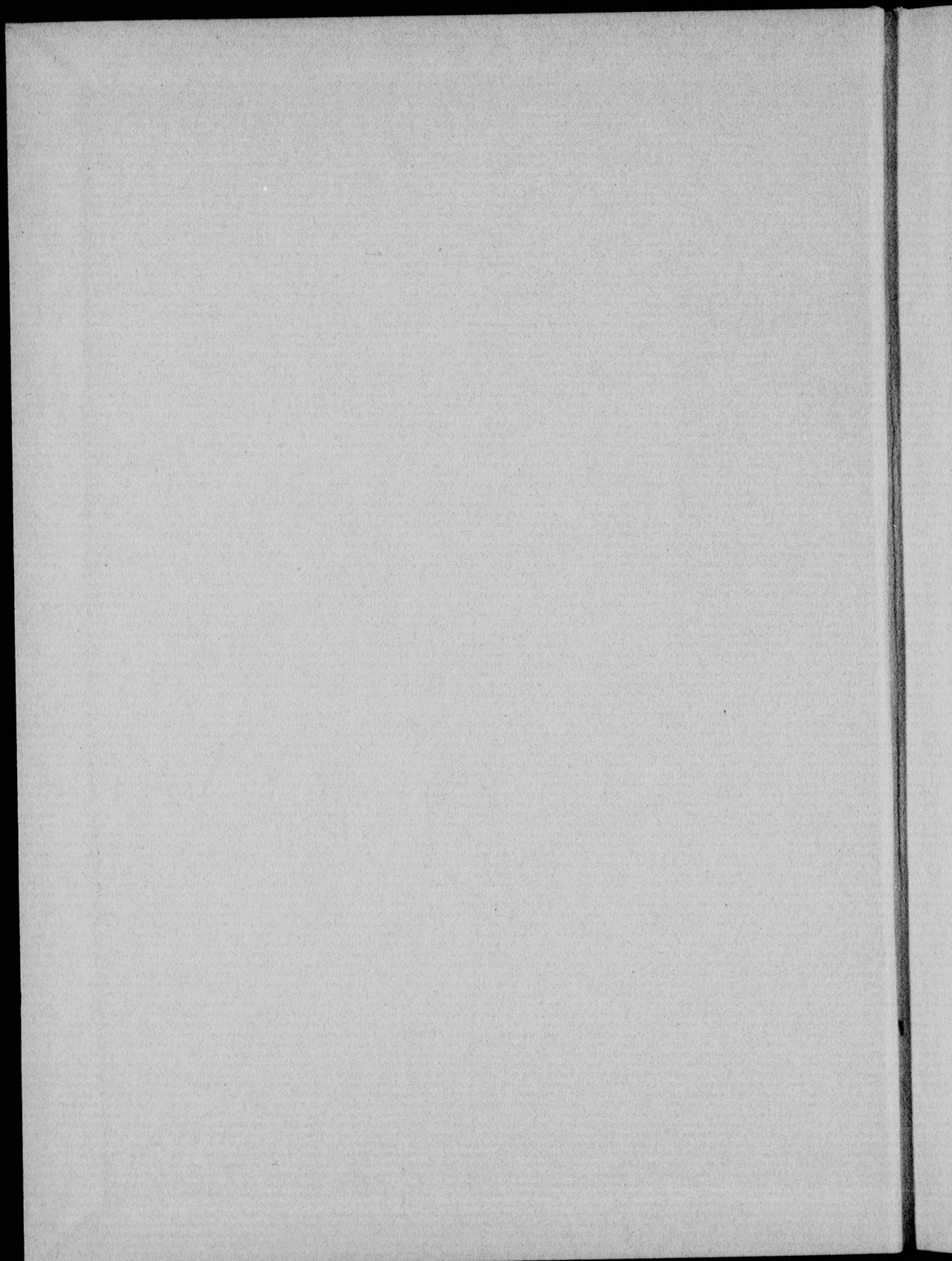


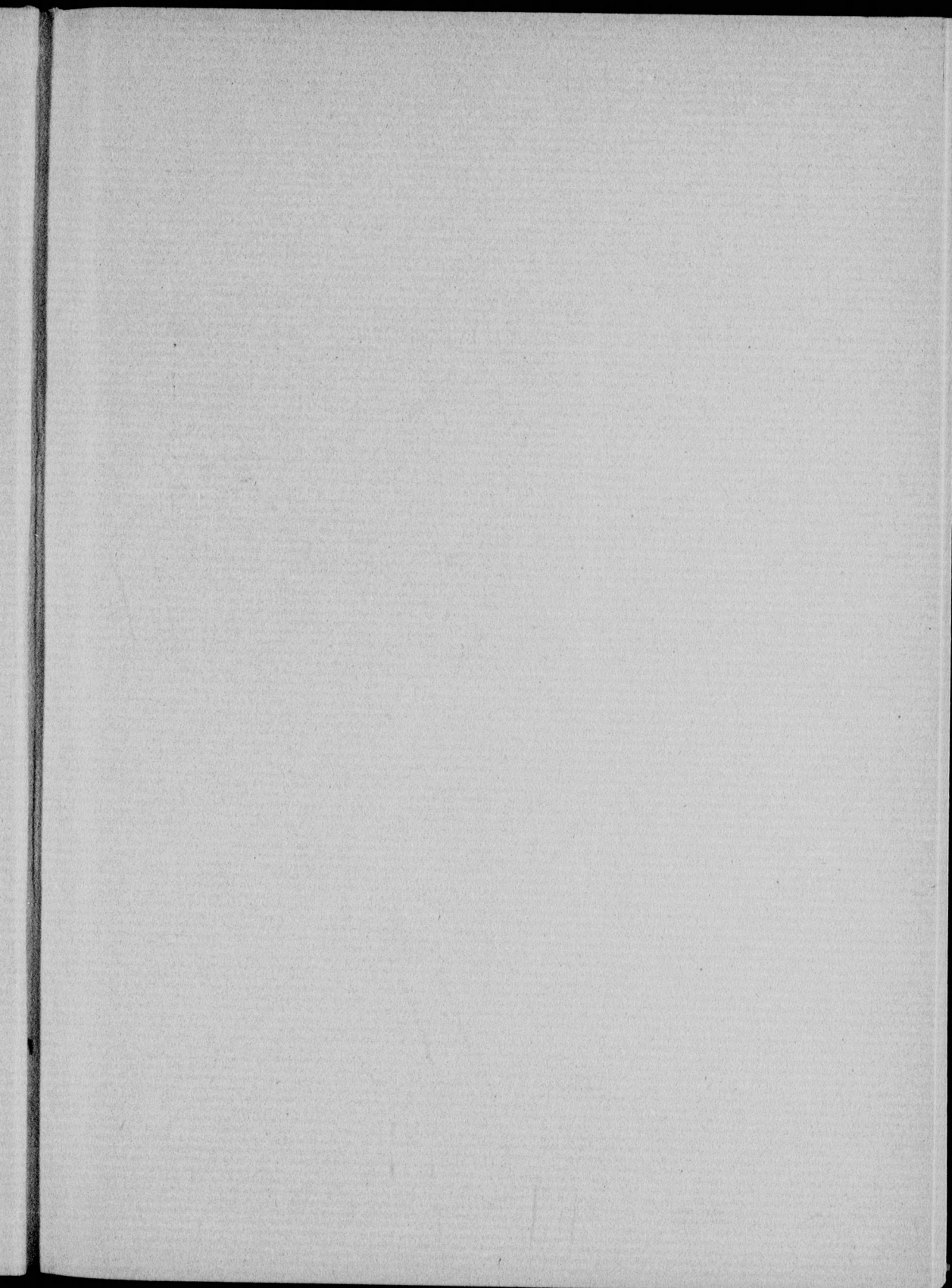
ONDERZOEKINGEN BETREFFENDE
HET UROGENITAALSYSTEEM DER
SELACHIERS EN HOLOCEPHALEN

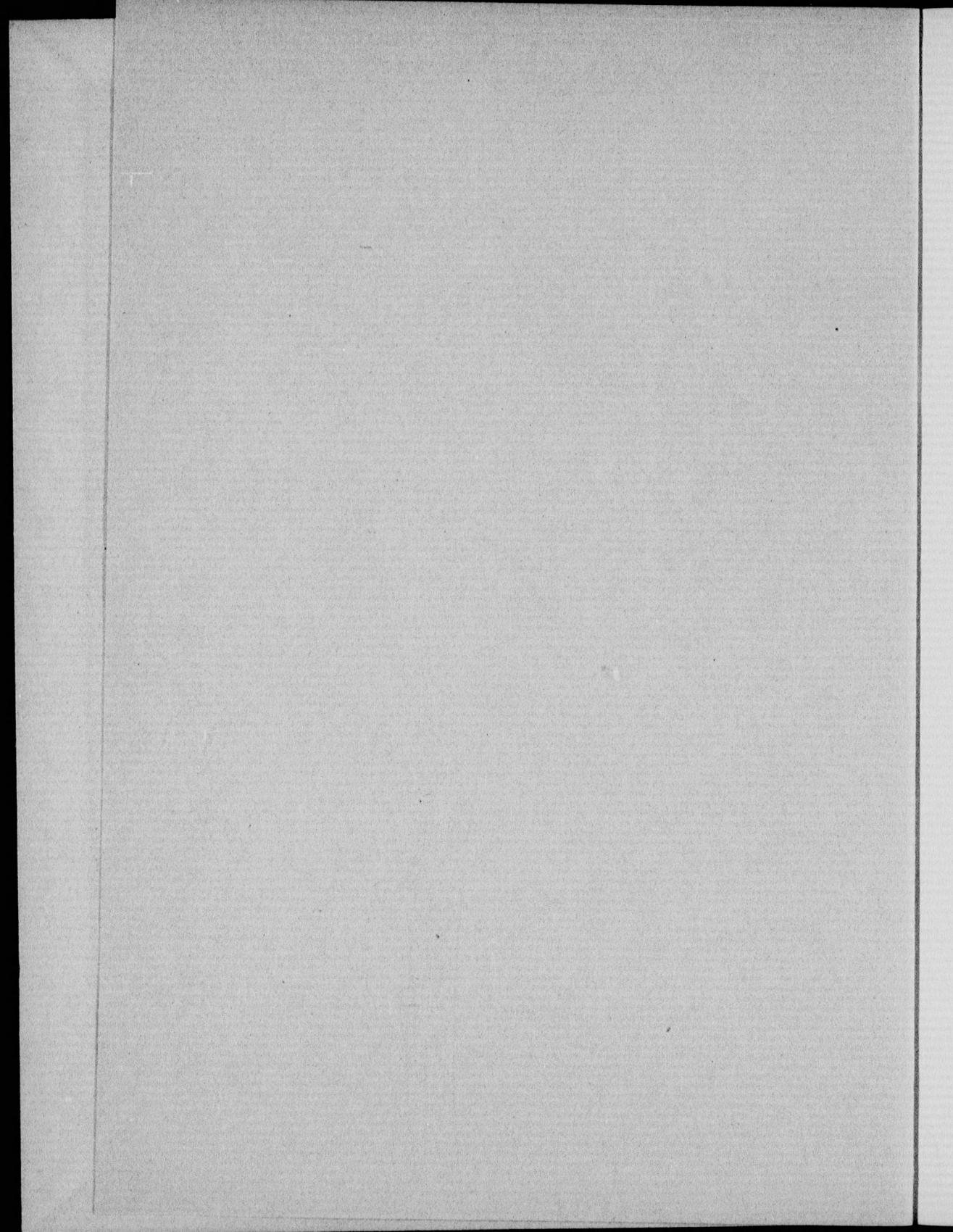
ACADEMISCH PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING
VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE PLANT- EN
DIERKUNDE AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. C.
BELLAAR SPRUYT, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, IN HET OPENBAAR
TE VERDEDIGEN OP **MAANDAG 24 OCTOBER 1898**,
DES NAMIDDAGS OM HALF VIER, ☿ ☿ ☿ DOOR
HEINRICH CARL REDEKE
GEBOREN TE AMSTERDAM



UITGEGEVEN TE HELDER DOOR C. DE BOER JR. 1898







ONDERZOEKINGEN BETREFFENDE HET UROGENITAAL-
SYSTEEM DER SELACHIERS EN HOLOCEPHALEN

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT



0804 5241

Diss. A. van G. 1898

ONDERZOEKINGEN BETREFFENDE
HET UROGENITAALSYSTEEM DER
SELACHIERS EN HOLOCEPHALEN

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING
VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE PLANT- EN
DIERKUNDE AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR. C.
BELLAAR SPRUYT, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, IN HET OPENBAAR
TE VERDEDIGEN OP **MAANDAG 24 OCTOBER 1898**,
DES NAMIDDAGS OM HALF VIER, ☿ ☿ ☿ DOOR
HEINRICH CARL REDEKE
GEBOREN TE AMSTERDAM



UITGEGEVEN TE HELDER DOOR C. DE BOER JR. 1898



β. 0. 0. 0. β.

AAN MIJNE OUDERS

1. The first part of the document is a letter from the President of the United States to the Congress, dated January 1, 1861. It is a formal address, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The letter then goes on to discuss the state of the Union and the President's policies.

2. The second part of the document is a report from the Secretary of the Treasury, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the Treasury and the Secretary's policies.

3. The third part of the document is a report from the Secretary of the Interior, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the Interior and the Secretary's policies.

4. The fourth part of the document is a report from the Secretary of the War, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the War and the Secretary's policies.

5. The fifth part of the document is a report from the Secretary of the Navy, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the Navy and the Secretary's policies.

6. The sixth part of the document is a report from the Secretary of the State, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the State and the Secretary's policies.

7. The seventh part of the document is a report from the Secretary of the War, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the War and the Secretary's policies.

8. The eighth part of the document is a report from the Secretary of the Navy, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the Navy and the Secretary's policies.

9. The ninth part of the document is a report from the Secretary of the State, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the State and the Secretary's policies.

10. The tenth part of the document is a report from the Secretary of the War, dated January 1, 1861. It is a formal report, and it begins with the words "I have the honor to acknowledge the receipt of your letter of the 28th inst. and in reply to inform you that the same has been forwarded to the proper authorities for their consideration." The report then goes on to discuss the state of the War and the Secretary's policies.

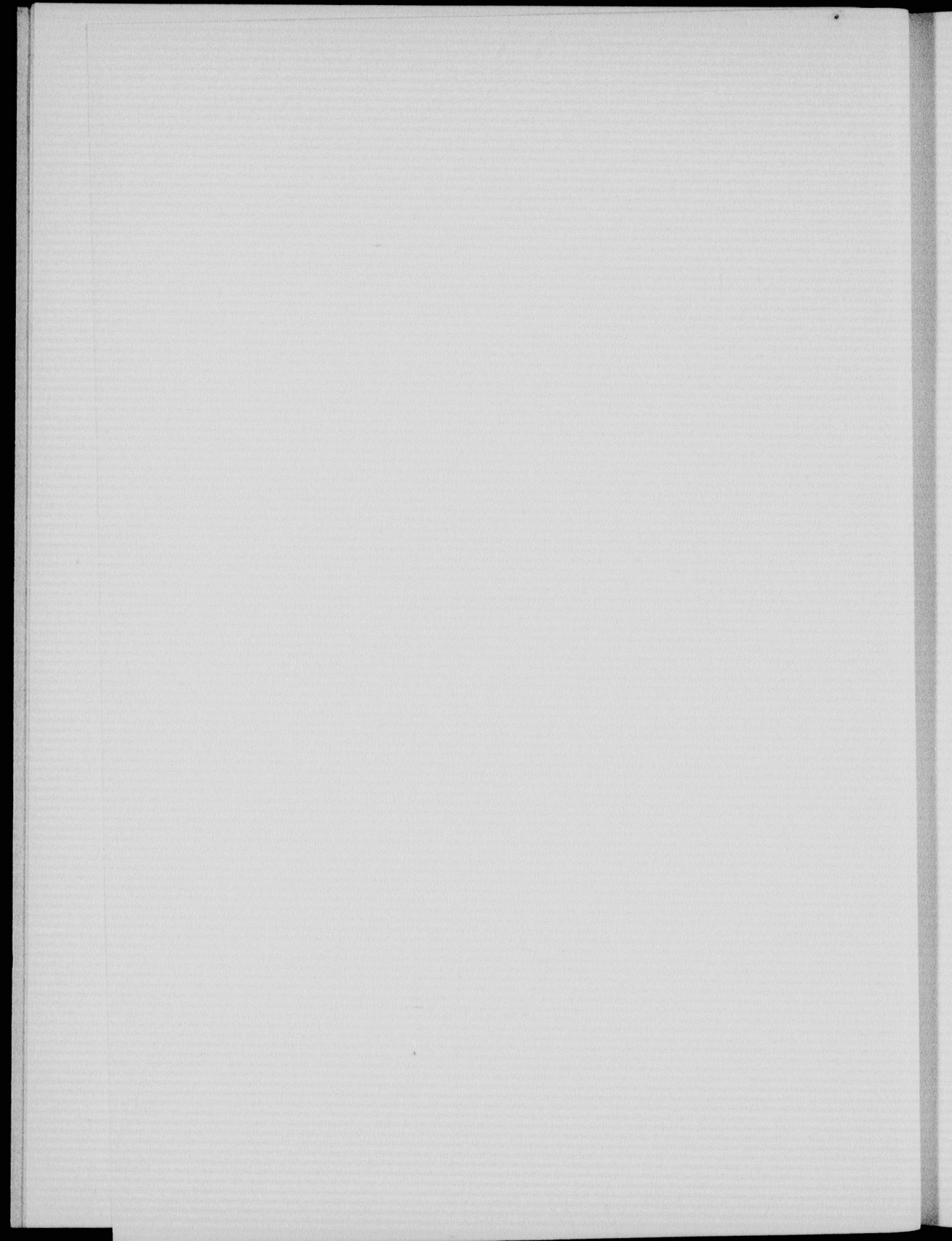
Vooraf een woord van dank

aan U, Professor MAX WEBER, voor Uw bezielend onderwijs in de eerste plaats en niet minder voor de hartelijke vriendschap, die ik gedurende mijn studie-tijd steeds van U heb genoten en waarvoor ik U hier gaarne mijn diepe erkentelijkheid betuig; voor Uw hulp, mij bij de vervaardiging mijner dissertatie geschonken en voor de vele moeite, die Ge U nog deze laatste weken voor mij hebt willen getroosten;

aan U, Professor HUGO DE VRIES, voor Uwe onvergetelijke lessen in de plantkunde en voor de vriendelijke belangstelling, die Ge mij nimmer hebt onthouden;

aan U, Dr. P. P. C. HOEK, voor den krachtigen steun, dien ik van U bij de voltooiing van dit mijn proefschrift heb mogen ondervinden.

Verder mijn dank aan Professor HOWES (London), die mij de zeldzame Callorhynchen afstond, aan Professor RUGE (Zürich), die mij Middellandsche-zee-vormen verschaft en eindelijk aan Dr. JENTINK en Dr. VAN LIDTH DE JEUDE (Leiden), door wier gewaardeerde medewerking het mij mogelijk was, ook eenige tropische Roggen te onderzoeken.



