluitend gesproken over de schildklier, het orgaan dat een stimuleerenden invloed op het verloop van de gedaanteverwisseling uitoefent. Wij moeten thans nog even nagaan of hier niet gedacht kan worden aan een remmenden invloed van de thymus. Het histologisch onderzoek van dit orgaan leverde echter, in verband met de neotenie, niets belangrijks op. Geen enkele eigenaardigheid wordt constant bij de thymus van neotenische exemplaren van Triton taeniatus aangetroffen. Wel was dit orgaan kleiner, dan bij het normale dier, maar histologisch bleek het niet mogelijk te zijn om geringe afmeting met hyperfunctie in verband te brengen. Gesteld, dat de thymus een remmenden invloed op de differentiatie uitoefent en een stimuleerenden op de grootte-groei (GUDERNATSCH, zie echter ROMEIS), dan is hiervan bij neotenie weinig te merken. Want vooreerst werden de neotenische exemplaren niet, of maar weinig, grooter dan normaal, vervolgens was hun differentiatie (verbeening van den schedel) veel verder verloopen, dan ooit bij normale larven het geval is. Dat de thymus bij het ontstaan van neotenie een belangrijke rol zou spelen is onwaarschijnlijk.

Bij de reuzenlarven troffen wij een niet geheel normale thymus aan. Het orgaan was groot en er bestond lymphocytose. Aangezien dit dier wél de afmetingen van een normale larve, niet die van een normaal volwassen exemplaar overtrof, is het de vraag of bij deze larven van abnormalen grootte-groei gesproken worden mag. De verbeening van den schedel was bij de reuzenlarven even ver voortgeschreden als bij normale, gemetamorphoseerde, exemplaren van dezelfde lengte. Van een remmenden invloed op de differentiatie viel dus niets te bespeuren.

Ook over de hypophysis kan ik kort zijn. In alle gevallen was dit orgaan geheel en al normaal; zoowel wat de histologie, als wat de afmetingen betreft. Hieruit volgt, dat ook dit orgaan geen rol van beteekenis speelt bij het ontstaan van neotenie.

Er bestaat dus uitsluitend een nauw verband tusschen de afwijkingen van de schildklier en neotenie. Ik was in staat aan te toonen, dat tusschen de functie van dit orgaan en milieu wisselingen een onverbreekbaar verband bestaat. De neotenie is niet het gevolg van een te krachtig functioneerende rem, maar van een ontbrekend stimulans. Aan twee voorwaarden moet voor het ontstaan van neotenie worden voldaan:

1e. Er moet een minderwaardig thyreoid voorhanden zijn. (endogene invloed).

2e. Het milieu moet rijkelijke doorbloeding en daardoor tevens hyperplasie van de schildklier onmogelijk maken (exogene invloed).

Het zelden samentreffen van beide invloeden verklaart de zeldzaamheid van de vindplaatsen van neotenische exemplaren. Wij komen op grond van deze overwegingen tot de volgende resultaten:

1e. *Endogene factoren veroorzaken de praedispositie voor neotenie.*

2e. *Exogene factoren beheerschen het ontstaan van reuzenlarven.*

3e. *Endogene en exogene factoren gezamenlijk veroorzaken het ontstaan van neotenie.*

Vaag zijn deze conclusies zonder eenigen twijfel. De exogene invloeden, die de doorbloeding en de hyperplasie van de schildklieren belemmeren, zijn onbekend. De schildklier zelf speelt bij het ontstaan van neotenie maar een bemiddelende rol, factoren buiten

dit orgaan gelegen, beheerschen zijn ontwikkeling en daardoor indirekt die omstandigheden, welke noodzakelijk zijn, voor een normaal verloop van de metamorphose.

CONCLUSIES.

1e. „Neotenie" is het verschijnsel, dat een dier in larvalen toestand zijn ontwikkeling onderbreekt en dan geslachtsrijp wordt; zonder evenwel het vermogen om zich tot den normalen volwassen vorm verder te ontwikkelen te verliezen.