INLEIDING

Vele zijn de zoölogen, die het urogenitaal-systeem der Selachiers en Holocephalen hebben onderzocht en talrijk zijn hunne geschriften. Hunne namen, de titels hunner werken zouden bladzijden vullen, bladzijden, die ik te lezen billijkerwijs van niemand verlangen mocht. Ik zal ze derhalve, de traditie ten spijt, weglaten, te meer, daar men een goed deel ervan in de achterstaande bibliografie vindt, namelijk voor zoover ik ze bij mijn onderzoek heb moeten raadplegen.

Deze inleiding is mitsdien geen historische, wat echter niet wegneemt, dat ik, nu ik dit schrijf, een paar historische namen heb te noemen. En dat om twee redenen. In de eerste plaats, om die namen nog eenmaal in de herinnering terug te roepen, in de tweede plaats, omdat ik moet verklaren, waarom ik, ondanks de werken van drie der voortreffelijkste zoölogen, opnieuw hun thema tot het mijne heb gemaakt.

De drie namen, die ik moet noemen, zijn:

JOHANNES MÜLLER, CARL SEMPER, FRANCIS BALFOUR.

De eerste heeft in zijn onsterfelijke ichthyologische werken steeds een groote voorliefde getoond voor de Selachiers en de basis gelegd voor alle verder vergelijkend-anatomisch onderzoek dezer dieren. Zoozeer hebben zijne hierop betrekking hebbende onderzoekingen voor volmaakt gegolden, dat HYRTL, misschien ietwat spijtig, eenmaal schreef: „Ich habe mich nur auf die Knochenfische beschränkt, da seit dem Erscheinen von J. MÜLLER's vergleichender Anatomie der Myxinoiden uns anderen nichts Neues mehr über die Anatomie der Harnwerkzeuge der Knorpelfische zu sagen übrig bleibt.”

SEMPER moest komen om aan te toonen, dat alles nog te doen viel, zoo men de zaak slechts van een anderen kant beschouwde. Dit had JOHANNES MÜLLER niet meer kunnen doen: een jaar na zijn dood verscheen DARWIN's „Origin of Species.” SEMPER's monografie, merkwaardig om haar rijkdom aan feiten, bezit in hooge mate de meeslependheid, aan alle tendentiewerken min of meer eigen. Wie ooit over het urogenitaalstelsel

der Plagiostomen te schrijven onderneemt, zal zich niettemin tot hem in de eerste plaats om voorlichting moeten wenden.

BALFOUR eindelijk, „the late and much lamented FRANCIS BALFOUR,” was veel meer dan SEMPER een zorgvuldig waarnemer en scherpzinnig denker. Zijn „Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes” bevat een hoofdstuk over het urogenitaal-systeem, dat meer dan een supplement, een kommentaar is op SEMPER's werk. Een kommentaar, waarin tal van nieuwe gezichtspunten worden geopend, waarin tal van vingerwijzingen te vinden zijn.

Aan een dezer vingerwijzingen nu knoopt zich mijn onderzoek vast, doch zonder dat deze daarvan het eigenlijke uitgangspunt geweest is.

Ik meen de plaats, waar BALFOUR aandringt op een uitgebreider studie van de ureteren der Selachiers, die nòch hij, nòch zijne voorgangers ooit ondernamen.

Ik heb dan ook vóór alles getracht een eerste bijdrage te leveren tot een nauwkeuriger kennis van de uitvoerwegen der Plagiostomen-nieren, die, voor zoover ik weet, nà BALFOUR's aansporing door niemand — van een vergelijkend-anatomisch standpunt wel te verstaan — opnieuw zijn onderzocht. Dat deze kennis echter nog een zeer onvolledige is gebleven, wien zal het verwonderen, als men bedenkt, dat ik van de, stel vijfhonderd, bekende soorten slechts ongeveer vijf en twintig heb kunnen onderzoeken?

Maar terwijl ik mij dus in hoofdzaak onledig hield met de studie der ureteren, en mij met het oog daarop in de zeer uitgebreide literatuur begon te verdiepen, bleken talrijke bijzonderheden in den bouw der overige urogenitalia eveneens de moeite waard opnieuw onderzocht te worden. Waar ik kon heb ik dit gedaan, mij daarbij echter strikt aan het makroskopisch onderzoek houdend. Om het overzicht vollediger te maken, heb ik mij telkens veel moeite gegeven, uit de literatuur alles bijeen te verzamelen, wat mij noodig leek om tot een juist begrip aangaande den tegenwoordigen stand onzer kennis dier organen te geraken, en heb velerlei tot nu toe op zich zelf staande feiten in onderlingen samenhang en vervolgens in verband met het geheel trachten te brengen.

Men zal dan ook in dit werk vreemde en eigen waarnemingen bont dooreen vinden, waarbij ik echter met groote zorg steeds de bronnen heb vermeld.

Aldus bevat dit proefschrift allicht nog iets meer, dan de titel laat vermoeden.

Hoofdstuk I

OVER DE NIEREN

§ 1. *Ligging en uitwendig voorkomen.* De nieren der Selachiers en Holocephalen, evenals bij nagenoeg alle Anamniërs oernieren, zijn steeds gepaarde, ten opzichte van elkaar symmetrische, ter weerszijden van den wervelkolom en buiten het peritoneum gelegen, oorspronkelijk metamere organen.

Het peritoneum breidt zich vanaf den dorso-lateralen lichaamswand continu over de ventrale oppervlakte der geheele nier uit en vormt zoo een in den regel zeer stevige membraan, die de nieren volkomen van de eigenlijke lichaamsholte scheidt. Van deze membraan dringen overal dunne bindweefselplaten tusschen de nierlobben in; daarin treft men de uitvoerkanaalen aan. Ook de afvoerwegen der geslachtsproducten liggen extra-peritoneaal, wat vooral bij jonge individuen duidelijk kan worden waargenomen.

In den regel zijn de nieren even of althans bijna even lang als de lichaamsholte. Dit geldt zonder uitzondering voor de mannelijke Selachiers en voor een groot deel der vrouwelijke. Is de lichaamsholte kort, zooals bij de meeste Roggen, dan zijn ook de nieren kort en maken, doordat zij bovendien naar achteren sterk verbreed zijn, een eenigszins gedrongen indruk. Is de lichaamsholte, als bij Haaien, lang gestrekt, dan zijn ook de nieren slanker van vorm en behouden bovendien overal nagenoeg dezelfde meest geringe breedte.

Zij beginnen derhalve in de meeste gevallen onmiddellijk achter het pericard en reiken tot aan het caudale eind der

cloaca. Bij geen Selachier strekken zij zich echter verder uit, tot in den staart zooals dat b.v. bij vele Teleostomen het geval is, en, laat ik dit hier dadelijk bijvoegen, evenzeer bij de Holocephalen. Hier vindt men een korte, maar duidelijke postcloacale lichaamsholte en daarin het achterste gedeelte der nieren, versmolten tot een ongepaard mediaan stuk. Een dergelijke postcloacale lichaamsholte schijnt bij de Haaien en Roggen verloren te zijn gegaan. RABL ¹⁾ beschrijft n.l. bij een aantal *Pristiurus*-embryonen de reductie van eenige distaal van het einde der lichaamsholte, in den staartwortel, gelegen oerniersegmenten. Het komt mij zeer waarschijnlijk voor, dat ook bij andere Selachiers dergelijke reductiën plaats grijpen, die er op wijzen, dat zich eenmaal lichaamsholte en nieren verder hebben uitgestrekt dan thans het geval is.

Een versmelting van de achterste uiteinden der nieren wordt echter bij Haaien nog veelvuldig aangetroffen — bij Roggen heb ik haar nooit waargenomen. Het ongepaarde stuk is dan gewoonlijk, hoewel vrij smal, toch zeer volumineus tengevolge van een sterke toename in dikte. Nergens is echter deze toename aanzienlijker dan bij de Holocephalen, waar de versmolten achtereinden der nieren als een wig diep indringen tusschen de machtige spieren van den staartwortel. In het algemeen kan men zeggen, dat, wat de nier der Haaien mist aan breedte, rijkelijk vergoed wordt door haar soms opmerkelijke dikte, en dat, terwijl bij Roggen de nier overeenkomstig de gedaante der lichaamsholte plat en breed is, haar volumen bij beiden, *ceteris paribus*, vrijwel gelijk kan worden gesteld.

De kleur der nieren is donker roodbruin, soms met een paarsen tint. Dit geldt vooral van het caudale, bij uitstek als nier functioneerende deel, terwijl het meer naar voren liggende in den regel lichter gekleurd is.

Hier is het ook, dat de oorspronkelijke segmentale bouw nog het duidelijkst waarneembaar is, terwijl deze meer naar achteren toe al onduidelijker wordt, tengevolge van een ongelijken groei der segmenten.

Tot zoover de weinige opmerkingen van algemeenen aard. Het is thans noodig wat langer stil te staan bij het zoo uiterst belangrijke verschijnsel van de differentiatie der Plagiostomen-nier. ²⁾

1) *Morphol. Jahrb.* XXIV, 1896, p. 721 seq.

2) Ik zal ter afwisseling een enkel maal het woord Plagiostomen bezigen en daarmee de overigens weinig bijeenhoorende Selachiers en Holocephalen aanduiden.

§ 2. *Differentiatie der nieren.* Men vindt, vooral bij oudere anatomen, vaak vermeldt, dat de nieren der Selachiers gelegen zijn in de achterste helft of de achterste tweederden der lichaams-holte. Zoo, om er slechts enkelen te noemen, bij MONRO ¹⁾, die ze ook overal aldus afbeeldt, bij RETZIUS ²⁾, wiens overige opgaven echter ook niet al te best te vertrouwen zijn, en, in navolging van hem, bij STEENSTRA TOUSSAINT ³⁾, den Groningschen medicinae candidatus, wien in 1835 de bekroning ten deel viel eener door de Leidsche filosofische faculteit uitgeschreven prijsvraag over de urine-bereidende organen der vischen. Later geeft HYRTL ⁴⁾ op van de nieren bij *Chimaera*: „liegen am hinteren Ende der Bauchhöhle”. STANNIUS ⁵⁾ in zijn Zootomie der Fische, laat ze „bei den meisten oder allen auf die hintere Hälfte oder die hinteren zwei Dritttheile der Rumpfhöhle beschränkt” zijn.

Maar ook bij nieuwere schrijvers vindt men soms nog deze minder correcte voorstelling. Zoo in het overigens zoo voortreffelijke standaardwerk van GÜNTHER ⁶⁾, waar ik op p. 155 vind: „In Chondropterygians the kidneys occupy the posterior half or two-thirds of the back of the abdominal cavity” en even verder de minder juiste bewering: „The kidneys of the two sides are never confluent”. En nog onlangs schreef HOWES ⁷⁾: „The kidneys of the Skates and Thornbacks lie, as is well known, wholly within the posterior half or two thirds of the post-pericardial body cavity; and unlike those of a large majority of the Osteichthyes (Teleostei and Ganoidei), they do not project into the tail”. Het laatste is juist; het eerste echter onjuist en misschien wel geschreven onder den invloed van BALFOUR ⁸⁾, die, ofschoon hij den waren aard der nieren volkomen erkende, alleen het achterste deel „kidney”, het voorste, niet zeer gelukkig, „Wolffian body” noemde. Hij zegt: „Externally, each (nier bij *Scyllium canicula*) appears as a single gland, but by the arrangement of its ducts may be divided into two distinct parts, an anterior and a posterior. The former will be spoken of as the Wolffian body, and the latter as the kidney, from their respective homology with the glands so named in higher Vertebrates”. Afgezien van het

1) Structure and Physiology of Fishes. 1785.

2) Observationes in Anatomiam Chondropterygiorum. 1819.

3) Responsio. 1835.

4) Sitz-Ber. Akad. Wien. XI, 1853, p. 1084.

5) Handbuch d. Anatomie d. Wirbelthiere. I. 1854, p. 262.

6) Introduction Study of Fishes. 1880.

7) Journ. Anat. Physiol. norm. path. XXIV, 1890, p. 407.

8) Ibid. XII, 1878, p. 178.

vraagstuk der homologie dezer deelen, waarop ik later denk terug te komen, maar dat ik voor nog niet opgelost houd, grondt BALFOUR zijn indeeling dus op de verhouding der uitvoerwegen. Dit criterium heeft ongetwijfeld veel recht van bestaan en de indeeling is tot op zekere hoogte bruikbaar. Vergis ik mij niet, dan is SEMPER het geweest, die haar in zijn groote monografie over het urogenitaal-systeem der Plagiostomen ¹⁾, het eerst consequent heeft toegepast. Op den duur blijkt zij echter toch niet zeer gelukkig te zijn, SEMPER zelf erkende, dat zij volkomen willekeurig was, en, daar zij bovendien nu en dan de oorzaak van niet weinig misverstand is gebleken, komt het mij wenschelijk voor bij dit punt even langer stil te staan, om vervolgens na te gaan, of niet een betere, meer met den feitelijken toestand overeenkomende en vooral voor de latere beschrijvingen gemakkelijker indeeling te vinden is.

Het zij mij vergund de op dit punt betrekking hebbende plaats in SEMPER's monografie hier in extenso te citeeren. Hij zegt ²⁾, sprekend over het „Drüsentheil der Niere“:

„HYRTL hat bekanntlich nur den hinteren Abschnitt derselben als eigentliche Niere angesehen, den vorderen dagegen (freilich nur bei *Chimaera*) als LEYDIG'sche Drüse bezeichnet und mit jener in Gegensatz gebracht. LEYDIG kennt (Rochen und Haie) diesen Gegensatz nicht; er beschreibt die Ausdehnung der Niere ganz richtig, giebt an — was übrigens auch schon früher bekannt war —, dass die Niere der Rochen kürzer, gedrängener sei als die der Haie, dass bei diesen (l. c. p. 70) oft das vordere Ende isolirte Lappchen bilde, und dass bei *Raja batis* die linke Niere immer in zwei wieder etwas eingekerbte Abtheilungen zerfallen sei, von denen die obere weitweg von der unteren gerückt wäre. STANNIUS had wieder den Gegensatz beider Abtheilungen streng festgehalten. (Vergl. Anat. 2. Aufl. p. 262 und p. 278).

Dieser Unterschied ist jedoch nur ein scheinbarer; beide legen sich, wie bereits aus der ersten Arbeit ersichtlich ist und später genauer geschildert werden soll, gleichzeitig und in absolut identischer Weise an, sodass sie ursprünglich nur Theile derselben morphologischen Anlage sind. Oder besser gesagt: die LEYDIG'sche Drüse und die sogenannte Niere entstehen durch die Umwandlung und das Wachsthum der in jedem einzelnen Segment sich nahezu gleichzeitig und in übereinstimmender Weise bildenden Segmentalorgane, sind also auch nicht morphologisch verschieden.

1) Arb. Inst. Würzburg. II, 3—4, 1875.

2) l. c. p. 214—215.

Da jedoch die später sich ausbildenden Ausführungsgänge beider Abschnitte der Niere insofern einen gewissen Gegensatz erkennen lassen, als der eine, nemlich der Ausführungsgang der vorderen LEYDIG'schen Drüse, beim Männchen zum Samenleiter wird, der andre aber immer ausschliesslich Harnleiter bleibt, so halte ich es für zweckmässig, diesen Unterschied auch in der Bezeichnung festzuhalten. Ich werde deshalb den vorderen Nierenabschnitt mit HYRTL als LEYDIG'sche Drüse und ihren Ausführungsgang als LEYDIG'schen Gang, den hinteren aber als eigentliche Niere und deren Ausführungsgänge als Harnleiter bezeichnen. Dass diese Scheidung eine ganz willkürliche und doch in gewisser Weise berechtigste und brauchbare ist, wird sich später ergeben".

SEMPER kiest hier dus als uitgangspunt HYRTL's verkeerde interpretatie van zijn preparaat van *Chimaera*. Dit is reeds niet zeer gelukkig te noemen. Immers HYRTL houdt in navolging van LEYDIG een deel der nier voor een accessorische geslachtsklier.

Daarom bestaat ook tegen den naam alleen al bezwaar, daar deze een mate van zelfstandigheid doet veronderstellen, die feitelijk nergens, allerminst bij *Chimaera* bestaat.

Doch het zwaartepunt legt SEMPER en met hem, zooals wij boven zagen, BALFOUR, op het gedrag der uitvoergangen. Inderdaad schijnt dit criterium op het eerste gezicht steekhoudend te zijn. Alleen, en dit is van het allergrootste gewicht, het geldt uitsluitend voor het mannelijk geslacht. Het is een ernstig bezwaar, waarop ik in den loop van dit onderzoek herhaaldelijk ben gestuit, dat de beschrijving van den toestand, zooals hij bij één der geslachten wordt gevonden, zonder meer wordt toegepast op beide. Bij alle vrouwelijke Plagiostomen wordt alle urine min of meer volledig door een enkelen gang, den LEYDIG'schen gang volgens SEMPER's nomenclatuur, geloosd en hier zou dus volgens SEMPER's definitie de geheele nier, „LEYDIG'sche Drüse" genoemd moeten worden.

Eindelijk levert echter ook bij het mannelijke geslacht de consequente toepassing van SEMPER's indeeling eigenaardige, principieele moeilijkheden op, omdat men hier als „LEYDIG'sche Drüse" twee functioneel volmaakt verschillende deelen samenvat.

Zooals bekend is, heeft de nier der mannelijke Plagiostomen in het craniale deel wijzigingen ondergaan ten gevolge van het secundair in betrekking treden tot den afvoer der geslachtsproducten. Het is hier niet de plaats op deze veranderingen nader in te gaan; genoeg, men is gewoon een naar voren gelegen „geslachtsdeel" van het overige deel der nier te onderscheiden. Deze indeeling kan inderdaad moeilijk willekeurig worden

genoemd: ze is in het wezen der zaak gegrond. SEMON¹⁾ laat zich hierover als volgt uit: „An letzterem (oernier der Selachiers) macht sich schon früh ein Unterschied des vorderen Teils, der die Beziehungen mit der Keimdrüse aufrecht erhält, und eines hinteren Teiles, bei dem das nicht der Fall ist, bemerklich. Wir können den ersteren als „Geschlechtsniere“, den anderen (nicht ganz korrekterweise) als Beckenniere bezeichnen“.

Nu is, zooals SEMON zelf toegeeft, de naam bekkennier bij Selachiers en Holocephalen eenigszins misplaatst; bovendien dekt zich deze indeeling in het geheel niet met die van SEMPER, wat licht tot verwarring aanleiding zou kunnen geven, zoodat zij, ofschoon veel rationeeler dan de laatste, bij de beschrijving der Plagiostomen-nieren toch ook ondoelmatig is gebleken.

Het is daarom, dat ik mij voorstel in het vervolg van dit onderzoek gebruik te maken van een andere, nieuwe indeeling der nier, en wel eene in drie zonen.