2e. Indien bij een volwassen vorm sommige larvale kenmerken persisteeren, terwijl de mogelijkheid tot verdere ontwikkeling is uitgesloten, bestaat geen neotenie.
Indien het larvale leven abnormaal lang gerekt wordt, zonder dat geslachtsrijpheid optreedt, evenmin.

3e. Neotenische exemplaren van Triton taeniatus worden jaar in jaar uit in dezelfde vindplaatsen aangetroffen.

4e. Men vindt neotenische exemplaren van Triton taeniatus uitsluitend in geïsoleerde wateren.

5e. De larven, verkregen uit de eieren van neotenische dieren en in het aquarium opgekweekt, ontwikkelen zich abnormaal traag. Hun metamorphose verloopt echter vóórdat zij geslachtsrijp worden.

6e. Indien een neotenisch exemplaar, na kunstmatige milieu verandering, begint te metamorphoseeren, wordt de gedaanteverwisseling nooit geheel volbracht; er ontstaat een vorm die staan blijft tusschen het neotenische en het volwassen stadium. Een dergelijke vorm noem ik: „demi-Triton."

7e. Voor het begin van de gedaanteverwisseling van normale exemplaren treedt plotseling krachtige doorbloeding van de schildklier op, welke gevolgd wordt door hyperplasie van dit orgaan. Blijft deze doorbloeding achterwege, dan heeft geen hyperplasie van het thyreoid en geen metamorphose plaats.

8e. De reuzenlarve bezit een normaal gebouwde, larvale schildklier. De afmetingen van dit orgaan zijn in overeenstemming met die van deze larve.

9e. Neotenische exemplaren bezitten een schildklier, die uit abnormaal weinig, maar zeer sterk vergroote, acini is opgebouwd. Het schildklier-epitheel is grootendeels geatrophieerd.

10e. De larven, afkomstig uit eieren van neotenische dieren, bezitten eveneens schildklieren die opgebouwd zijn uit een abnormaal gering aantal follikels. Ook bij hen vertoont het schildklier-epitheel de neiging om te atrophieeren.

11e. Gedurende den bronsttijd treedt bij normale dieren opnieuw rijkelijke doorbloeding van de schildklier op, welke samengaat met een groot kolloied-verbruik. Hierop volgt een periode van hypertrophie.

12e. Deze cyclus ontbreekt bij neotenische exemplaren. Hij houdt waarschijnlijk geen verband met het functioneeren van de geslachtsorganen maar met de jaarlijks optredende milieu-wisselingen.

13e. Na een betrekkelijk kort verblijf van bronstige neotenische dieren in het aquarium kan ook hun schildklier rijkelijker doorbloed worden. Hierbij ontstaat een haematoom en geraakt veel increet in de circulatie; het gevolg hiervan is de overgang van het neotenische dier in een demi-Triton.

14e. Thymus, noch hypophysis vertoonen in verband met neotenie karakteristieke afwijkingen.

15e. De praedispositie voor neotenie is erfelijk; het ontstaan van de afwijking zelve is afhankelijk van het milieu, waarin de dieren zich ontwikkelen.

GERAADPLEEGDE LITERATUUR.

Adler, Leo. Untersuchungen über die Entstehung der Amphibienneotenie. Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CLXIV. 1916.

Apert, E. Anatomie pathologique de la glande thyroide. Nouvau traité de médecine. Fas VIII Paris. 1925.

Aron, M. Sur le conditionnement des caractères sexuels secondaires chez les Batraciens Urodèles. Compt. Rend. Soc. de Biol. T LXXXV. 1921.

Aschoff, Ludwig. Über das Kropfproblem, besonders den Pubertätskropf in Baden. Vorträge über Pathologie. Jena. 1925.

Bedriaga, J. von. Mittheilungen über die Larven der Molche. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.