Men kan namelijk overal onderscheiden:

- 1^e: een voorste, craniale zone,
- 2^e: een middelste, mediale zone,
- 3^e: een achterste, caudale zone.

De craniale zone is dat deel, hetwelk men in het mannelijk geslacht gewoon is geslachtsnier te noemen. Bij wijfjes is het rudimentair.

De mediale en caudale zone, in den regel bij beide geslachten gelijkelijk ontwikkeld, vormen het overige deel der nier en zijn van elkaar veel minder scherp onderscheiden, dan van de craniale zone. Toch wordt in het ♂ geslacht de grens volkomen zuiver bepaald door de verhouding der uitvoerwegen; onafhankelijk van het uitwendig voorkomen der nier hebben deze den doorslag te geven; in het ♀ geslacht bestaat deze grens echter nergens.

De nadere, vergelijkend-anatomische, gronden, waarop deze indeeling berust, zullen eerst in het Derde Hoofdstuk, handelend over de uitvoerwegen, uitvoerig worden uiteengezet. Ik wil er hier alleen terloops op wijzen, dat zij ook, naar mij voorkomt, van een embryologisch standpunt gerechtvaardigd is.

RABL²⁾ heeft n.l. in het reeds boven geciteerde tweede vervolg op zijne „Theorie des Mesoderms“ tot in het fijnste detail de latere ontwikkelingsstadien der oernier bij embryonen van *Pristiurus melanostomus* onderzocht. Voortbouwend op den hechten en zekeren grondslag door de onderzoekingen van SEMPER en BALFOUR gelegd, heeft hij, voornamelijk met behulp

1) Bauplan d. Urogenitalsystems d. Wirbelthiere. 1891, p. 85.

2) Morphol. Jahrb. XXIV, 1896.

der nieuwere reconstructie-methoden, een veel vollediger inzicht in den bouw der Selachier-nieren gekregen, dan iemand voor hem. Ook hij leidt uit zijn waarnemingen af: „dass wir an der Urniere der Selachier nach der Art ihrer weiteren Ausbildung drei Abschnitte zu unterscheiden haben.“¹⁾ De eerste, craniale zone, vertoont reeds op een zeer jeugdig stadium verschillen, al naar men een mannelijk of een vrouwelijk embryo onderzoekt, nog voor dat zich andere sexuele kenmerken voordoen, zoodat hierin een middel gegeven is, met zekerheid de kunne zelfs van zeer jonge embryonen te bestemmen. In het ♀ geslacht grijpen hier reeds vroegtijdig vergaande reducties plaats, zoodat dit deel der nier tot op nietige overblijfselen na te gronde gaat. In het ♂ geslacht echter ondergaat het geen reductie, ofschoon het ook nooit die hooge differentiatie bereikt, die het overige deel der nieren karakteriseert: het blijft eenvoudig op een vroege trap van ontwikkeling staan.

„Der zweite und dritte Abschnitt der Urniere“ gaat RABL voort, „stellen die eigentliche harnbereitende Drüse dar, und so sehr man berechtigt ist, dem ersten Abschnitt eine Sonderstellung einzuräumen, so wenig ist man meiner Ansicht nach berechtigt, die beiden hinteren Abschnitte einander scharf gegenüberzustellen. Die letzteren unterscheiden sich zunächst und in erster Linie nur durch den verschiedenen Grad ihrer Ausbildung von einander, und das eigenthümliche Verhalten der Ausführungsgänge oder Endkanäle der einzelnen Segmente kann in Anbetracht der sonstigen principiellen Uebereinstimmung erst in zweiter Linie in Betracht kommen.“²⁾

Geruimen tijd nadat ik er toe gekomen was, naar aanleiding van het gedrag der uitvoerwegen aan de volwassen nier drie zonen te onderscheiden, kwamen mij de bovenstaande regelen onder de oogen. Ofschoon ik de waarde van RABL's argumenten natuurlijk volkomen erken en groote bewondering koester voor zijn magistraal onderzoek, geloof ik toch, dat hij aan de verhouding der uitvoerwegen een hoogere beteekenis had toegekend, zoo hij meer, zoo hij met name ook volwassen Selachiers had onderzocht. Juist toch in het gedrag dier uitvoerwegen, voornamelijk in het mannelijk geslacht, immers, meen ik, dat een vingerwijzing is te vinden, met betrekking tot de vraag naar het ontstaan en de beteekenis van den metanephros der Amnioten.³⁾

1) l. c. p. 740.

2) l. c. p. 741.

3) Bladerend in WIEDERSHEIM's Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere vind ik op blz. 558 der derde uitgave deze bewering: „Die Niere (Urniere) besteht wie oben schon angedeutet, bei Selachiern in der Regel aus einem schlan-

Alvorens nu over te gaan tot een meer uitvoerige beschrijving van den bouw der Plagiostomen-nieren, moet ik doen opmerken, dat mijn eigen, hierop betrekking hebbende aanteekeningen juist niet zeer talrijk zijn en zich in hoofdzaak bepalen tot de betrekkelijk weinige volwassen individuen, die ik in de gelegenheid was hierop te onderzoeken. Echter vindt men in SEMPER's monografie uitvoerige beschrijvingen der nieren van een twintigtal species; die hier te herhalen komt mij overbodig voor, en ik meen dus voor détails daarheen te mogen verwijzen.

Ik zal mij derhalve bepalen tot een meer algemeene karakteristiek der drie genoemde zonen, voor zoover dit mogelijk is met de door mij zelf en andere verzamelde aanteekeningen en daarbij de Selachiers en Holocephalen, zoowel als het mannelijk en vrouwelijk geslacht elk voor zich afzonderlijk behandelen.

Ik begin dan met de mannelijke Selachiers.

Craniale zone. Deze is, zooals wij boven reeds zagen, gekarakteriseerd, door het secundair in verband treden met de geslachtsklier. Oorspronkelijk is het aantal segmenten, dat tot deze zone gerekend moet worden te behooren, gelijk aan het aantal der vasa efferentia. Is dit aantal groot zooals bij sommige Haaien, dan is ook het aantal segmenten dezer zone vrij aanzienlijk; bij *Acanthias vulgaris* b.v. 10—14, bij *Pristiurus melanostomus* 7—9, bij *Rhina squatina* ongeveer 6, bij *Scyllium canicula* 6 of 7. Slechts één van efferens wordt onder de Haaien bij *Mustelus vulgaris* en verder bij alle Roggen aangetroffen; hier bestaat dus de craniale zone feitelijk uit slechts een enkel segment.

Reducties in de proximale segmenten en hun innige vergroeiing met het hier sterk gekronkelde vas deferens maken het echter in den regel onmogelijk het aantal segmenten nauwkeurig vast te stellen. Op dergelijke reducties bij *Scyllium canicula* heeft b.v. BALFOUR ¹⁾ gezinspeeld en RABL ²⁾ vermeldt ze van *Pristiurus melanostomus*. Bij Roggen eindelijk schijnt overal het eenige segment verdwenen te zijn, zoodat hier feitelijk de craniale zone geheel ontbreekt.

Waar zij echter gevonden wordt, heeft zij deel genomen

koren vorderen und einem breiteren hinteren und mittleren Abschnitt". Het is mij niet recht duidelijk, wat WIEDERSHEIM hiermee meent, daar hij „boven" alleen spreekt van een „vorderer Abschnitt", de geslachtsnier, en een „hinterer... als reines Harnsystem persistierend."

1) Journ. Anat. Phys. norm. path. XII, 1878, p. 185.

2) Morphol. Jahrb. XXIV, 1896.

aan de vorming van den bijtestikel, het product der innige vergroeiing van geslachtsnier en van deferens.

Behalve de geslachtsnier echter nemen ook deel aan den opbouw van wat men gewoon is bijtestikel te noemen een aantal segmenten der volgende, der

mediale zone. Deze is gekenmerkt, doordat zij belast is met de afscheiding van urine en de eindkanalen harer segmenten zich in het vas deferens openen. Voor zoover deze door de windingen van het laatste bedekt zijn en den bijtestikel helpen vormen, zijn zij onduidelijk en maakt het geheel een compacten indruk. Waar deze windingen echter flauwer worden en het vas deferens min of meer geïsoleerd zijn weg vervolgt, treedt overal het gesegmenteerde karakter duidelijk op den voorgrond, en is, waar de niersegmenten soms versmolten zijn en de geheele zone dus een compact uiterlijk heeft, onmiddellijk en gemakkelijk te herkennen aan de rangschikking der eindkanalen. Dit is echter de uitzondering: regel is het, dat in deze zone de segmenten duidelijk gescheiden achter elkaar liggen. Nu eens is ze lang dan weer korter. Het langst vond SEMPER haar bij *Scymnus lichia*. Bij *Mustelus vulgaris* vond ik staartwaarts van het distale einde van den bijtestikel nog 9 tot deze zone behorende op zichzelf staande segmenten; bij *Scyllium stellare* 7 en eveneens 7 bij een, ofschoon klein toch naar het scheen geslachtsrijp, mannetje van *Pristiurus melanostomus*. Vooral bij *Mustelus*, waar deze geheele zone een aanzienlijke lengte heeft, is de segmentale bouw fraai te zien; vreemd genoeg beeldt MARTIN ST. ANGE ¹⁾ haar op zijn overigens zoo verdienstelijke figuur volkomen homogeen af. Het is natuurlijk niet onmogelijk, dat wij hier met individueele variaties te doen hebben, die, naar het schijnt, hierbij toch al een grooten rol spelen.

De derde of *caudale zone* eindelijk is gekenmerkt, doordat zich haar afvoerkanalen in het ♂ geslacht volkomen geëmancipeerd hebben van den uitvoergang der geslachtsproducten: het vas deferens. Aan deze zone laten zich in de allermeeeste gevallen twee deelen onderscheiden, een voorste, de directe voorzetting der mediale zone en evenals deze duidelijk gesegmenteerd; een achterste, verreweg het volumineuste deel der nier en gewoonlijk zeer compact. Dit dan is de „eigentliche Niere” van SEMPER, BALFOUR's en anderer „kidney proper”. Slechts zelden is de grens tusschen beide afdelingen aan te wijzen; gewoonlijk gaat het gesegmenteerde deel geleidelijk in het compacte over. Het is daarom niet te verwonderen, dat SEM-

1) Mém. Acad. Franco. XIV, 1856, pl. 14.

PER ¹⁾ de grens tusschen „LEYDIG'sche Drüse" en „eigentliche Niere" bij een aantal soorten niet precies kon vaststellen. Bij Roggen is de overgang gewoonlijk abrupter dan bij Haaien. Terwijl hier het grootste deel der caudale zone compact is, vertoonen de Roggen meer neiging tot het vormen van lobben ²⁾ en laten ook den segmentalen bouw in den regel veel vollediger herkennen. Hiermede hangt wel samen, dat bij Haaien het achterste deel van beide nieren meestal versmolten is, terwijl ik ze bij Roggen steeds volkomen van elkaar geïsoleerd aantrof.

Terwijl wij dus in het mannelijk geslacht den toestand veel gecompliceerder vonden, — dit geldt in gelijke mate van de afvoeren, waarvoor ik naar het Derde Hoofdstuk verwijs, — dan hij gewoonlijk wordt voorgesteld, is de toestand in het vrouwelijk geslacht veel eenvoudiger. Ik kan er hier betrekkelijk kort over zijn. De craniale zone is, zooals wij boven reeds zagen, steeds geheel gereduceerd. Verder bestaat tusschen de mediale en caudale zone feitelijk geen onderscheid. Terwijl zich in het mannelijk geslacht twee geheel verschillende kanaalsystemen belasten met den afvoer der urine, fungeert hier slechts een enkel voor beide zonen. Dientengevolge is de homogeniteit der ♀ nieren ook veel aanzienlijker dan die der ♂ en het waren dan ook in hoofdzaak vrouwelijke individuen, waar SEMPER de grens niet kon vaststellen tusschen „eigentliche Niere" en „LEYDIG'sche Drüse". Gewoonlijk zijn de segmenten, die volgens hun ligging tot de mediale gerekend moesten worden hier eveneens min of meer gereduceerd; maar ik heb den indruk gekregen, dat in dit opzicht een groote variabiliteit heerscht.

Nevenstaande tabel geeft een overzichtelijk beeld van de differentiatie der Selachiernieren, van het voorkomen en de functie der verschillende zonen bij beide sexen en van de meest gebruikelijke synonymie.

Ik ga thans over tot de beschrijving van de nieren der Holocephalen. Ik moet ze afzonderlijk behandelen, omdat hier, naar het schijnt geen vasa efferentia voorkomen. Ik moet bekennen, dat ik er niet in geslaagd ben er achter te komen, hoe hier het sperma geloosd wordt, noch ook met zekerheid

1) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 223 seq.

2) Een buitengewoon fraaie afbeelding van de nieren van *Raja clavata*, die deze neiging bijzonder sterk vertoont, vond ik bij de „Recherches sur la veine porte rénale" van den heer S. JOURDAIN in de *Annales d. Sciences Naturelles, Zoologie*. (4). XII, 1859, pl. 6.

	Heeten bij SEMPER:	bij BALFOUR:	bij SEMON:	Mannelijk geslacht:	Vrouwelijk geslacht:
Craniale zone	Leydig'sche Drüse	Wolffian body	Geslechts-niere	Helpt de epididymis vormen	Is rudimentair
Mediale zone			?	Helpt ten deele de epididymis vormen; fungeert overigens als urinebereidend orgaan	
Caudale zone	Eigentliche Niere	Kidney	Beckenniere	Fungeert geheel als urinebereidend orgaan	Fungeert geheel als urinebereidend orgaan

het homologon van de geslachtsnier der Selachiers terug te vinden ¹⁾.

Bij *Chimaera monstrosa* ♂, maar vooral bij *Callorhynchus antarcticus* ♂, is het proximale einde der nier enorm ontwikkeld, en maakt in tegenstelling met de Selachiers, verreweg het aanzienlijkste deel daarvan uit. Bij *Callorhynchus* (pl. I, fig. 2) is het zeer compact, slechts voor een deel bedekt door het zeer sterk gewonden vas deferens, vertoont aanduidingen eener segmentatie en steekt met een dik afgerond hoofd een eind voor den testikel uit. Naar achteren toe wordt de segmentatie duidelijker en vindt men segmentaal gerangschikte eindkanaaltjes, die in het vas deferens uitmonden. Dit deel der nier komt dus overeen met de mediale zone der ♂ Selachiers, maar strekt zich hier veel verder naar achteren uit. De vier laatste segmenten zijn bij *Callorhynchus* groot en duidelijk begrensd; hun eindkanalen monden in het aangezwollen deel van het vas deferens.

Het overeenkomstige deel der nier van *Chimaera* bestaat uit eenige versmolten en een aantal daarop volgende vrije segmenten. Dit waren er bij het exemplaar, dat ik onderzocht 14. Hiervan waren segm. 1—9 nagenoeg volkomen van elkaar geïsoleerd; segm. 10—12 waren versmolten, maar het oorspronkelijk aantal was nog duidelijk te herkennen, bovendien

1) Te laat om er nog naar behooren gebruik van te maken ontvang ik MAZZA'S „Note anatomo-istologica sulla *Chimaera monstrosa* Linn.” waarin hij o. a. meedeelt, dat hier tusschen testis en bijtestikel geen directe communicatie bestaat. De spermatozoen zouden volgens hem in een door het peritoneum gevormde holte vallen, en van daaruit door kanaaltjes in het vas deferens te recht komen.

gaven de eindkanalen het aan; segm. 13 en 14 eindelijk waren zeer klein, duidelijk gescheiden en vormden als 't ware een overgang naar het achterste deel, de caudale zone. De eindkanaaltjes dezer 14 segmenten kwamen alle in het aangezwollen deel van het vas deferens uit.

Het is dit deel der nier van *Chimaera monstrosa*, dat door LEYDIG ¹⁾ als een „Drüse von beträchtlichem Umfange“ beschreven, en „bis auf Weiteres unter die accessorischen Geschlechtsdrüsen eingereiht“ werd. HYRTL ²⁾ had eerst „die Drüse für eine vordere Fortsetzung der Niere gehalten, welcher sie durch ihre lappenförmige Gestalt auch äusserlich gleicht“, doch meent later ³⁾, dat „ihre Bedeutung als selbständige Drüse nicht zu verkennen“ valt. Het aantal segmenten dat HYRTL ervan afbeeldt bedraagt rechts 15, links 17; het aantal uitvoerkanalen, alleen rechts afgebeeld: 19. Hiervan monden er 13 in het aangezwollen deel van het vas deferens; dit komt dus vrijwel overeen met het aantal, dat ik bij mijn exemplaar vond. HYRTL laat zijn „LEYDIG'sche Drüse“ nog een eind reiken voorbij het begin van wat hij als nier beschrijft. Dat dit incorrect is, behoeft geen nader betoog.

SEMPER was de eerste, die, zooals we zagen, den waren aard dezer „klier“ erkende. Men zou dus meenen, dat hij de nieren van *Chimaera* aan een grondig onderzoek had onderworpen, ten minste de fraaie figuur van HYRTL kende. Het maakt dan ook een eenigszins zonderlingen indruk, wanneer men op p. 223 zijner monografie deze bewering ontmoet: „Beim Männchen (van *Chimaera*) ist die LEYDIG'sche Drüse, wie bei allen männlichen Plagiostomen, bis an's vorderste Ende hin ganz compact“ (sic!). Nergens is echter, gelijk wij zagen, dit deel minder compact, dan bij *Chimaera*! Het is een van die talrijke vreemde vergissingen, waarop men bij de lectuur van SEMPER's werk bij herhaling stuit. RABL ⁴⁾ releveert dit ook nog even en geeft er tevens een nogal plausible verklaring van. „Solche Widersprüche“ zegt hij, „finden sich übrigens bei SEMPER noch in grösserer Zahl und sie dürften wohl daraus zu erklären sein, dass er den Anfang seiner Arbeit schon vergessen hatte, als er das Ende schrieb“.

Wat ten slotte de caudale zone ⁵⁾ betreft, deze is zoowel bij *Chimaera* als bij *Callorhynchus* duidelijk van de daarvoor

1) Arch. Anat. Physiol. 1851, p. 266—267.

2) Sitz-Ber. Akad. Wien. XI, 1853, p. 1082.

3) l. c. p. 1083.

4) Morphol. Jahrb. XXIV, 1896, p. 746.

5) LEYDIG, die, zooals wij zagen, dit deel alleen voor de nier hield, geeft aan, dat haar kleur bij *Chimaera* oranje is. (l. c. p. 263).

liggende zonen gescheiden en heeft tengevolge van de verhouding harer uitvoerkanalen een mate van zelfstandigheid verkregen, zooals zij ook bij Selachiers wordt aangetroffen. Zij is echter in vergelijking met het overige deel der nier maar gering ontwikkeld. Slechts 4—6 segmenten nemen aan haar opbouw deel. Bij *Callorhynchus* is het aantal segmenten niet meer terug te vinden, maar bedraagt zeker niet heel veel meer. Bij beide vormen echter zijn de beide antimeren over hun geheele uitgestrektheid vergroeid en vormen aan hun einde een mediane in den staartwortel gelegen spits, tamelijk lang bij *Chimaera*, kort bij *Callorhynchus*.