Boas, J. E. V. Conus arteriosus und Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1882.

Boas, J. E. V. Über neotenie. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl Gegenbauer. 1896.

Bolau, Hermann. Glandula thyreoidea und Glandula thymus der Amphibien. Zool. Jahrb. Bd. XII. 1899.

Bolk, L. Das Problem der Menschwerdung. Jena. 1926.

Bolten, Marie. Een geval van thyreoidinsufficiëntie bij een kikkerlarve. Nederl. Tijdschr. voor Geneesk. Deel LXX. 1926.

Camerano, Lorenzo. Ricerche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.

Chauvin, Marie von. Über die Fortpflanzung des Amblystoma. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.

Chauvin, Marie von. Über die Verwandlungs-fähigkeit des mexikanischen Axolotl. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd XLI. 1885.

Conklin, E. G. Heredity and environment.
Princeton. 1923.

Cowdry, E. V. The reticular material as an indicator of physiologic reversal in secretory polarity in the thyroid cells of guineapig.
The anat. rec. Vol XXIII. 1922.

Cramer, W. and R. J. Ludford. On cellular activity and cellular structure as studied in the thyroid gland.
Journ. Physiol. Vol LXI. 1926.

Cunningham and Boulenger, Reptiles, Amphibia, Fishes and lower Chordata.
London. 1912.

Duméril, August. Observations sur la reproduction dans la ménagerie des reptiles du muséum d'histoire naturelle, des Axolotls, batraciens urodèles à branchies extérieurs du Mexique, sur leur développement et sur leurs métamorphoses.
Nouv. arch. du mus. d'hist. nat. de Paris. T. II. 1866.

Dragouin, J. et E. Fauré-Fremiet. Étude histologique des phenomènes provoqués chez le Têtard de Rana temporaria par l'alimentation thyroidienne.
Compt. Rend. Soc. de Biol T. LXXXV. 1921.

Ebner, V. von, Ueber einen Triton cristatus Laur. mit bleibenden Kiemen.
Mitt. naturwiss. Ver. f. Steiermark. 1877.

Else, J. Earl, Horace M. Crow and Charles W. Lemery. Regeneration of the thyroid, an experimental study.
Endocrinology Vol. X. 1926.

Entz, G. Allattani Köslemények X bal jr. 1911.

Enderlein, G. Die natürlichen Bedingungen der Entstehung der Landform des Axolotl.
Zool. Anz. Bd. LXI. 1924.

Falta, W. Die Erkrangkungen der Blutdrüsen. Berlin. 1913.

Fremery, P. de. Demonstratie van levende neotenische Triton taeniatus.
Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. ser. 2 Vol XIX. 1924.

Geerts, A. J. C. Notice sur la grande Salamandre du Japon.
Nouv. arch. du mus. d'hist. nat. de Paris. Série II. 1881.

Glaesner, Leopold. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches. (Molge vulgaris).
Jena. 1925.

Gley, E. Die Lehre von der inneren Sekretion.
Abh. und Monogr. aus dem Gebiete der Biol. und Med. Leipzig. 1920.

Goetsch, W. Lebensraum und Körpergrösze.
Biol. Zentr. Bl. Bd. XLIV. 1924.

Graham, Allen. Diseases and Pathology of the Thyroid Gland. „The Thyroid Gland". Clinics of George W. Crile and Associates. Philadelphia. 1923.

Gudernatsch, J. F. Fütterungsversuche an Amphibienlarven. Zentr. Bl. Physiol. Bd. XXVI, 1912.

Hahn, A. Einige Beobachtungen an Riesenlarven von Rana esculenta. Arch. mikr. Anat. Bd. LXXX. 1912.

Hammar, J. A. Über Thymusgewicht und Thymus persistenz beim Menschen. Verh. Anat. Gesell. 1905.

Hammar, J. A. Fünfzig Jahre Thymus-forschung. Arch. mikr. Anat. N. F. Bd. XIX. 1910.

Hammar, J. A. The new views as to the morphology of the thymus gland and their bearing on the problem of the function of the thymus. Upsala Läkareförenings förhandlingar. Ny följd, Bd. XXVII. 1922.

Hart, C. Thymusstudien II. Die Thymus-elemente. Virchows Arch. Bd. CCX. 1912.

Heringa, G. C. Enkele opmerkingen betreffende de thyreoid metamorphose van kikkerlarven. Versl. Afd. Wis- en Nat. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. 1924.

Hesse, Richard. Tierbau und Tierleben; Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig. 1910.

Heyde, H. C. van der. Die Einschmelzung des Schwanzes der Froschlarven. Biol. Zentr. Bl. Bd. XLII. 1922.

Hirschler, Jan. Abrévation, par action de l'iode, de la periode larvaire chez les Batraciens. Compt. Rend. Soc. de Biol. T. LXXXIII. 1920.

Hirschler, Jan. Über Erzwingung und Beschleunigung der Amphibien-metamorphose mittels Jod. Arch. Ent. Mech. Bd. LI. 1922.

Houssay, B. A. Les contradictions dans les études sur les actions des extraits hypophysaires. Compt. Rend. Soc. de Biol. T. LXXXV. 1921.

Hunziker, H. Die Prophylaxe der groszen Schilddrüse. Leipzig. 1924.

Jensen, C. O. Recherches sur la provocation artificielle de la métamorphose chez les Batraciens et notamment chez l'Axolotl. Compt. Rend. Soc. de Biol. T. LXXXIII. 1920.

Jensen, C. O. Partial Metamorphosis in Amblystoma mexicanum. Videnskabelige Medd. Dansk. Nat. Hist. For. København. Bind LXXII. 1921.

Jensen, C. O. The relation of the Thyroid to Irregularities concerning the Metamorphosis in Amphibia.
Videnskabelige Medd. Dansk. Nat. Hist. For. København. BindL XXII. 1921.

Jensen, C. O. Métamorphose provoquéé par l'injection de préparations thyroïdiennes et de thyroxine (Kendall) à des Axolotls ayant subi la thyroidectomie.
Compt. Rend. Soc. de Biol. T. LXXXV. 1921.

Jullien, M. J. Compt. Rend. Soc. de Biol. Vol. XLVIII. 1869.

Kammerer, Paul. Arch. Entw. Mech. Bd. XVII. 1904.

Kerbert, C. Zur Fortpflanzung von Megalobatrachus maximus Schlegel.
Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.

Kollmann, J. Verh. Naturforsch. Ges. Basel. Bd. VII. 1881.

Kollmann, J. Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Correlation der Organe.
Zool. Anz. Bd. VII. 1884.

Kolzow. Zie bij **E. Pawlowsky.** Übersicht der während des Krieges und der Revolution (1914—1921) erschienenen russischen Literatur über einige Fragen der Biologie.
Biol. Zentr. Bl. Bd. XLIII. 1923.

Krestownikow. Zie bij: **E. Pawlowsky.** Übersicht der während des Krieges und der Revolution (1914—1921) erschienenen russischen Literatur über einige Fragen der Biologie.
Biol. Zentr. Bl. Bd. XLIII. 1923.

Kuhn, O. Schilddrüsenfunktion und Neotenie bij Urodelen.
Biol. Zentr. Bl. Bd. XLV. 1925.

Lasowsky, J. M. Zur Morphologie der Drüsenzellen der Schilddrüse.
Virchow's Arch. Path. Anat. und Physiol. Bd. CCLIX. 1926.

Marcus, H. Über die Thymus. Lebenslauf einer Thymuszelle.
Verh. Anat. Ges. 1907.

Marsh, O. C. Observations on the metamorphosis of Siredon into Amblystoma.
Am. Journ. Sc. and Arts. Vol. XLVI. 1868.