Bij vrouwelijke Holocephalen zijn de nieren maar zeer kort en bestaan uit nauwelijks meer dan de caudale zone, zooals ik die boven voor het mannelijk geslacht beschreef en die hier eveneens slechts sporen van een segmentalen bouw vertoont. Het kopwaarts daarvan gelegen deel bestaat uit slechts enkele onregelmatige en sterk gereduceerde segmentjes, die zich bij *Chimaera* tot op de hoogte van de schaalklier der oviducten, bij *Callorhynchus* nog iets minder ver uitstrekken.

De geringe ontwikkeling van de caudale zone der Holocephalen-nier in vergelijking met die der Selachiers, waar zij niet alleen in het ♀ maar ook in het ♂ geslacht verreweg het meest volumineuse deel ervan uitmaakt, meen ik op grond van de verhouding der uitvoerwegen voor een primitieven toestand te moeten houden. Het zal n.l. later blijken, dat ook ten opzichte van die uitvoerwegen zelf bij de Holocephalen een oorspronkelijker toestand gevonden wordt, dan bij de Haaien en Roggen. Daar zal het tevens de geschikte plaats zijn voor een bespreking van de quaestie der homologie van caudale oernierzone en metanephros.

§ 3. *Asymmetrie der nieren.* Ofschoon, zooals reeds is vermeld, de nieren symmetrisch ten opzichte van elkaar ter weerszijden van den wervelkolom zijn gelegen, is deze symmetrie toch nergens volmaakt, m.a.w. nooit zijn de nieren volkomen elkaars spiegelbeelden. Nergens springt dit meer in het oog, dan daar, waar de nieren neiging vertoonen tot het vormen van lobben, zooals bij de Roggen. Hoe samengestelder het uiterlijk der nier wordt, des te meer gaat de symmetrie verloren. Dit treft echter alleen de details, in 't algemeen blijft zij bewaard voor de nier als geheel.

Veel verder gaat deze verstoring der symmetrie echter bij die vormen, waar tengevolge eener excessieve ontwikkeling der overige in de lichaamsholte gelegen organen, de nier aan een zijde de andere in groei aanzienlijk vooruit is. Dit verschijnsel,

deed zich voor bij alle vrouwelijke individuen van de familie der Trygoniden, die ik heb kunnen onderzoeken. Hier vond ik steeds de linker nier alleen normaal ontwikkeld; zij is hier betrekkelijk zeer volumineus. De rechter echter is steeds veel kleiner en maakt een op zij en ineengedrongen indruk. Zooals ik in het Derde Hoofdstuk nog uitvoeriger heb aan te toonen, is deze eenzijdige ontwikkeling toe te schrijven aan den invloed, die de hier geweldige afmetingen bereikende spiraaldarm op nagenoeg alle viscera uitoefent en de daarmee in het nauwste verband staande eenzijdige ontwikkeling van den geheelen genitaaltractus.

Dergelijke verschijnselen doen zich blijkens de onderzoekingen van HOWES ¹⁾ ook soms bij onze gewone Roggen, *Raja clavata*, voor. HOWES onderzocht en mat in het geheel zes en tachtig individuen dezer soort. Bij alle vond hij de beide nieren ongelijk van lengte, nu eens was de rechter, dan weer de linker de langste, onafhankelijk van ouderdom en sexe. Haar lengte varieerde van 2 tot 7.2, vergeleken bij de lengte der lichaamsholte, die = 10 werd gesteld. ²⁾ Het minimum werd echter slechts bij twee individuen aangetroffen, die beide een abnormaal kleine linker nier bezaten.

De nieren van het geslacht *Raja* nu leveren van alle Sela-chiers het fraaiste voorbeeld van een gelobde nier. Gewoonlijk vindt men zelfs de lobben volkomen van elkander geïsoleerd, zóó, dat van de linker nier — en dit is naar het schijnt vrij constant — een achterste stuk zich geheel heeft losgemaakt van het overige deel. Hierop heeft lang geleden reeds LEYDIG de aandacht gevestigd. „Bei allen Exemplaren von *Raja batis* war die linke Niere immer in zwei, wieder etwas eingekerbte Abtheilungen zerfallen, von denen die obere weitweg von der unteren gerückt war.“ ³⁾ In den regel liggen beide stukken bij *R. clavata* dicht tegen elkaar aan; in 10 van de 86 door HOWES onderzochte exemplaren lagen zij echter op een aanmerkelijken afstand van elkander. HOWES vond nu, dat de plaats en richting der hierbedoelde dislocatie samenviel met de richting, waarin het darmkanaal zijn grootste ontwikkeling heeft. Hij meent dat: „it may be safely concluded that the only cause to which the extraordinary individual variation undergone by the Thornback's kidneys can be satisfactorily referred is

1) Journ. Anat. Phys. norm. path. XXIV, 1890.

2) Ik moet er hier nog eens nadrukkelijk op wijzen, dat HOWES alleen de caudale zone „kidney“ noemt.

3) Beiträge z. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Rochen u. Haie. 1852, p. 70.

that of adaptation to the alimentary viscera (stomach and spleen). ¹⁾ In de beide gevallen, waar de linker nier zoo buitengewoon verkort is, en die hij eerst voor pathologisch hield, ziet hij slechts uitersten: alleen het achterste gedислоceerde deel is hier tot ontwikkeling gekomen, het meer naar voren gelegen is tengevolge van den druk, door het darmkanaal er op uitgeoefend, geheel geatrophieerd.

Een zoo vergaande reductie van een der nieren heb ik bij Trygoniden-wijfjes nooit aangetroffen, het is hier steeds de nier in haar geheel, die achterlijk is gebleven. De mechanische oorzaak is echter in beide gevallen nagenoeg dezelfde.

§ 4. *Persisteerende nephrostomen* ²⁾. Ofschoon ik in den loop van dit onderzoek niet speciaal gelet heb op het voorkomen dezer nephrostomen en daarover dus geen eigen waarnemingen kan mededeelen, meen ik ze toch hier niet met stilzwijgen voorbij te mogen gaan.

Er zijn n.l. in den allerjongsten tijd een viertal publicaties verschenen, die hierop betrekking hebben en, elkaar tot op zekere hoogte aanvullend, een eigenaardig licht werpen op de beteekenis dezer organen.

Het eerste is een experimenteel onderzoek van GUIDO SCHNEIDER ³⁾ en heeft betrekking op de functie der nephrostomen van *Rhina squatina*; de twee volgende van BLES ⁴⁾ handelen over de openingen in den wand der lichaamsholte bij Vertebraten in het algemeen en de correlatie, die bestaat tusschen het voorkomen van nephrostomen en pori abdominales bij visschen; in de vierde of laatste verhandeling, „note préliminaire”, beschrijft GUITEL ⁵⁾ een methode waardoor het onderzoek der Selachier-nephrostomen gemakkelijk gemaakt wordt en deelt zijne voorloopige resultaten betreffende *Acanthias vulgaris* mede.

SEMPER ontdekte het eerst, dat bij een aantal Haaien, onafhankelijk van hun systematische verwantschap, gedurende het geheele leven de foetale trechterkanaaltjes met hun nephrostomen, die hij te zamen „Segmentalorgane, d. h. die mit einem in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter versehenen Segmentalgänge” ⁶⁾ noemt, blijven bestaan.

1) l. c. p. 415.

2) Deze naam is afkomstig van SPENGLER en synoniem met „Segmentaltrichter” (SEMPER) en „segmental openings” (BALFOUR). Fransche auteurs spreken van „entonnoirs segmentaires”.

3) Anat. Anz. XIII, 15, 1897.

4) Proc. R. Soc. London. LXII, 1898. en : Journ. Anat. Physiol. norm. path. XXXII, 1898.

5) Arch. Zool. exp. (3). V. 3. 1897.

6) Arb. Inst. Würzburg, II, 3-4, 1875, p. 196.

„In Gestalt und Zahl sind die Segmentaltrechter bei den verschiedenen Gattungen, ja in der Form selbst bei jedem Individuum oder den Geschlechtern recht sehr verschieden” en deze „grosse verschiedenheit in der Zahl der Trichter bei den verschiedenen Gattungen beruht darauf, dass sie, je nach den Gattungen, in verschiedener Weise zurückgebildet oder metamorphosirt werden” ¹⁾.

Het is nu niet goed mogelijk, ondanks de vrij talrijke waarnemingen waarover wij, dank zij ook de latere onderzoekers, thans beschikken, een algemeen overzicht te geven over den bouw der nephrostomen. Ik moet derhalve volstaan met wie zich daarover interesseeren te verwijzen naar SEMPER's reeds meermalen geciteerde monografie, waar hij de „äusserst mannichfaltige Gestalt, Stellung und Structur der Trichter” bij een groot aantal vormen beschrijft ²⁾.

Wat het voorkomen betreft, hierover nog het volgende. Men vindt ze alleen bij Haaien en nog niet eens bij alle. Ze ontbreken nl. bij de *Carcharidae* en *Lamnidae*. Verder zijn zij afwezig bij alle Roggen en ook bij Holocephalen is mij hun voorkomen niet bekend geworden ³⁾.

Ik wend mij thans tot de bespreking der vier bovengenoemde verhandelingen.

Wat nu in de eerste plaats de methode van GUITEL ⁴⁾ betreft, waarvan hij bij zijn studie der nephrostomen gebruik heeft gemaakt, deze is hoogst eenvoudig en bestaat hierin, dat hij in de geopende lichaamsholte der zoo versch mogelijke dieren, na er eventueel de uteri uit te hebben verwijderd zonder daarbij echter het mesorectum noch ook het mesoarium resp. mesorchium te beschadigen, Flemming'sche vloeistof ⁵⁾ giet. Langer dan anderhalve minuut mag de vloeistof niet inwerken; na verloop van dien tijd wast men met veel water uit. Doordat nu het epitheel der nephrostomen het osmiumzuur sneller blijkt te reduceeren dan het omliggende weefsel, teekenen zij zich, na afloop der impregnatie, zwart of donker bruin af tegen een lichtgrijzen ondergrond. Brengt men de dieren later in alkohol, dan blijven de nephrostomen hun kleur behouden.

GUITEL geeft vervolgens eenige zijner met behulp van dit procédé verkregen voorloopige resultaten bij *Acanthias vulga-*

1) l. c. p. 200.

2) l. c. p. 201-209.

3) SEMPER geeft op, dat ze bij *Chimaera* ♂ ♀ ontbreken. (1) l. c. p. 223.

4) Arch. Zool. exp. (3). V, 3, 1897.

5) Acid. chrom. 1 pCt. 15 deelen. Acid. osm. 2 pCt. 4 deelen. Acid. acet. crist. 1 deel

ris ♂ en ♀, welke echter vooralsnog tot weinig meer kunnen dienen, dan ter bevestiging van SEMPER's boven geciteerde uitspraak betreffende de zeer groote variabiliteit dezer organen.

SEMPER meende niettemin eerst het voorkomen dezer nephrostomen als systematisch kenmerk te kunnen gebruiken. Alleen „ein Versuch, nach den Segmentaltrichtern die Haie systematisch zu gruppieren, gelingt einstweilen nicht, da gar keine andere Charactere mit jenen Hand in Hand gehen” ¹⁾.

Toch dacht hij oorspronkelijk een verband te hebben gevonden tusschen het aanwezig zijn van nephrostomen en van het epigonale orgaan (zie Hoofdstuk II). Hij zegt n.l.: „Auf fallend war mir anfangs die Thatsache, dass alle mit offenen Segmentaltrichtern versehene Plagiostomen eines gut ausgebildeten epigonalen Organs entbehren. Durchgreifend ist indessen diese Parallele doch nicht. Einmal fehlt den Rochen dasselbe ²⁾, obgleich sie keine Trichter besitzen; zweitens haben *Pristiurus* und *Scyllium* ein wenngleich nur schwach entwickeltes epigonales Organ, aber auch deutliche Segmentaltrichterreihen” ³⁾.

Is het SEMPER dus niet mogen gelukken eenig verband te vinden tusschen het voorkomen van nephrostomen en andere organen, een dergelijke betrekking werd wel gevonden door BLES ⁴⁾, die aan een zeer uitgebreid materiaal kon aantoonen, 1°. dat bij een aantal Haaien met persisterende nephrostomen abdominaalporen ontbreken, en 2°. dat bij alle Haaien zonder persisterende nephrostomen en eveneens bij alle Roggen steeds abdominaalporen worden gevonden.

Ik ontleen aan zijn publicatie de volgende, door mij eenigszins verkorte, tabel:

A. Selachiers met persisterende nephrostomen.

1. Abdominaalporen ontbreken.

Cestraciontidae	<i>Cestracion philippi</i> Lacep.
Rhinidae	<i>Rhina squatina</i> L.

2. Abdominaalporen afwezig tot dat het dier volwassen is (of zij dan constant voorkomen, is niet bekend).

Scyllidae	<i>Scyllium stellare</i> L.
	<i>Pristiurus melanostomus</i> Bonap.

3. Abdominaalporen treden eerst bij geslachtsrijpte op en kunnen ontbreken.

Scyllidae	<i>Scyllium canicula</i> L.
Spinacidae	<i>Spinax niger</i> Bonap.

1) l. c. p. 200.

2) Dit is, zooals ik aan kan toonen, niet geheel juist.

3) l. c. p. 232.

4) Proc. R. Soc. London. LXII, 1898.

4. Abdominaalporen treden vroeg op en zijn constant aanwezig.

Spinacidae *Acanthias vulgaris* Risso
 Scymnus lichia Cuv.

- B. Selachiers zonder persisterende nephrostomen.

5. Abdominaalporen zijn steeds aanwezig.

Selachoidei

Carchariidae Zes spp.
 Lamnidae Een sp. (*Lamna cornubica* Gm.)

Batoidei

Rhinobatidae Twee spp.
 Torpedinidae Vier spp.
 Rajidae Zeven spp.
 Trygonidae Twee spp.
 Myliobatidae Twee spp.

Uit deze tabel blijkt met een enkelen oogopslag, dat het verschijnsel toch niet zoo constant is, als BLES het wil doen voorkomen. Feitelijk zijn er slechts twee haaien bekend, waar inderdaad de abdominaalporen ontbreken: *Cestracion philippi* en *Rhina squatina*.

De groote verdienste van BLES schijnt mij echter hierin gelegen, er nog eens met nadruk op gewezen te hebben, dat bij alle Selachiers, 't zij door middel van abdominaalporen, 't zij door middel van beide, een open communicatie van de lichaamsholte met de buitenwereld is bewaard gebleven.

Op de beteekenis van dit verschijnsel, op de functie der nephrostomen tevens, heeft SCHNEIDER ¹⁾ in zijn reeds genoemd onderzoek licht geworpen.

SCHNEIDER injecteerde fijn verdeelde Oost-Indische inkt vermengd met een weinig carmijn in de lichaamsholte van een jongen *Rhina squatina* ♂ en van een nog jonger ♀. Dit doodde hij na twee, het ♂ eerst na elf dagen. In beide gevallen vond hij phagocyten met de kleurstof beladen in de nephrostomen en in de zich daar aansluitende segmentaalkanaaltjes, en „jederseits neben der Analspalte eine schwarze pigmentirte Grube — die Mündungen der Abdominalporen” ²⁾.

Ik moet hier doen opmerken, dat SCHNEIDER zich vergist, waar hij van abdominaalporen van *Rhina* spreekt. Zooals we boven reeds zagen, komen ze hier niet voor. Wel is, zooals BLES aantoonde, op de plaats, waar men ze zoeken zou, de

1) Anat. Anz. XIII, 15, 1897.

2) l. c. p. 394.

lichaamswand uiterst dun en het is dan ook meer dan waarschijnlijk, dat ze tengevolge van SCHNEIDER's experiment, pathologisch dus, zijn ontstaan en wel door scheuring van den wand daar ter plaatse. Niettemin is het feit belangrijk, dat zich daar kleurstof verzameld heeft; het wijst op het voorkomen van rudimentaire pori abdominales of althans op de plaats waar zulke vroeger voorkwamen.

BLES gaat verder en meent hieruit te mogen afleiden, dat, wat ik voor de nephrostomen door SCHNEIDER's proeven bewezen houd, ook de abdominaalporen belast zouden zijn met excretorische functies.

Nu lijkt mij deze opvatting, ofschoon zij mij wel wat voorbarig toeschijnt, toch buitengewoon plausibel en wel op dezen grond.

Vergis ik mij niet, dan is het Prof. MAX WEBER ¹⁾ geweest, die, na eerst klaarheid te hebben gebracht in de grenzenlooze verwarring, welke ten opzichte der abdominaal — en andere poren bij visschen bestond, wel voorzichtig, maar duidelijk de meening heeft uitgesproken, dat de abdominaalporen der visschen (mannelijke en vrouwelijke Salmoniden, Holocephalen, Elasmobranchiers, Ganoïden en Mormyriden) als overblijfselen van een laatste paar segmentaalgangen (= trechterkanalen RABL) mogen worden opgevat. Na de kwestie der homologie bij de verschillende vischgroepen uitvoerig te hebben uiteengezet, komt hij tot deze slotsom: „Ich halte diese Abdominalporen für rudimentäre Theile, vielleicht für Ueberbleibsel von Segmentalgängen; für ein Erbstück von früheren ursprünglichen Zuständen” ²⁾.

Volgens deze opvatting, die ik volkomen deel, en naar mij voorkomt door de bovengenoemde onderzoekingen van BLES en SCHNEIDER althans eenigen steun heeft ondervonden, zouden nephrostomen en abdominaalporen onder een gemeenschappelijk gezichtspunt vallen en beide behooren tot eenzelfde uitloozings-systeem, dat zijn hoogste ontwikkeling had toen er nog geen nieren waren en de geheele lichaamsholte één groot excretorisch orgaan vormde.

Dat deze toestand eenmaal bestaan heeft, is ook de conclusie waartoe de onderzoekingen van VAN WILHE ³⁾ hebben geleid en is eveneens in overeenstemming met de theorie van SEMON ⁴⁾, die de MALPIGHI'sche lichamen der nier als afgesnoerde deelen van de lichaamsholte opvat.

1) Morphol. Jahrb. XII, 1887.

2) l. c. p. 404.

3) Arch. mikr. Anat. XXXIII, 1889.

4) Bauplan d. Urogenitalsystems d. Wirbelthiere. 1891.