Martini, E. Über Eutelie und Neotenie.
Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

Maurer, F. Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse.
Morph. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.

Meerburg, P. A. Het jodiumvraagstuk I.
Versl. en meded. betreffende de volksgezondheid. 1926.

Miyagawa, Yoneji and Wada Kaoru. An experimental study on feeding tadpoles of frogs (Bufo japonicus and Rana nigromaculata) with endocrine organ cells. Sci. Rept. Governm. Inst. Inf. Dis. Tokyo Imp. Univ. Vol. IV. 1925.

Morris Hoskins, M. The relation of the thyroid to certain stages of metamorphosis in frog larvae.
Anat. Rec. Vol. XXIII. 1922.

Müller, W. Über die Entwicklung der Schilddrüse.
Jen. Zeitschr. Med. und Naturwiss. Bd. VI. 1871.

Pasteur. Kort begrip van de Historie der Insecten.
Amsterdam. 1766.

Remane, A. Amphibia, uit: „Biologie der Tiere Deutschlands" von Dr. P. Schulze.
Berlin. 1923.

Remotti, Ettore. Comportamento fotoreactivo in girini e avannotti alimentati con tiroide.
Atti. R. Accad. Naz. Lincei. Cl. Sci. Fis. Mat e Nat. IX. 1926.

Romeis, B. Die Wirkung der Verfütterung frischer Thymus auf Froschlarven.
Arch. Mikr. Anat. u. Entw. Mech. Bd. CIV. 1925.

Rusconi, M. Amours des Salamandres aquatiques.
Milan. 1821.

Sasaki, C. Some notes on the giant Salamander of Japan.
Journ. coll. of sc. Imp. Univ. Japan. Vol I. 1887.

Schimaru, Shiro. Über den Golgi-Apparat in den Schilddrüsenzellen.
Folia Anat. Japonica. Vol. IV. 1926.

Schotté, O. Hypophysectomie et métamorphose des batraciens urodèles.
Compt. Rend. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. Vol. XLIII. 1926.

Schmidt, F. J. J.; G. J. Goddard en J. van der Hoeven. Aanteekeningen over de anatomie van den Cryptobranchus japonicus.
Haarlem. 1862.

Schreiber. Herpetologica europaea. 1913.

Sembrat, K. Nouvelles recherches experimentales sur les facteurs provoquant la métamorphose de l'intestin chez les têtards des Anoures.
Compt. Rend. Soc. de Biol. T. XCII. 1925.

Smith, Betram G. The breeding habits of Amblystoma punctatum.
The Am. naturalist. Vol. XLI. 1907.

Smith, Bertram G. The life history and habits of Cryptobranchus alleghaniensis.
Contr. Zool. Lab. of Michigan Vol. XIII, 1907.

Smith, Bertram G. The nests and larvae of Necturus.
Biol. Bull. Vol. XX. 1911.

Smith, Bertram G. Notes on the natural history of Amblystoma jeffersonianum, A. punctatum and A. tigrinum.
Biol. Bull. Vol. XX. 1911.

Smith, H. M. Cell size and metabolic activity in Amphibia.
Biol. Bull. Vol. XLVIII. 1925.

Smith, Philip E. A retardation in the rate of metamorphosis of the Colorado axolotl bij injection of anterior hypophyseal fluid.
British Journ. Exp. Biol. Vol. III. 1926.

Smith, Philip E. and Irene Smith. The effect of intraperitoneal injection of fresh anterior lobe substance in hypophysectomized tadpoles.
The Anat. Rec. Vol. XXIII. 1922.

Speidel, C. C. The significance of changes in the thymus glands of thyroid-treated frog tadpoles.
Amer. Journ. of Anat. Vol. XXXVII. 1926.

Spengel, J. W. Beobachtungen über das Leben des Ajolotl in Mexiko.
Biol. Zentr. Bl. Bd. II. 1882.