Terwijl dus aan de abdominaalporen in hoofdzaak een excretorische functie is toe te schrijven, en ofschoon ik volgaarne aanneem, dat zij b.v. bij Salmoniden niets te maken hebben met de uitloozing der geslachtsproducten, geloof ik toch, dat zij bij Selachiers in sommige gevallen wel degelijk hiertoe dienen kunnen. Deze meening vind ik ook bij GÜNTHER ¹⁾ uitgesproken: „As in these fishes (*Ceratodus*, sommige Steursoorten, *Lepidosteus*, *Polypterus*, *Amia*, *Chondropterygii*) semen and ova are discharged by proper ducts, the abdominal openings may serve for the expulsion of semen, and those ova only which, having lost their way to the abdominal aperture of the oviduct, would be retained in the abdominal cavity”. Hoe zij dienen kunnen voor „the expulsion of semen” is mij, wat de Selachiers betreft, niet zeer duidelijk. Aan den anderen kant komt het mij echter zeer waarschijnlijk voor, dat de talrijke eieren, die in het ovarium der Selachiers tot rijpheid komen, zonder ooit in het ostium abdominale tubae te geraken en die toch ergens moeten blijven, door de abdominaalporen uit de lichaamsholte verwijderd worden.

Een enkele ofschoon onvolledige waarneming kan ik ter staving van deze meening bijbrengen.

Ik vond bij bijna alle geslachtsrijpe en gravide wijfjes van *Trygon postinaca*, die ik in den loop van dezen zomer kon onderzoeken (het waren er een tiental) het eenige ovarium òf met slechts enkele rijpe eieren òf volkomen geatrophieerd. In beide gevallen was de lichaamsholte ten deele gevuld met een geel-witte, dikke pap, die volkomen de kleur en consistentie van het dojer der Selachier-eieren had. Tot mijn groot leedwezen heb ik toen verzuimd deze brei mikroskopisch te onderzoeken, zoodat ik geen absolute zekerheid in deze kan verschaffen. Het komt mij echter zeer waarschijnlijk voor, dat ik inderdaad gescheurde, als het ware overrijpe, eieren voor mij had, die in de lichaamsholte geraakt en op weg waren, langzamerhand door de abdominaalporen geloosd te worden.

Niettemin blijft de mogelijkheid open, dat ook het peritoneaal-epitheel een actieven rol speelt bij het verwijderen der overtollige eieren, namelijk door ze te resorbeer.

Het is zeer gewenscht in deze richting eens nauwkeurige waarnemingen in te stellen.

1) Introduction Study of Fishes, 1880, p. 123.

Hoofdstuk II

OVER DE GESLACHTSKLIEREN

§ 1. *Over de mannelijke geslachtsklieren.* De testes der Plagiostomen zijn steeds gepaard en ter weerszijden van de wervelkolom voor in de lichaamsholte aan de min of meer lange mesorchien opgehangen. Deze zetten zich overal op de oppervlakte der testes voort en vormen aldus het steeds nauw aansluitende peritoneaalbekselsel, welks gladde buitenoppervlakte aan de bewegelijkheid der organen ten goede komt.

Overal liggen zij in het voorste gedeelte van de lichaamsholte en beginnen meestal vlak achter het pericard. In sommige gevallen zijn zij tegen het pericard aangedrongen, en liggen dan buitengewoon ver naar voren; zoo bij *Acanthias vulgaris* onder de Haaien, bij de *Torpedines* onder de Roggen. Bij andere vormen beginnen zij op een aanzienlijken afstand achter het pericard, en liggen dan meer midden in het abdomen. Dit komt o.a. voor bij *Centrophorus* en *Scymnus* (naar SEMPER).

Nooit reiken echter de testes tot aan het einde der lichaamsholte. BRUCH ¹⁾ vermeldt dit wel voor *Zygaena malleus*, doch BRUCH wist niets van het voorkomen van een epigonaal orgaan en hield dit voor het achtereind van den testikel.

Het verst naar achteren reiken de testes bij Trygoniden. Bij een geslachtsrijp exemplaar van *Trygon pastinaca*, waarvan de schijf een breedte had van 56 cM. en van den top

1) Appareil d. l. génération chez l. Sélaciens. 1860. p. 68.

der snuit tot aan de inplanting van den staart 48 cM. mat, reikten de testes tot even voorbij de uitmonding van het appendix digitiformis in den einddarm. Zij waren na de lever verreweg de meest volumineuse organen en rechts 134 mM., links 156 mM. lang. De rechter testikel woog 114.5 gram, de linker 157 gram. Een dergelijke duidelijk uitgesproken asymmetrie der testes vond ik bij nagenoeg alle der door mij onderzochte vormen, ofschoon nergens in zoo hooge mate als bij *Trygon*.

De vorm der testes is buitengewoon uiteenlopend. In het algemeen kan men zeggen, dat zij, evenals bijna alle andere viscera, bij Haaien in den regel lang gestrekt, rond en betrekkelijk smal zijn, bij Roggen daarentegen kort, plat en breed.

Terwijl bij alle Selachiers hun vorm eenigszins onbepaald is, daar zij steeds in meerdere of mindere mate neiging vertoonen tot het vormen van lobben, zijn de testes der Holocephalen zeer regelmatig van vorm. Bij *Chimaera monstrosa* zijn zij kort, boonvormig, bij *Callorhynchus antarcticus* (pl. I, fig. 2) eivormig, eenigszins afgeplat, bij beide soorten bezitten zij een vrij glad oppervlak. Alleen aan den lateralen kant, ¹⁾ nagenoeg op het midden, bevindt zich bij *Callorhynchus* een flauw gebogen sikkelvormigen band, ruim 1 cM. lang, de door SEMPER voor *Chimaera* afgebeelde en beschreven z.g.n. „Vorkeimfalte.“ „Diese Falte ist von höchster Bedeutung; sie bestimmt am Hoden die Zuwachslinie neuer samenbildender Ampullen.“ ²⁾ Bij mijn exemplaar van *Chimaera* heb ik haar niet gevonden; mis schien was het individu nog niet oud genoeg.

Eveneens heb ik deze Vorkeimfalte bij het meerendeel der door mij onderzochte Roggen gemist. Alleen bij *Torpedo marmorata*, wier zeer ver naar voren gelegen testes, elk c.a. 20 mM. lang en door ondiepe insnijdingen in drie of vier achter elkaar gelegen lobben verdeeld waren, vond ik een kleine plooi op den ietwat platgedrukten lateralen kant. Deze bereikte noch den voor noch den achterkant der testes, en had dus volkomen denzelfden vorm als de door SEMPER bij *Torpedo oculata* (narke) beschrevene. ³⁾

Bij een tweede individu van *Trygon pastinaca*, iets jonger dan het boven vermelde, maten de testes links 100 mM.,

1) Ik heb mij bij de beschrijving der geslachtsklieren steeds het dier in den normalen stand gedacht. Dan hangen de geslachtsklieren van den dorsalen lichaamswand af in de lichaamsholte. Dan kan men twee breedere vlakken, mediaal en lateraal, onderscheiden en twee smallere, het dorsale, waarmee de klier min of meer tegen den wervelkolom aanligt en een daartegenovergelegen ventraal vlak. Ligt het dier onder het prepareeren op zijn rug, dan is natuurlijk de laterale kant dorsaalwaarts, de mediale naar boven gekeerd.

2) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 245.

3) l. c. p. 248.

rechts 80 mM. De linker reikte bijna tot aan de uitmonding van het vingervormig aanhangsel. Beide waren breed en vertoonden een aanduiding eener verdeling in groote polygonale vakken.

Een ♂ van *Trygon violaceus*, waarvan ik alleen de viscera bezat en dat nog lang niet geslachtsrijp was, had testes, die links 121 mM., rechts 87 mM. maten en dus buitengewoon asymmetrisch waren.

Bij de *Rajidae* zijn de testes het meest afgeplat en dienovereenkomstig zeer breed. Bij een halfwassen exemplaar van *Raja clavata*, een z.g.n. „halve rog”, vond ik den linker c.a. 80, den rechter 60 mM. lang. Op beide begonnen zich reeds de door alle oudere onderzoekers vermelde polygonale vakken te vertoonen, die een eenigszins glazig voorkomen hebben en door VOGT en PAPPENHEIM¹⁾ niet onaardig met in lood gevatte ruitjes zijn vergeleken. In deze vakjes was met de loupe reeds duidelijk een korrelige structuur waar te nemen, veroorzaakt door de ampullen, waarin zich de spermatozoen ontwikkelen; zij besloegen bij beide testes nagenoeg de helft van het oppervlak, naar den rand toe, waar zij het oudst zijn, steeds scherper begrensd. Op het mediale vlak beperkten zij zich uitsluitend tot den rand, niet veel meer dan één rij breed en nog weinig ontwikkeld.

Bij een bijna geslachtsrijp individu derzelfde soort vond ik den toestand op het mediale vlak dezelfde gebleven, alleen waren hier de vakjes groter en de rand iets naar binnen gekromd. De laterale zijde daarentegen was hier geheel ermee bedekt, zoodat, wanneer men de beide testes met hun binnenvlakken tegen elkaar legde, zoodat de omgebogen randen elkaar raakten, men niets dan die vakjes zag.

De testes der Haaien zijn, zooals reeds gezegd is, van meer gestreken en eenigszins cylindrischen vorm. Bijna overal valt hun asymmetrie duidelijk in het oog.

Bij *Scyllium stellare* was de linker testikel 78 mM., de rechter 92 mM. lang. De „Vorkeimfalte”, die hier meer het voorkomen van een smallen band, dan van een plooi had, liep met flauwe bochten over het midden der laterale zijde en was iets korter dan de klier zelf.

Bij *Scyllium canicula* was de linker testes 94, de rechter 110 mM. lang. Vooral aan de eerste was de „Vorkeimfalte” duidelijk en liep op de grens van het mediale en laterale vlak, reikte echter niet geheel tot het einde.

Bij een klein individu van *Pristiurus melanostomus* hadden

1) Annales Sci. nat. [4]. XII, 1859, p. 102.

de testes een buitengewoon homogeen voorkomen en liep de „Vorkeimfalte” nagenoeg recht over de geheele lengte van het laterale vlak. Linker testikel 43 mM., rechter 46 mM. lang.

Een geslachtsrijpe *Mustelus vulgaris* had zeer (c.a. 16 mM.) smalle testes, die van talrijke dwarse groeven voorzien en links 119, rechts 115 mM. lang waren. Het mediale vlak was bij beide sterk afgeplat, zoodat zij nagenoeg een half-cylindervorm bezaten. Op de bolle laterale zijde zag men weer duidelijk de bandvormige „Vorkeimfalte”, die hier achter tot het eind van den testikel, voor echter niet zoover reikte.

Bij het kleine exemplaar van *Spinax niger*, dat ik kon onderzoeken, waren beide testes wel even lang, n.l. 42 mM., maar de linker lag veel, ongeveer 8 mM. meer naar voren, dan de rechter. Ook hier bezaten zij nog een volkomen homogeen uiterlijk, en liep de „Vorkeimfalte” over het laterale vlak, evenwijdig aan de lengte-as van de klier.

Ofschoon dus de testes nagenoeg overal duidelijk asymmetrisch zijn, gaat deze asymmetrie toch nooit zoover als bij de vrouwelijke geslachtsklieren, waar, zooals wij aanstonds zullen zien, vaak slechts één der ovarien tot ontwikkeling komt.

§ 2. *Over de vrouwelijke geslachtsklieren.* De bouw, met name de mikroskopische bouw der Selachier-ovarien, is reeds bij herhaling het onderwerp van uitvoerige studien geweest, waarvan ik hier alleen die van SEMPER ¹⁾, BALFOUR ²⁾, GIACOMINI ³⁾, en de allerrecentste, het academische proefschrift van SCHMIDT ⁴⁾, noem ⁵⁾.

Over den groveren anatomischen bouw valt echter weinig algemeen te zeggen. Het meest karakteristieke en wat den onderzoekers van alle tijden steeds is opgevallen, is het eigenaardige trosvormige voorkomen der rijpe eierstokken, waaraan steeds tusschen een klein aantal groote volwassen eieren een groote hoeveelheid kleinere onrijpe eieren in alle stadien worden aangetroffen.

Bij het meerendeel der Selachiers zijn de ovarien gepaard, bij eenige groepen komt echter constant slechts een enkel tot ontwikkeling. Deze eenzijdigheid kan van tweërlei aard zijn: of zij gaat vergezeld van een overeenkomstige asymmetrie

1) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875.

2) Quart. Journ. micr. Sci. XVIII, 1878.

3) Ric. Labor. anat. Roma. V, 3-4, 1896.

4) Ovarium d. Selachii, 1898.

5) RATHKE'S verhandeling „Ueber den Eierstock der Haifische” in de 4e afdeeling zijner „Beitraege zur Geschichte der Thierwelt”, Halle, 1827, bevat, in tegenstelling met de andere werken van dezen grooten geleerde, slechts onbetrouwbare opgaven, daar hij de onderzochte species verkeerdelijk heeft bestemd.

van den overigen genitaaltractus (zoo hij vele Roggen), of een dergelijke correlatie bestaat klaarblijkelijk niet (sommige Haaien).

Het volledigst en het langst bekend is deze eenzijdigheid bij de eierleggende vormen onder de Haaien, dus bij de *Scyllidae*, en bij de Haaien met membrana nictitans, *Mustelus*, *Galeus*, *Carcharias*, *Sphyrna* e. a.

Reeds ARISTOTELES ¹⁾ vermeldt deze bijzonderheid, doch JOHANNES MÜLLER is de eerste geweest, die hierop de aandacht vestigde en in zijn welbekende verhandeling „Ueber den glatten Hai des Aristoteles” ²⁾ en, later en uitvoeriger, in het vijfde stuk zijner meesterlijke „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden” ³⁾. De bedoelde plaatsen bij ARISTOTELES luiden vertaald: „Bij sommige namelijk groeien de eieren, zooals reeds gezegd is, midden tusschen de baarmoeders aan den wervelkolom, zoo bij de Scyllien”. Verder: „De doornhaai draagt haar eieren bij het middenrif boven de borsten” ⁴⁾. Eindelijk: „Die echter onder de haaien gladde genoemd worden, hebben haar eieren midden tusschen de baarmoeders op de wijze der Scyllien”.

Hieruit blijkt, dat ARISTOTELES reeds met deze belangrijke bijzonderheden bekend was, bijzonderheden, die in de latere leerboeken niet of slechts zeer terloops worden vermeld.

JOHANNES MÜLLER ⁵⁾ heeft deze merkwaardige citaten aldus verklaard: „Bekanntlich ist der Eierstock der *Acanthias*, wie gewöhnlich, und auch bei vielen andern Haien doppelt, ein rechter und linker, aber es ist eine von Niemand bisher beobachtete Thatsache, dass die Scyllien und der glatte Hai des ARISTOTELES, nämlich *Mustelus* und noch viele andere Haifische nur einen einzigen und zwar ursprünglich entweder rechten oder linken Eierstock besitzen, in ähnlicher Weise wie die meisten Vögel, und dieses ist es, was ARISTOTELES vor sich gehabt hat, als er sagte, dass die Eier bei den Scyllien und bei den glatten Haien mitten zwischen den Eileitern angeheftet seien, wenn gleich ARISTOTELES die Hauptursache des Unterschiedes, nämlich die Doppeltheit oder Einfachheit des Eierstocks nicht aufgefasst oder nicht ausgedrückt hat. Was er von der Lage der Eier bei den einen in der Mitte sagt, ist auf die erwachsenen Individuen mit ausgedehnten Eiern zu beziehen”.

1) *Ιστοριαι περι Ζωων*. lib. VI. cap. 10.

2) Abh. Akad. Berlin. 1840.

3) Ibid. 1842.

4) *ανωθεν των μυστων*. ARISTOTELES noemt n.l. de schaalklieren *μυστοι*.

5) Abh. Akad. Berlin. 1842, p. 123.

Het ovarium is dus niet ongepaard, maar slechts een van beide ovarien komt tot ontwikkeling, het andere blijft rudimentair. Dit blijkt b.v. duidelijk wanneer men zeer jonge individuen onderzoekt, waar beide ovarien op hun gewone plaats, ter weerszijden van den wervelkolom worden gevonden.

Meestal is het de rechter eierstok, die tot ontwikkeling komt. Zoo bij *Scyllium* en *Pristiurus*, *Mustelus*, *Galeus*, *Carcharias* en *Sphyrna*.

Alleen bij het ondergeslacht *Scoliodon*, is volgens MÜLLER het linker ovarium het asymmetrische.

Ofschoon nu JOHANNES MÜLLER het doet voorkomen, alsof van het niet tot ontwikkeling gekomen ovarium nooit meer een spoor te vinden zou zijn, is het toch uit SEMPER's ¹⁾ onderzoekingen gebleken dat „die Ausbildung der rudimentären Ovarien beim Weibchen weit über das erste embryonale Mass hinaus gediehen“ is. Hij vond er bij *Mustelus* en *Galeus* ♀♀ zelfs rudimentaire door follikels omgeven eicellen in. „Es fehlt hier im Grunde zur Ausbildung eines echten Eierstocks nur der Anstoss zum weiteren Wachstum der vollständig angelegten im Stroma eingebetteten und mit ihren Follikeln versehenen Eier“. ²⁾ Wat echter de oorzaak is van dit op zoo lagen trap van ontwikkeling blijven staan laat hij in het midden; een lichtvaardige hypothese dienaangaande op te werpen valt niet in zijn smaak.

Ofschoon dus bij volwassen individuen het rudimentaire ovarium duidelijk waarneembaar is — ik kan het uit eigen ervaring voor *Mustelus* althans bevestigen, -- schijnt toch het andere reeds zeer vroeg in ontwikkeling voor te zijn.

SCHMIDT ³⁾ maakte n.l. van dit verschijnsel gebruik, om het geslacht van *Mustelus*-embryonen vast te stellen. Hij zegt: Bei gewissen Species, wie z. B. *Mustelus*, kommt beim Weibchen nur die linke Keimdrüse zur Entwicklung und man kann schon bei ganz jungen Embryonen an dieser Asymmetrie das Geschlecht leicht erkennen."

Van de Haaien, waarvan het met zekerheid bekend is, dat zij twee ovarien bezitten, noem ik de *Spinaces*, *Scymni* en *Notidanidae*.

Steeds echter betreft de asymmetrie bij Haaien alleen de klier zelve: steeds is het overige deel van den tractus genititalis gepaard.

Dit is echter anders bij de Roggen, waar slechts een ovarium tot ontwikkeling komt.

1) Arb. Inst. Würzburg, II, 3-4, 1875, p. 236.

2) l. c. p. 236.

3) Ovarium d. Selachii. 1898, p. 28.

Het is niet geheel juist, wanneer JOHANNES MÜLLER, ¹⁾ meent: „Bei den Rochen scheint der Eierstock immer doppelt zu sein, so bei den *Rhinobatus*, *Raja*, *Trygon*, *Torpedo*, *Myliobatis*.“

Wat de *Rhinobatidae* aangaat, hierover kan ik met zekerheid niets mededeelen. De eenige vertegenwoordiger, die ik van deze familie kon onderzoeken, een ♀ van *Rhinobatus granulatus*, bezat beide ovarien, doch was nog zeer jong, zoodat ik hieruit voor den volwassen toestand niets kan afleiden.

Van de *Rajidae* en *Torpedinidae* kon ik echter vaststellen, dat zij regelmatig twee, van de *Trygonidae* en *Myliobatidae*, dat zij gewoonlijk slechts een enkel ovarium tot ontwikkeling brengen.

Het belangrijkste verschijnsel bij deze laatste twee families is echter, dat hier de eenzijdige ontwikkeling der geslachtsklier in den regel gepaard gaat met de asymmetrie der overige geslachtsorganen, waarvan reeds in het vorige Hoofdstuk terloops sprake was.

Wat in de eerste plaats de *Myliobatidae* aangaat, tot mijn leedwezen waren de beide ♀ species, die ik ervan onderzocht heb, n.l. *M. aquila* en *M. nieuhofti* weer uiterst jonge individuen, waarbij de geslachtsklieren nauwelijks als zoodanig te herkennen waren.

Maar van de eerste soort geeft BRUCH ²⁾ een goede afbeelding, ofschoon met weglating der ovarien. In de figuurverklaring ³⁾ zegt hij echter duidelijk: „l'ovaire a été enlevé des deux côtés“, waaruit blijkt, dat hier beide ovarien tot ontwikkeling komen. In overeenstemming hiermee is ook het overige genitaalapparaat gepaard aanwezig.

Bij de tweede, *M. nieuhofti*, daarentegen is, volgens de opgaven van ALCOCK ⁴⁾, alleen het linker ovarium „full of large ova“, terwijl ook alleen de linker oviduct functionneert.

Bij *M. bovina* eindelijk, waarover een zeer uitvoerige verhandeling van de hand van GIACOMINI ⁵⁾ is verschenen, is de toestand precies dezelfde. Hij onderzocht van deze species twee gravide wijfjes, gevangen in den golf van Napels, waarheen zij vermoedelijk gekomen waren om er hun jongen ter wereld te brengen, en vond bij beide slechts de linker uterus zwanger. „Corrispondentemente assai sviluppato appariva l'ovario di sinistra, mentre si presentava oltremodo atrofico quello di destra“ ⁶⁾. Terwijl het linker ovarium ongeveer

1) l. c. p. 128.

2) Appareil d. l. génération chez l. Sélaciens. 1890, pl. IV.

3) l. c. p. 71.

4) Journ. Asiat. Soc. Bengal. LIX, 2, 1890, p. 54.

5) Ric. Labor. anat. Roma. V, 3-4, 1896.

6) l. c. p. 221.

12 cM. lang en 6 cM. breed was, strekte zich het rechter geatrophieerde, hoogstens 3 mM. breed, zich slechts over een lengte van eenige centimeters uit op de laterale kant der ventraalvlakte van het epigonale orgaan.

Bij *Trygonidae* is het verschil nog grooter.

Bij de geslachtsrijpe *Trygon pastinaca*-wijfjes, die ik onderzoek, heb ik nooit een spoor van het rechter ovarium meer kunnen vinden; de atrophie schijnt hier nog vollediger te zijn. Het linker ovarium was ook steeds gering ontwikkeld. Bij geen mijner exemplaren vond ik het langer dan 8 cM. of breder dan 2 cM. en nooit trof ik er rijpe eieren in aan. Vreemd genoeg lag het bovendien steeds los, vrij in de lichaamsholte; het mesoarium was altijd gescheurd. Ik weet zeker, dat dit niet het gevolg was van onvoorzichtig prepareren; over de beteekenis van dit zonderling verschijnsel kan ik echter niets meedeelen.

Een linker ovarium wordt verder gevonden bij *Tr. violaceus*. Dit vermelden GIACOMINI ¹⁾ en SCHMIDT ²⁾. Deze laatste zegt van een volwassen exemplaar, 108 cM. lang („Körperlänge“): „Nur das linke Ovarium enthielt Eier, das rechte bestand nur aus Stromagewebe. Im linken Uterus fand ich befruchtete Eier, der rechte war leer und atrophisch“.

Hetzelfde verschijnsel doet zich volgens WOOD—MASON en ALCOCK ³⁾ ook voor bij *Tr. walga* ⁴⁾. Ikzelf vond ten slotte bij een halfwassen *Taeniura lymma* ♀ eveneens alleen het linker ovarium ontwikkeld en dit evenals bij *Trygon pastinaca*, vrij liggend in de lichaamsholte. Dit exemplaar had echter reeds geruimen tijd, vermoedelijk lange jaren, op alcohol gestaan, waardoor de laesie misschien werd veroorzaakt. Ook hier was het rechter ovarium totaal geatrophieerd.

Het komt mij nu zeer waarschijnlijk voor, dat, terwijl de asymmetrie der eierstokken bij Haaien voorloopig althans nog niet wel te verklaren is, bij Roggen de oorzaak van het verschijnsel in dezelfde momenten gelegen is, die de asymmetrie van den geheelen genitaaltractus veroorzaken, n.l. de enorme ontwikkeling van de spiraaldarm, waardoor slechts ruimte voor een enkele uterus is, wat van invloed geweest kan zijn op de eenzijdige ontwikkeling der ovarien.

Want dit is het belangrijke verschijnsel, waarop ik gemeend

1) l. c. p. 221.

2) l. c. p. 61.

3) Proc. R. Soc. London. L. 1892.

4) Van *Tr. bleekeri*, waar de rechter tractus genitalis ontwikkeld is, vind ik bij de genoemde auteurs geen opgaven betreffende de ovarien.

heb te moeten wijzen, dat, voor zoover bekend is, bij alle Roggen met eenzijdigen genitaaltractus, slechts het corresponderende ovarium tot ontwikkeling is gekomen.

§ 3. *Over het epigonale orgaan.* Boven is reeds bij herhaling sprake geweest van het epigonale orgaan. Ik moet thans kort uiteenzetten, wat men hieronder te verstaan heeft en berichten over mijn eigen daarop betrekking hebbende waarnemingen.

Het is zeer waarschijnlijk, dat zich de geslachtsklieren der Selachiers eenmaal door de geheele lichaamsholte hebben uitgestrekt. Bij een aantal vormen vindt men hiervan nog een aanduiding in den vorm der z. g. n. genitaalplooï, die op een vroeg stadium wordt aangelegd, maar, op het proximaal gelegen deel na, waar zich later de geslachtsklier gaat ontwikkelen, gewoonlijk weer verdwijnt. Dienovereenkomstig kan men in de ontwikkeling van de geslachtsklieren der volwassen Selachiers drie verschillende trappen onderscheiden:

1°. de genitaalplooï blijft over haar geheele lengte bestaan; de geslachtsklier kan zich door de geheele lichaamsholte uitstrekken — Notidaniden.

2°. de genitaalplooï ontwikkelt zich alleen in het proximale deel tot geslachtsklier; het overige, naar achteren gelegen deel wordt door woekering van stromacellen volumineus en vleezig. Selachiers met epigonale orgaan (Seylliden, Carehariiden, Rhinobatiden, Trygoniden).

3°. de genitaalplooï ontwikkelt zich eveneens alleen in haar voorste deel tot geslachtsklier, de rest gaat, zoo zij al aangelegd werd, te gronde — overige Selachiers.

Uit het bovenstaande blijkt nu, wat men onder het epigonale orgaan te verstaan heeft en tevens, dat men het stroma der geslachtsklieren niet als zoodanig heeft te beschouwen, ofschoon beide zonder grens in elkaar overgaan.

Het is dan ook slechts tot op zekere hoogte juist, wanneer JOHANNES MÜLLER ¹⁾, die overigens het eerst de epigonale organen en wel in het vrouwelijk geslacht heeft ontdekt en beschreven, ze voor identisch houdt: „mit einer bei männlichen Haien und Rochen seit MONRO bekannte Substanz, welche vom Hoden und Nebenhoden sehr verschieden ist”.

Immers MONRO ²⁾ beschrijft den testis van een der Rajiden, die zeker alle het epigonale orgaan missen.

1) Abh. Akad. Berlin. 1842, p. 132.

2) Structure and Physiology of Fishes. 1785, p. 25.

Hiervan zegt hij zeer correct: „We observe, in place of the testicle (of man), a substance composed partly of white matter like the milt ¹⁾, and partly of small spherical bodies”. De „white matter”, die hij ook op plaat XI van zijn beroemd werk afbeeldt, en haar in de daarop betrekking hebbende verklaring met de woorden: „a white medullary part of the right testicle” ²⁾ aanduidt, is niets anders dan dat deel van den testis waarop zich de bovenbeschreven, polygonale vakjes niet hebben ontwikkeld, dat dus uitsluitend uit stromaweefsel bestaat en dat men overal in meerdere of mindere mate aantreft.

Alleen bij *Torpedo* zou het volgens JOHN DAVY ³⁾ ontbreken: „The testes of the torpedo are distinguished from those of the thornback and common ray, by wanting that milt-like margin or appendage, described by Baron CUVIER, and before noticed and figured by MONRO.”

CUVIER ⁴⁾ schijnt echter toch wel ♂ epigonale organen te kennen, wat ik meen te mogen afleiden uit het volgende citaat: „L'autre partie de ces testicules singuliers, est formée d'une substance glanduleuse homogène, qui en occupe, en arrière, la portion la plus mince, et s'étend sous toute la face inférieure de la portion tuberculeuse.”

Ofschoon hij ze tot den testikel rekent, is zijn opgave over de ligging juist.

Soms strekken zij zich zelfs zeer ver naar achteren uit, zoo bij *Zygaena*, waar zij tot aan de cloaca reiken, wat de oorzaak was van BRUCH's bovengemelde vergissing.

Meestal reiken zij echter niet zoo ver; hun caudale einde is dikwijls in innig contact met het appendix digitiformis.

Wat in het bijzonder hun vorm en voorkomen betreft, hierover het volgende:

Voor zoover ik heb kunnen nagaan, wordt het epigonale orgaan, waar het in het eene geslacht wordt aangetroffen, ook in het andere gevonden.

Onder de Haaien bezitten een wèl ontwikkeld epigonaaal orgaan 1^e. de Scyllien. Wel geeft SEMPER van *Scyllium canicula* op, dat het ontbreekt, maar zoowel bij deze species, alsook bij de verwante *Sc. stellare* heb ik in het mannelijk geslacht een duidelijk, ofschoon onregelmatig gelobd en niet zeer lang epigonaaal orgaan gevonden. Vrouwelijke Scyllien heb ik niet kunnen onderzoeken. Van de beide kleine exemplaren van

1) MONRO meent hier de hom der Beenvisschen.

2) l. c. p. 86.

3) Researches. II, 1839, p. 455.

4) Leçons, d'anatomie comparée. 1805, V, p. 27.

Pristiurus melanostomus die ik onderzocht, vond ik bij het ♀ een weinig maar duidelijk ontwikkeld, bij het ♂ daarentegen nauwelijks een spoor van het epigonale orgaan. SEMPER geeft hiervan, zonder vermelding van de sexe, op: „Schwach entwickelt”. ¹⁾

Bij *Galeus canis* ♂ en ♀, *Zygaena malleus* ♂ en ♀ *Mustelus* ♂ en ♀, *Carcharias* en *Oxyrhina* zijn de epigonale organen flink ontwikkeld en zeer lang. Meestal is het eene wat langer dan het andere; bij de vormen met asymmetrische ovarien, is het het langst aan den kant, waar het ovarium ligt. Aan den anderen kant begint het veel meer naar achteren, waarvan ik mij bij halfwassen *Mustelus*-wijfjes bij herhaling heb kunnen overtuigen.

Ook bij Roggen is het epigonale orgaan zeer verbreid. SEMPER'S ²⁾ meening, dat het hier zoude ontbreken, is onjuist. Niet alleen geeft hijzelf, ondanks deze bewering, even verder op, dat het bij *Rhinobatus granulatus* ♂, „sehr stark und lang” is, maar ook bij een andere Rhinobatide, n.l. *Rh. columnae* ♂ en verder bij een zeer jong wijfje van *Rh. granulatus* vond ik zeer fraaie epigonale organen. *Rh. granulatus* ♂ vertoonde nog deze eigenaardigheid, dat het linker epigonale orgaan zeer ver naar achteren, en op geruimen afstand van den testis was gelegen. Het rechter was slechts weinig ontwikkeld, doch had overigens een normale ligging.

Eindelijk bezitten ook de Trygoniden een hoog ontwikkeld epigonaal orgaan, dat kort en breed, zeer vleezig en onregelmatig van vorm is en zich in beide geslachten vanaf de geslachtsklief tot aan het appendix digitiformis uitstrekt. Zoo vond ik het bij *Trygon pastinaca* ♂ en ♀, bij *Tr. violaceus* ♂ en *Taeniura lymma* ♀. Vooral bij *Tr. pastinaca* is de vergroeiing van het appendix met het epigonale orgaan zeer innig, zoodat het appendix bijna geheel er in is gezonken.

Wat de overige Haaien en Roggen betreft, hier ontbreken, voor zoover dit bekend is, de epigonale organen.

Hetzelfde geldt voor *Chimaera* en *Callorhynchus*.

1) l. c.

2) l. c.

Hoofdstuk III

OVER DE UITVOERWEGEN

§ 1. *Over de ureteren.* Over de uitvoerwegen der Plagiostomen-nieren, die ik voorloopig, zonder daarmede iets te zeggen over hun verhouding tot den ureter der Amnioten en volgens de bestaande gewoonte, ureteren zal blijven noemen, zijn de opgaven in de hand- en leerboeken over het algemeen zeer kort en meestal zeer onvolledig.

Dit moge blijken uit eenige citaten, die nu volgen.

MONRO ¹⁾ vermeldt er niets van in zijn bekend werk. Alleen op plaat XI beeldt hij de urogenitalia van een mannelijken Rog af, waar eenigszins schematisch, maar in hoofdzaak juist, de ureteren der rechterzijde zijn voorgesteld.

CUVIER ²⁾ geeft slechts zeer korte opgaven betreffende de visschen in het algemeen.

CARUS ³⁾ is ook zeer kort en bovendien niet zeer juist. Hij zegt: „Bey Rochen und Hayen fehlt die Harnblase, doch senken, nach HOME's Angaben, die Ureteren in eine Erweiterung sich ein, welche hinter dem After eine herzförmige Hervörrangung bildet". Hiermee bedoelt hij den sinus urogenitalis.

STEENSTRA TOUSSAINT ⁴⁾, in zijn reeds geciteerde prijsvraag, noemt Beenvisschen en Selachiers in één adem. Na vermeld te hebben, dat bij *Gasterosteus*-soorten „quinque ad sex ureteres in quoque latere per separata ostia urinam in vesicam deducunt" gaat hij verder: „Eandem vero dispositionem ipse

1) Structure and Physiology of Fishes. 1875.

2) Leçons d'anatomie comparée. 1805, V, p. 234.

3) Lehrbuch d. Zoologie. 1818, p. 558.

4) Responsio. 1835, p. 16.

observari in *Raja clavata*, Tabula II, Fig. 5. Ureter enim ex anteriore parte renum urinam ducens non per idem ostium ac caeteri ureteres vesicam intrat; ita ut in quoque latere duo adsint". Ook deze voorstelling is niet zeer correct; wij zullen aanstond zien, wat Steenstra Toussaint bedoelde.

LEYDIG ¹⁾ geeft zeer in het algemeen op: „Die Harnkanälchen sammeln sich in grössere Gänge, die in den Harnleiter einmünden".

Niet veel uitvoeriger zijn BERGMANN en LEUCKART ²⁾: „Bei den Knorpelfischen kommen oft, ohne Verbindung mit einer Harnblase, verschiedene Mündungsstellen der getrennten oder vereinigten, in manchen Fällen auch mit den Geschlechtswegen verbundenen Harnleiter vor".

Bij STANNIUS ³⁾ vind ik de volgende zeer gecondenseerde beschrijving van den toestand bij *Raja*: „Von jedem Lappen (der Niere) verläuft bei *Raja* ein dickwandiger Harncanal zum Innenrande der Niere. Zwei oder drei solcher, aus der Nieren-substanz hervorgetretener Canäle vereinigen sich immer zu einem Stamme. Indem diese Stämme vom vorderen Theile der Niere aus absteigen, von ihrem hintersten Theile aus aufsteigen, convergiren sie und fliessen jederseits an einem sehr kurzen Ureter zusammen. Der Harnleiter jeder Seite mündet in eine blasenartige Erweiterung". Zoover wat de ureteren betreft, en hierbij blijft het.

Ook DUMÉRIL ⁴⁾ bepaalt zich in hoofdzaak tot eenige opmerkingen betreffende de Roggen en beroept zich verder op onderzoekingen van STEENSTRA TOUSSAINT over *Squalus glaucus* uit het jaar 1839 ⁵⁾.

OWEN ⁶⁾ is wat uitvoeriger. Hij zegt: „the ureterie trunk becomes superficial along the inner and fore — part of the hinder half of each kidney; after quitting which it dilates in the Grey Shark (*Galeus*) into a kind of receptacle, behind each oviduct or vas deferens, and communicating with its fellow near the cloaca, terminates by a single urethral canal upon a kind of penis or clitoris, at the back of the anus, within a large common cloaca. In the Torpedo, the ureters terminate on the cloacal papilla by two distinct orifices. In the Skate and Thornback each ureter terminates in the neck

1) Rochen u. Haie, 1852, p. 71.

2) Anat. phys. Uebersicht d. Thierreichs. 1852, p. 211.

3) Zootomie d. Fische, 1854, p. 263.

4) Hist. nat. d. Poissons. 1865, p. 225.

5) Tijdschr. nat. gesch. phys. VI, 1839.

6) Anatomy of Vertebrates. I, 1866, p. 536.

of a short bifid bladder; these open by a common urethra upon the cloacal papilla". In hoeverre deze beschrijvingen juist zijn, zal in het vervolg blijken.

HUXLEY ¹⁾ is daarentegen weer zeer kort. Na van de nieren der *Elasmobranchii* alleen vermeld te hebben dat zij: „do not extend so far forward as those of most other fishes”, gaat hij voort: „The ureters generally become dilated near their terminations, and open by a common urinary canal into the cloaca behind the rectum”. Dit is kort, maar onduidelijk.

Men zal moeten toegeven, dat uit bovenstaande citaten inderdaad niet veel te leeren valt omtrent den bouw der zoo uiterst belangrijke organen, en SEMPER's ²⁾ bewering: „man habe noch gar keine Einsicht in den typischen Bau der Plagiostomen-niere gewonnen, es bleibe somit eigentlich noch Alles zu thun übrig”, was met name op de ureteren van toepassing.

SEMPER heeft dan ook in zijn omvangrijk werk een viertal bladzijden ³⁾ uitsluitend aan de ureteren gewijd! Jammer genoeg zijn echter niet al zijn opgaven te vertrouwen en ik zal er dan ook slechts onder groote reserve gebruik van kunnen maken.