Swammerdam, Johannis. Algemeene verhandeling van de bloedelooze dierkens.
Utrecht. 1669.

Swinderen, J. W. de Marees van. Neotenische Salamanders.
Versl. Ned. Dierk. Ver. 1925.

Swingle, W. W. Experiments on the metamorphosis of neotenous Amphibians.
Journ. Exp. Zool. Vol. XXXVI, 1922.

Swingle, W. W. Interrelation of thyroid and pituitary in producing metamorphosis.
The Anat. Rec. Vol. XXIII. 1922.

Swingle, W. W. The thyroid glands of perennibranchiate Amphibians.
The Anat. Rec. Vol. XXIII. 1922.

Swingle, W. W. Iodine and the metamorphosis of the Amphibia.
Biol. Bull. Vol. XLV. 1923.

Sumi, Ryogen. Beitrag zur Morphogenese der epithelialen Hypophyse der Urodelen.
Folia Anat. Japonica. Bd. IV. 1926.

Thomas, Erwin. Interne Sekretion in der ersten Lebenszeit.
Jena. 1926.

Tornier, Gustav. Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen.
Zool. Anz. Bd. XXXII. 1907.

Uhlenhut, E. Die Kolloidzelle und ihre Funktion in der Schilddrüse des Marmorsalamanders.
Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. CXXV. 1925.

Uhlenhut, E and Hilda Karns. The Morphology and Physiology of the Salamander Thyroid Gland.
Biol. Bull. Vol. LIV. 1928.

Versluys, J. Molche und die ursprüngliche vierfüssige, landbewohnende Vertebraten.
Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. VIII. 1909.

Versluys, J. Over bouw en waterleven der Salamanders.
Vakblad voor biologen. 1923.

Versluys, J. Over de schildklieren en over de phylogenie der perennibranchiate en derotreme Salamanders.
Versl. Kon. Acad. v. Wetensch. afd. Nat. Amsterdam. Deel XXXIV. 1924.

Westhoff, Fr. Geschlechtsreife Larve von Triton taeniatus (Laur).
Zool. Anz. Bd. XVI. 1893.

Wintrebert, P. Une demi-metamorphose chez l'Amblystome.
Compt. Rend. Soc. Biol. 1908.

Wintrebert, P. Les caractères anatomiques du demi-amblystome à branchies.
Compt. Rend. Soc. de Biol. 1908.

Witzig, J. Masz und Zahl im Bereiche der Lebenserscheinungen.
Langensalza. 1924.

Wolterstorff, W. Die Molche Deutschlands und ihre Pflege.
Freiburg. 1921.

h. 9950

STELLINGEN.

I.

Perennibranchiaten noch Derotremen zijn neotenisch.

II.

De Pinnipedia zijn geen Carnivora adaptiva.

III.

Lysorophus tricarinatus Cope is de eenige bekende vertegenwoordiger van een afzonderlijke orde van de Amphibia.

IV.

In het dilivium leefde de mensch in Noord-Amerika.

V.

Trilobieta en Merostomata zijn onderling niet verwante groepen der Arthropoda.

VI.

De thymus is geen orgaan met interne secretie.

VII.

De methode om met behulp van injecties van orgaan extrakten de functie van het orgaan vast te stellen, waaruit het extrakt verkregen werd, is onvolledig.

VIII.

„Trial and error" is geen zoeken in den blinde, maar een methodisch streven naar „succes".

IX.

Het is door WASMANN niet bewezen, dat myrmicophilie samengaat met myrmikoidie.

X.

Phototaxis bij dieren moet worden opgevat als een middel tot oriëntatie.

XI.

De door BOYSEN—JENSEN in 1913 ontdekte groeistoffen der planten zijn geen hormonen.

XII.

Bij het middelbaar onderwijs in de Natuurlijke Historie dient de behandeling van het menschelijk lichaam de voornaamste plaats in te nemen.