Hierop heeft ook BALFOUR ⁴⁾ reeds gewezen, die in zijn Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes, het volgende résumé geeft, dat ik hier in zijn geheel citeer, omdat ik er later nog eens naar te verwijzen zal hebben:

„Up to this time there has been no distinction between the anterior and posterior tubuli of the primitive excretory organ which alike open into the Wolffian duct. The terminal division of the tubuli of a considerable number of the hindmost of these (ten or eleven in *Scyllium canicula*), either in some species elongate, overlap, and eventually open by apertures (not usually so numerous as the separate tubes), on nearly the same level, into the hindmost section of the Wolffian duct in the female, or into the urogenital cloaca, formed by the coalesced terminal parts of the Wolffian ducts, in the male; or pour their secretion into a single duct on each side which opens in a position corresponding with the numerous ducts of the other type. It seems, that both in Amphibians and Elasmobranchs the type with a single duct or approximations to it, are more often found in the females, than in the males. The subject requires however to be more worked out in Elasmobranchs. In both groups the modified posterior

1) Anatomy of Vertebrated Animals. 1871, p. 133.

2) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 196.

3) l. c. p. 286-289.

4) Journ. Anat. Phys. norm. path. XII, 2, 1878, p. 211.

kidney-segments are probably equivalent to the permanent kidney of the amniotic Vertebrates, and for this reason the numerous ducts of the first group or single duct of the second were spoken of as ureters. The anterior tubuli of the primitive excretory organ retain their early relation to the Wolffian duct, and form the Wolffian body."

In het bovenstaande geeft BALFOUR voortreffelijk de resultaten zijner eigen onderzoekingen en die van SEMPER weer, en bovendien menigen wenk voor latere onderzoekers.

Even voortreffelijk, maar uit den aard der zaak veel minder uitvoerig, is wat GEGENBAUR¹⁾ ervan in zijn „Grundriss" vermeldt: „Auch für den secundären Urnierengang bestehen Veränderungen, insofern er bei den Männchen zum Samenleiter wird. Die aus dem hinteren Nierenabschnitte kommenden Ausführgänge sammeln sich dann zu einem gemeinsamen Harnleiter, der in einem Sinus urogenitalis ausmündet, oder es führen mehrere Harnleiter mit getrennten Mündungen dorthin. Bei den Weibchen sind auch die aus dem vorderen abortiven Stücke der Urniere kommenden Ausführgänge mit dem Harnleiter verbunden".

Zoowel BALFOUR's als GEGENBAUR's groote verdienste is, naar mij voorkomt, vooral hierin gelegen, dat zij in navolging van SEMPER een streng verschil maken tusschen den toestand bij mannelijke en dien bij vrouwelijke Selachiers.

Dit verschil wordt door GÜNTHER²⁾ wederom verwaarloosd. In zijn „Introduction to the Study of Fishes" vindt men alleen deze opgaven: „the ureters are short; each is dilated into a pouch, and communicating with its fellow terminates by a single urethra (which also receives the vasa deferentia) behind the end of the rectum in the large common cloaca".

SEMON³⁾, die het urogenitaalsysteem van alle Vertebraten kort de revue laat passeeren, teekent van de Selachiers met betrekking tot de ureteren aan: „In der Beckenniere kommt es schon bei Selachiern durch Anastomosen der Quercanäle zur Bildung eines vom Vornierengange mehr oder weniger selbständigen Ausführganges".

WIEDERSHEIM⁴⁾ maakt van de ureteren geen gewag en vermeldt alleen bij mannelijke Selachiers: „der hintere Urnierenabschnitt dagegen, als reines Harnsystem persistirend, entleert sein Secret durch Vermittelung von besonderen Canälen in

1) Grundriss d. vergleichenden Anatomie. 1878, p. 631.

2) Introduction. 1880, p. 155.

3) Bauplan d. Urogenitalsystems d. Wirbelthiere. 1891, p. 85.

4) Grundriss d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. 1893, p. 558.

den secundären Urnierengang welker zugleich als Harn- und Samenleiter fungirt".

Een eenigszins afwijkende en, naar mij voorkomt, niet zeer aanbevelenswaardige terminologie volgt DISSELHORST ¹⁾, die de differentiatie der nieren aldus weergeeft: „Dadurch, dass beim Männchen die vordersten Urnierencanälchen mit dem Hoden in Verbindung treten, fungiert auch hier wie bei den Amphibien der Ureter zugleich als Harn- und Samenleiter, während er beim Weibchen lediglich Harnleiter bleibt". Ofschoon het een slechte gewoonte is, den oerniergang ureter te noemen, geeft DISSELHORST het essentieele van het geval voldoende weer, maar leert ons niets nieuws over de ureteren zelf. Hij beschrijft n.l. verder den toestand bij *Torpedo ocellata*, waarvan hij een drietal exemplaren onderzocht, zonder daarbij echter te vermelden of het mannetje of wijfjes waren! Uit de beschrijving, die zich in hoofdzaak tot den mikroskopischen bouw bepaalt, leidt ik echter af, dat hij geen ♂ individuen bezat.

Ten slotte moet ik hier nog ter wille van de terminologie het onderzoek van RABL ²⁾ noemen, die, na het ontstaan der ureteren bij *Pristiurus melanostomus* zeer uitvoerig te hebben beschreven, zich zeer positief verklaart tegen het gebruik van dezen term bij Selachiers. Hij vreest dat dit verwarring zou geven. Na nog eens uitdrukkelijk betuigd te hebben: „Erstens sollte man bei derartigen Erörterungen nicht einzig und allein das Verhalten beim Männchen zur Richtschnur nehmen" gaat hij voort: „zweitens sollte meiner Ansicht nach der Ausdruck Ureter ausschliesslich für den Ausführungsgang der Nachniere oder des Metanephros der Amnioten reservirt bleiben. Durch die übliche Nomenklatur wird leicht der Verdacht wachgerufen, dass die Selachier wirkliche Ureteren im letzt erwähnten Sinne besitzen und dass daher die „eigentliche Niere" der Nachniere der Amnioten homolog sei" ³⁾. RABL noemt de uitvoergangen der afzonderlijke nier-segmenten „Endkanäle" en vindt het overbodig voor de uitvoerkanalen der verschillende segmenten verschillende namen te kiezen. Daarom noemt hij de ureteren van *Pristiurus*, die door uitgroeien naar achteren zijn ontstaan, ook „Endkanäle".

Wij zullen aanstonds zien, in hoeverre deze nomenclatuur bruikbaar is. In een aantal gevallen is ze het zeker niet, en wel daar, waar de „Endkanäle" hun zelfstandigheid verliezen

1) Harnleiter d. Wirbelthiere. 1894, p. 174.

2) Morphol. Jahrb. XXIV, 1896.

3) l. c. p. 742.

en tot een enkelen uitvoergang versmelten. Bovendien vind ik het gevaar, dat in het gebruik van het woord „ureter” schuilt, niet zoo heel groot, en om zonder meer van „nier” bij Selachiers te spreken minstens even erg.

Gaan wij de bovenstaande citaten na, dan blijkt in de eerste plaats, dat geen der genoemde auteurs, ook niet de lateren, behalve SEMPER, BALFOUR en GEGENBAUR, een onderscheid maken tusschen den toestand bij mannetjes en dien bij wijfjes, ofschoon deze toch intrinsiek verschillen. In de tweede plaats blijken een aantal oudere auteurs een zonderlinge voorkeur voor de Rajiden gehad te hebben: alleen OWEN maakt hierop een uitzondering. Bij nader inzien lijkt mij dit echter wel verklaarbaar. Niet dat de Roggen een zeer eenvoudigen bouw der ureteren, of bijzonder primitieve kenmerken vertoonen, maar door toevallige omstandigheden, misschien wel, omdat zij steeds het gemakkelijkst te verschaffen waren, zijn zij van oudsher een geliefkoosd object geweest en bovendien, MONRO heeft langen tijd als eenige autoriteit gegolden.

Het meerendeel der schrijvers heeft er zich echter met korte, algemeene opmerkingen afgemaakt.

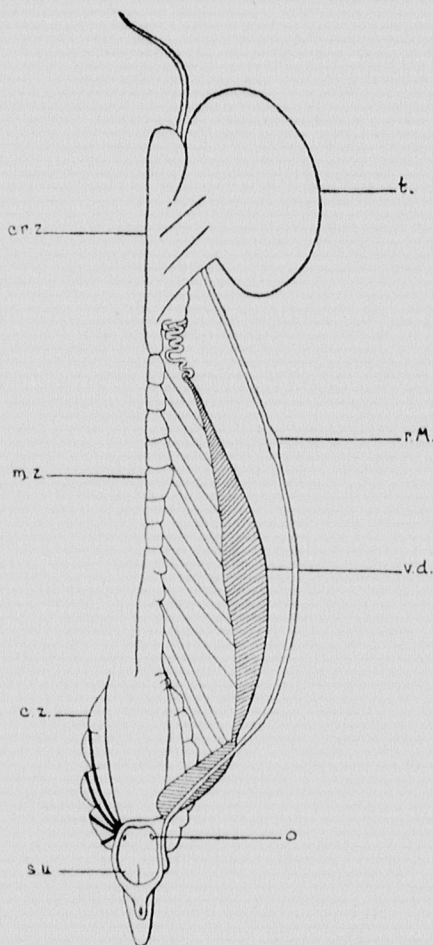
Wanneer ik thans overga tot een meer gedetailleerde behandeling van de uitvoergangen der Plagiostomen-nieren, zal ik, blijkens het bovenstaande, mijne bevindingen bij mannelijke en vrouwelijke individuen afzonderlijk te behandelen hebben. In beide gevallen zal ik de Holocephalen tot uitgangspunt kiezen, daar hier de toestand het minst ingewikkeld is. Zooals bekend is, hebben de Holocephalen een aantal primitieve Plagiostomen-kenmerken bewaard, ik herinner slechts aan het darmkanaal en de mixipterygien, zoo ook in hun urogenitaal-systeem.

Bij *Chimaera monstrosa* (fig. 1), zagen wij, dat de mediale zone zich nog zeer ver naar achteren uitstrekt en de caudale uit nog slechts weinige segmenten (4—6) bestaat. Ook in de uitvoergangen vinden wij dezen primitieven toestand terug. De talrijke segmenten der mediale zone bezitten elk een ureter, die in het vas deferens mondt. Bij mijn exemplaar waren het er 14, die deels (9) boven de insnoering van het aangezwollen deel van het vas deferens uitkomen, deels (5) onder die insnoering. Deze 14 ureteren zijn uiterst dun en loopen schuin naar achteren, zoodat vooral de achterste 5 een tamelijk langen weg hebben af te leggen.

Geheel anders gedragen zich de ureteren der caudale zone. In de eerste plaats komt hun aantal, bij mijn exemplaar althans, niet overeen met dat der waarneembare segmenten.

Ik vond n.l. links 6, rechts 4 duidelijke segmenten en aan beide zijden 5 ureteren. Van deze was de voorste van beide zijden zeer dun, ongeveer van het zelfde kaliber als alle voor-

Fig. 1.



Chimaera monstrosa ♂. cr. z. — craniale zone; c.z. — caudale zone; m.z. — mediale zone; o. — opening der ureteren; r.m. — rudiment van den MÜLLER'schen gang; s.u. — sinus urogenitalis; t. — testis; v. d. — vas deferens.

afgaande, de overige 4 echter wijd en zeer dunwandig en vertoonden aan hun begin, daar, waar ze uit de niersubstantie traden, een aanzwelling in de vorm eener ampulle.

Wat echter deze 5 ureteren in de hoogste mate onderscheidde, was, dat geen enkele in het vas deferens uitmondde, maar alle erachter in den sinus urogenitalis. Deze zelfstandigheid der caudale ureteren, deze hunne emancipatie van den geslachtsgang, vond ik bij alle door mij onderzochte volwassen ♂ Plagiostomen terug; dit lijkt mij een verschijnsel van niet geringe beteekenis, waarop, voor zoover ik kon nagaan, te voren nog nooit de aandacht werd gevestigd.

Het feit, dat zij onafhankelijk van het vas deferens uitmonden is hierbij het essentieele; of dit geschied door middel van een enkele of verschillende openingen is van volkomen ondergeschikt belang, en, laat ik het er dadelijk bijvoegen, in de meeste gevallen, aan alcohol-materiaal bijna altijd, niet uit te maken zonder het maken van coupes door den dorsalen cloacawand. Bovendien is de variabiliteit hier

raal bijna altijd, niet uit te maken zonder het maken van coupes door den dorsalen cloacawand. Bovendien is de variabiliteit hier

uit den aard der zaak zeer groot, zoodat de bevindingen bij een enkel individu bijna geen waarde bezitten, terwijl het belang der kennis, die men verkrijgen zou, door een groot aantal individuen op dit punt te onderzoeken, niet op zou wegen tegen de enorme hoeveelheid moeite en tijd, die een dergelijk onderzoek kosten zou. Derhalve zal ik met mijn opgaven omtrent het aantal openingen zeer voorzichtig zijn en alleen meedeelen, wat ik met zekerheid heb kunnen constateeren.

Gelukkig was in enkele gevallen geen twijfel mogelijk; zoo bij *Chimaera monstrosa*, waar de 5 caudale ureteren op het allerlaast versmelten en gemeenschappelijk uitmonden.

Met deze beschrijving komt vrij wel overeen, wat HYRTL ¹⁾ ervan mededeelt, n.l. „Jede Niere besitzt drei sehr weite Harnleiter“ ²⁾, en in Fig. 1 zijner plaat afbeeldt, n.l. 19 mediale ureteren, die echter alle boven de genoemde insnoering van het vas deferens uitmonden.

LEYDIG ³⁾ beschrijft aan de mediale zone „zahlreiche, nacheinander in den Ductus deferens einmündende Ausführungsgänge“; de „eigentliche Niere“ (caudale zone) beschrijft hij alleen bij een wijfje.

SEMPER eindelijk geeft in het geheel geen opgaven betreffende *Chimaera* ♂.

In hoofdzaak hetzelfde vond ik bij *Callorhynchus antarcticus*. Alleen het aantal mediale ureteren bedroeg hier slechts 4; zij waren lang, even dun als bij *Chimaera* en mondden op vrij regelmatige afstanden achter elkaar in het hier buitengewoon dikke aangezwollen deel van het vas deferens.

Die van de caudale zone, er waren er 6, vertoonden in zoverre een meerdere complicatie, doordat de vier voorste gemeenschappelijk doch onafhankelijk van de beide achterste uitmondden. Ook deze waren vlak voor hun uitmonding versmolten en bezaten daar ter plaatse een lichte aanzwelling.

Resumeerende komen wij dus tot het besluit, dat de Holocephalen in de verhouding der ureteren een primitieven toestand vertoonen en wel omdat:

1°. de mediale nierzone enorm ontwikkeld is, in vergelijking met de caudale;

2°. elk segment min of meer duidelijk zijn eigen ureter bezit.

3°. de caudale ureteren volkomen zelfstandig blijven tot

1) Sitz-Ber. Akad. Wien. XI, 1853.

2) l. c. p. 1084.

3) Arch. Anat. Physiol. 1851, p. 267.

op het oogenblik dat zij den cloacawand doorboren, waar zij of alle (*Chimaera*) of tot twee bundels (*Callorhynchus*) versmelten.

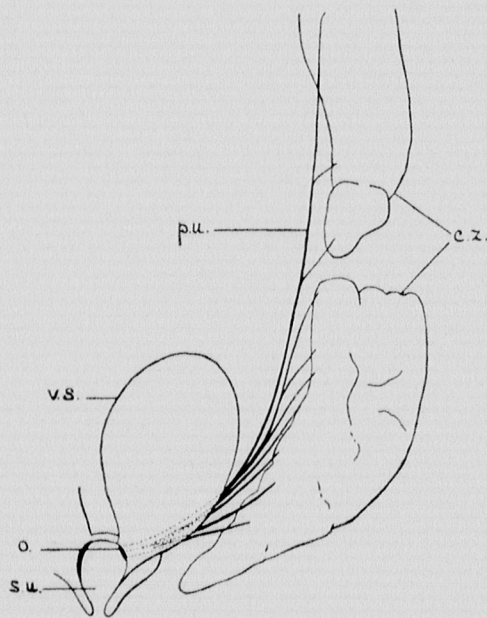
Natuurlijk is de allerprimitiefste toestand deze geweest, dat alle ureteren elk voor zich uitmondten. Deze toestand schijnt echter verloren te zijn gegaan.

Van de Holocephalen laten zich nu de vier verschillende typen, die ik bij de ♂ Selachiers aantrof, ongedwongen afleiden. Zoo eenvoudig een toestand als de Holocephalen vertoonen, vond ik bij geen Selachier terug.

Alleen wat de mediale zone betreft, schijnt het, dat de toestand overal dezelfde is en elk segment een in den regel korten ureter in het vas deferens zendt.

De caudale gedragen zich echter zeer verschillend; in 't algemeen kan men zeggen, dat de voorste ureter neiging

Fig. 2.



Raja asterias ♂. c.z. — caudale zone; o. — opening der ureteren; p.u. — principale ureter; s.u. — sinus urogenitalis; v.s. — vesicula seminalis.

vertoont, de overige in zich op te nemen, zijn lumen te verruimen en zoo de ureter kat'exochèten te worden.

De eerste phase van deze differentiatie vinden wij daar, waar de voorste ureter een aantal der meer naar achteren gelegen in zich opneemt, terwijl daarnaast nog zelfstandige ureteren voorkomen, die, soms met elkaar anastomoseerend zich kort voor de gemeenschappelijke uitmonding, evenals bij Holocephalen, vereenigen.

Dit eerste type vond ik het fraaist bij Rajiden. Bij een halfwassen *Raja asterias* ♂, (fig. 2), waar een diepe insnijding de caudale zone der linker nier in twee bijkans even groote stukken

deelde, vond ik aan den ventralen binnenkant een uiterst teeren ureter, die eerst drie kortere uit het voorste stuk afkomstig, daarachter op grooten afstand de drie volgende tot één versmolten, daarna de zevende, en tenslotte ook de achtste in zich opnam. De 9^e en 10^e bleven een eind zelfstandig, versmolten daarna met elkaar en eindelijk met de overige acht, zoodat tenslotte alle ureteren gemeenschappelijk achter de opening van den zaadblaas in den sinus urogenitalis uitmondten.

Het aantal der zelfstandige ureteren kan varieeren, maar steeds schijnen zij naast den principalen ureter, zooals ik den voorsten, belangrijkste ureter zal noemen, aanwezig te zijn. Aldus is ook de toestand bij *R. batis*, *R. clavata*, en waarschijnlijk bij alle ♂ Rajiden.

Dit type wordt verder gevonden bij de *Rhinobatidae* en *Myliobatidae*.

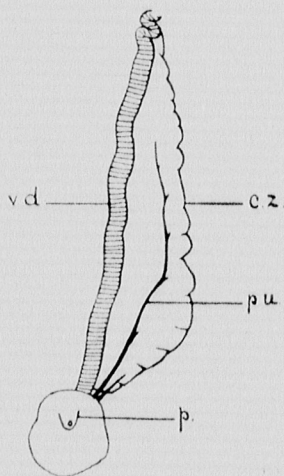
Het volkomenst is deze toestand daar bereikt, waar naast den principalen ureter geen andere meer gevonden worden en men dus van *den* ureter zou kunnen spreken.

Dit vindt men bij *Torpedo*. Hier loopt ongeveer midden over het ventraalvlak der nier een dunne ureter, die alle overige ureteren in zich opneemt en naar achteren toe al dikker wordt. Bij een jong mannetje van *T. marmorata* (fig. 3), vond ik ter weerszijden vijf zulke tot een gemeenschappelijken ureter zich vereenigende buisjes. Dit exemplaar vertoonde nog een bijzonderheid, waardoor het als het ware een overgang vormde tot het vorige type. Behalve den principalen ureter bevond zich links nog een kleine zelfstandige, die zich pas kort voor de uitmonding met den principalen ureter vereenigde. Dit bracht mij er toe dit tweede type als uit het voorgaande afgeleid te beschouwen.

Behalve bij *Torpedo* heb ik dit type nergens anders aangetroffen.

Terwijl dus in de beide bovengenoemde gevallen de ureteren alle ongeveer eenzelfde kaliber bezitten, treedt bij de twee volgende typen een hoogere complicatie op, doordat de principale ureter een wijd lumen bezit en dientengevolge een lange buis met uiterst dunne wanden vormt.

Fig. 3.



Torpedo marmorata ♂.
c. z. — caudale zone; p. — urogenitaal-papil; p. u. — principale ureter; v. d. — vas deferens.

Ook hier worden naast dien principalen, zelfstandige nauwe ureteren aangetroffen, die op verschillende wijzen kunnen uitmonden, of wel alle ureteren monden in dien eenen, voornaamsten, een toestand, die met dien bij *Torpedo* te vergelijken is. Steeds en overal echter monden ook hier alle ureteren onafhankelijk van het vas deferens en behoudens een enkele uitzondering, de Trygoniden, waar een sinus urogenitalis ontbreekt, in den sinus urogenitalis uit.

Voor eene beschrijving van het derde type, een wijde ureter, daarnaast zelfstandige nauwe, kies ik een Scyllide en wel *Scyllium stellare*. (fig. 4).

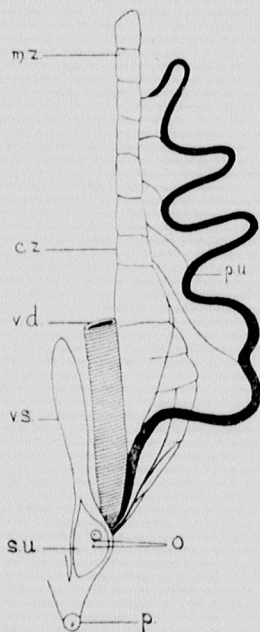
Bij de vormen, die dit type vertoonen, is de caudale nierzone buitengewoon ontwikkeld en in haar voorste deel steeds duidelijk gesegmenteerd. Uit het voorste dezer caudale segmenten treedt een dunne ureter, die zich plotseling verwijdt en zich voortzet als een sterk gewonden, blaasvormige verwijde en dunwandige buis, wier kronkels inliggen tusschen en bijna even talrijk zijn als die van het op deze hoogte nog sterk gewonden vas deferens, en eindelijk met een enigszins spleetvormige opening in den sinus urogenitalis mondt. Vijf volgende segmenten geven nog elk een dunne ureter aan den principalen; de laatste twee daarvan bezitten een aanzienlijke lengte ter wille van den langen weg, dien ze hebben af te leggen.

Naar achteren toe houdt de nier op duidelijk gesegmenteerd te zijn. De urine van dit deel wordt afgevoerd door een aantal (4—6) dunne ureteren, die, ten deele met elkaar versmolten, te zamen achter de bovengenoemde spleetvormige opening van den principalen ureter uitmonden.

Met kleine wijzigingen heb ik dit type ook bij andere Scylliden, n.l. *Scyllium canicula* en *Pristiurus melanostomus* gevonden en verder o. a. bij *Mustelus vulgaris* en *Spinax niger*.

De verschillen, die zij onderling vertoonen zijn van ondergeschikten aard. Zoo is het aantal vrije caudale segmenten

Fig. 4.



Scyllium stellare ♂. c.z. — caudale zone; m.z. — mediale zone; o. — openingen der ureteren; p. — urogenitaal-papil; p. u. — principale ureter; s. u. — sinus urogenitalis; v. d. — vas deferens; v. s. — vesicula seminalis.

variabel: 11—12 bij *Spinax niger*, 4—5 bij *Mustelus vulgaris* slechts 3 bij mijn exemplaar van *Pristiurus melanostomus*. Ook het aantal der zelfstandige, achterste ureteren loopt zeer uiteen, evenals dat der openingen, waarmee zij in den sinus urogenitalis uitmonden. Zoo vond MARTIN ST. ANGE ¹⁾ er drie bij *Mustelus vulgaris*, SEMPER ²⁾ geeft er zelfs 6—7 op en vindt bij *Scyllium canicula*: „4....Oeffnungen, die direct in eben soviele hier beständig isolirt bleibende Harnleiter führen.” ³⁾ Dit is dus niet geheel in overeenstemming met de voortreffelijke beschrijving die BALFOUR ⁴⁾ geeft: „Nine or possibly ten distinct ureters ... were present on each side. (n.l. bij *Sc. canicula* ♂) It will be noticed that, whereas the five hindermost are distinct till close to their openings into the urogenital cloaca, the four anterior ones appear to unite at once into a single duct, but are probably only bound up in a common sheath. The ureters fall into the common urogenital cloaca, immediately behind the opening of the Wolffian duct (so far as could be determined), by four apertures on each side.” BALFOUR heeft hier klaarblijkelijk een zeer jeugdig stadium van den bovenbeschreven toestand voor zich gehad: zijn object was een jong mannetje en slechts 33 cM. lang.

Nergens vind ik dezen eigenaardigen toestand beschreven: SEMPER ⁵⁾ geeft weliswaar afbeeldingen van *Scyllium* en *Pristiurus*, maar onjuiste, zoo b.v. fig. 6 op plaat XIII, voorstellende de achterste helft van het urogenitaalsysteem van een nog niet geslachtsrijp *Pristiurus*-mannetje, maar laat daar den principalen ureter (wiens waren aard hij niet erkende), uit het niet te voorschijn komen. Evenmin maken PARKER en HASWELL, die in hun nieuwe leerboek een *Chiloscyllium* als type der Selachiers beschrijven, er melding van. Natuurlijk is het mogelijk, dat hier de toestand anders is, maar waarschijnlijk lijkt het mij niet. Zij vermelden alleen: The posterior part of the (♂) kidney has the same character as in the female; its ducts usually five in number on each side, open into the urogenital sinus.” ⁶⁾

De eenige, die een vrij juist, maar buitengewoon omslachtig relaas ervan geeft, is MARTIN ST. ANGE, die den principalen ureter als „vessie urinaire” beschrijft en er o. m. zeer gelukkig van opmerkt: „Ce réservoir membraneux est le pendant, quant

1) Mém. Acad. France, XIV, 1853, p. 139.

2) Arb. Inst. Würzburg, II, 3—4, 1875, p. 289.

3) l. c. p. 289.

4) Journ. Anat. Physiol. norm. path. XII, 2, 1878, p. 179.

5) l. c. pl. XII, fig. 1; pl. XIII, fig. 6.

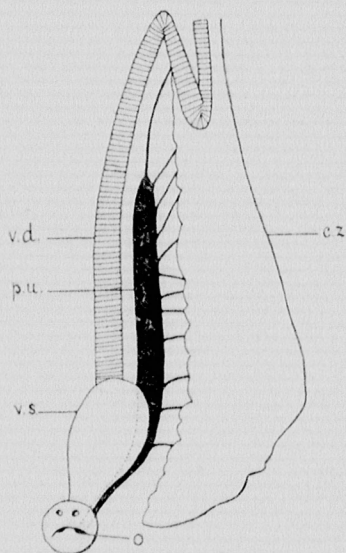
6) Text-Book of Zoology, II, 1897, p. 152.

à sa forme générale et à son volume, de la partie renflée du déférent." ¹⁾

Ik zou er echter niet voor zijn, de terminologie van MARTIN St. ANGE over te nemen en van „urineblaas” te gaan spreken. Deze naam veronderstelt meer dan een wijdlumigen ureter. Dat deze echter als reservoir dienst doet, valt aan den anderen kant niet te ontkennen.

In zijn volmaaksten vorm treedt dit reservoir eindelijk op bij het vierde type, waar alle ureteren er in uitmonden. Dit trof ik het eerst bij *Trygon pastinaca* aan (fig. 5). *Trygon* is een vorm,

Fig. 5.



Trygon pastinaca ♂. c.z. — caudale zone; o. — opening der ureteren; p.u. — principale ureter; v.d. — vas deferens; v.s. — vesicula seminalis.

dun en loopt nagenoeg evenwijdig aan het vas deferens naar achteren. Dan verwijdt hij zich plotseling en vervolgt zijn weg, terwijl hij op onregelmatige afstanden alle overige ureteren — bij het door mij onderzochte exemplaar 11 — in zich opneemt. Zijn lumen blijft overal nagenoeg even breed, alleen caudaal van den achtersten ureter wordt het iets nauwer. De eenigszins spleetvormige opening ligt op een vlakke papil in de cloaca.

die, ofschoon in de Noordzee en vooral in de Middellandsche zee vrij menigvuldig, naar mij wil voorkomen te weinig onderzocht werd. Zij vertoont in menig opzicht tal van bijzonderheden, met name in den bouw der geslachtsorganen, waarop ik in het vervolg van dit onderzoek nog terug zal komen. Zoo vond ik ook hier en nog bij eenige andere Trygoniden, dien eigenaardigen bouw der ureteren, dien ik als vierde en uit het voorgaande afgeleide type meen te mogen beschouwen.

De grens tusschen mediale en caudale nierzone is bij *Trygon pastinaca*, waar de nier uiterst compact is, niet aan te wijzen en alleen gegeven door de verhouding der ureteren. De voorste caudale ureter is echter lang en

Op deze papil monden ook de ureter van de andere zijde en, gescheiden van elkaar, de beide vasa deferentia. Een urogenitaalsinus ontbreekt hier derhalve.

Volmaakt denzelfden bouw vertoonden de ureteren van *Tr. violacea* en *Tr. kuhlii*. Alleen het aantal der korte ureteren varieert ook hier; ik vond b.v. bij mijn exemplaar van *Tr. violacea* links 9, rechts 10, die zich in den principalen ureter openen.

Tot mijn leedwezen kon ik geen andere manlijke Trygoniden onderzoeken; de gelijkvormigheid, die ik echter bij vrouwelijke Trygoniden vond, doet mij verwachten, die ook eenmaal in het mannelijk geslacht te zullen aantreffen.

Uit het bovenstaande blijkt dus, dat wij, uitgaande van de ♂ Holocephalen, die het grondtype vertoonen, bij de ♂ Selachiers 4 typen kunnen onderscheiden, zooals nogmaals blijken moge uit het onderstaand overzicht:

Holocephalen.

Grondtype: alle caudale ureteren gelijkwaardig en zelfstandig tot aan hun uitmonding. *Chimaera*, *Callorhynchus*.

Selachiers.

Afgeleide typen: caudale ureteren ongelijkwaardig; de voorste kan als de principale worden beschouwd, die een deel der overige ureteren of wel alle in zich opneemt.

A. de principale ureter is van hetzelfde kaliber als de overige.

1^e. type: de principale ureter neemt slechts een deel der overige op, daarnaast min of meer zelfstandige: *Rajidae*, *Rhinobatidae*, *Myliobatidae*.

2^e. type: de principale ureter neemt alle overige ureteren op: *Torpedinidae*.

B. De principale ureter bezit een wijd lumen en fungeert als urine-reservoir.

3^e. type: neemt slechts een deel der overige ureteren op: *Scyllidae*, *Spinacidae*, *Carchariidae*.

4^e. type: neemt alle overige ureteren op: *Trygonidae*.

Alle mannelijke Plagiostomen hebben echter dit gemeen, dat de caudale ureteren zich volkomen van de geslachtsgangen hebben geëmancipeerd, tengevolge waarvan aan de caudale nierzone een zekere mate van zelfstandigheid toekomt, die ten nauwste samenhangt met eene verdeling van arbeid in de nier, een arbeidsverdeling, waaraan de blijvende nier der Amnioten misschien haar ontstaan te danken heeft.

Vinden wij dus bij de mannelijke Plagiostomen tamelijk uiteenlopende, ofschoon tot één grondtype terug te brengen toestanden, gansch anders is het in het vrouwelijk geslacht. Alleen de Holocephalen nemen een geheel op zich zelfstaande plaats in: wat de vrouwelijke Selachiers echter betreft, hier heerscht een zeer groote eenvormigheid en worden, voor zoover ik kon nagaan, alleen verschillen van zeer ondergeschikten aard gevonden.

Bij Holocephalen-wijfjes — de beschrijving past zoowel voor *Chimaera* als voor *Callorhynchus* —, waar, zooals wij boven zagen, evenals bij alle ♀ Plagiostomen, feitelijk geen onderscheid te maken is tusschen mediale en caudale nierzone, monden de ureteren in een ongepaarde mediane blaas, die, overal ingesloten door bindweefsel, nergens vrij in de lichaams-holte uitsteekt en tusschen de ventrale nieroppervlakte ter eener, den dorsalen cloacawand en de beide uteri ter anderzijde is gelegen. SEMPER ¹⁾ beschrijft deze blaas bij *Chimaera* kort en duidelijk aldus: „Schneidet man nun die Blase an, so sieht man, dass ihr Lumen einfach, nicht etwa durch ein Septum in 2 Hälften getheilt ist und dass an der linken und rechten Seite von dem äusseren Insertionspunkt der Harnleiter und des LEYDIG'schen Ganges her ein ziemlich weiter Canal herabzieht, der aus der Verschmelzung der letzteren entstanden ist und sich unten am Hals der Harnblase in diese öffnet. Man kann daher diese Harnblase nicht ohne weiteres jenen bei Haien ²⁾ gefundenen vergleichen, da diese ausnahmslos nur Erweiterungen des untersten Abschnittes des LEYDIG'schen Ganges sind, in welchen die eigentlichen Harnleiter einmünden.“ En verder: ³⁾ „Es ist hiernach nicht unmöglich, dass diese letztere eine besondere, nur dieser Gattung zukommende Bildung sei, worüber natürlich allein die Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben kann.“

Tot dusverre is deze gewenschte opheldering nog niet gebracht. Een oogenblik geloofde ik de blaas voor het homologen van het appendix digitiformis der Selachiers te mogen houden, dat, gelijk bekend is, in den vorm, waarin de Selachiers het bezitten, bij Holocephalen ontbreekt. Echter hebben MAZZA en PERUGIA ⁴⁾ in den darmwand van *Chimaera*, eenige millimeters beneden de onderste winding van den spiraaldarm, acineuse klieren gevonden, waarin ik stellig meen het homo-

1) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 287.

2) SEMPER bedoelt: bij weiblichen Haien.

3) l. c.

4) Atti Soc. Ligustica. V, 1894.

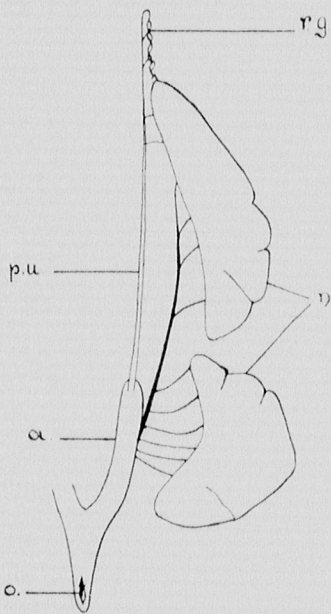
logon van het vingervormig aanhangsel der Haaien en Roggen te moeten zien. Daarmee valt dus ook de onderstelling betreffende de blaas der ♀ Holocephalen. Bovendien, waarom zouden alleen de wijfjes het bezitten?

Met SEMPER ben ik echter de meening toegedaan, dat de toestand der Holocephalen-wijfjes intrinsiek verschilt van dien der ♀ Selachiers.

Want hier vinden wij overal een principalen ureter (den LEYDIG'schen gang van SEMPER), die in den regel een terminale soms min of meer excentrische aanzwelling vertoont, waarboven, waarin of waaronder alle overige ureteren uitmonden.¹⁾

Een typisch voorbeeld levert ons *Trygon pastinaca* (pl. II, fig. 1). Hier loopt vanaf het voorste segment een dunne ureter, die alle overige uit de achtereenvolgende segmenten komende in zich opneemt. Uit het voorste deel van de meer volumineuse „eigentlijke Niere” komen twee ureteren²⁾ en monden eveneens kort na elkaar in den hier nog steeds dunnen principalen. Dan wordt zijn lumen eensklaps zeer wijd, zoodat het nu volgende deel volmaakt den vorm van dien der ♂ Trygonen vertoont. In het verwijde deel monden 10 korte ureteren. De principale ureteren van beide zijden vereenigen zich tot een kort mediaan kanaal³⁾ en dit mondt achter de uteri in de cloaca. Een sinus urogenitalis ontbreekt hier, zooals bij alle ♀ Selachiers.

Fig. 6.



Raja asterias ♀. a. — aangezwollen eind van den principalen ureter; o. — opening daarvan; n. — nier; p. u. — principale ureter; r. g. — rudiment der geslachtsnier.

1) Ik moet er hier echter nadrukkelijk op wijzen, dat deze principale ureter, het homologen van het vas deferens der ♂, door afsplijting van den primaireren oerriegang ontstaan is en dus niets te maken heeft met den ureter, zooals wij die b.v. bij *Trygon* ♂ vonden. Overigens is het niet onmogelijk, dat ook in het ♂ geslacht een afsplijting van ureteren plaats heeft, zoodat zij niet alle homodynaam zouden zijn. Dit kan echter alleen een vergelijkend embryologisch onderzoek leeren; ik heb mij alleen te bepalen tot wat in den volwassen toestand gevonden wordt.

2) Op de plaat zeer vaag uitgevallen.

3) „Urinary sinus” der Engelsche zoölogen.

Volkomen hetzelfde vond ik bij andere Trygoniden: *Taeniura lymma* en *Pteroplatea micrura*.

De *Rajidae* vertoonen een dunnen principalen ureter (waarin slechts enkele der voorste ureteren uitmonden), die een lange terminale aanzwelling bezit, welke met die van den anderen kant is versmolten tot een tweehoornige blaas. In deze blaas monden, hetzij indirect, door bemiddeling van andere, hetzij direct alle overige ureteren. (fig. 6, blz. 49).

Tot mijn leedwezen bezat ik geen volwassen ♀ *Torpedines*, noch Rhinobatiden, noch Myliobatiden, noch andere Roggen, zoodat ik hierover niets kan mededeelen.

Bij Haaien vond ik velerlei uiteenlopende toestanden, die echter alle tot het type *Trygon* zijn terug te brengen.

Alleen *Pristiurus melanostomus* vormt in zooverre een uitzondering, als hier de principale ureter geen aanzwelling vertoont.

Overal vindt men hier echter bij de ureteren van het achterste gedeelte der nier, n.l. van het deel dat equivalent is aan de caudale zone der ♂ nieren, een tendentie tot het vormen van een hoofdstam, door middel waarvan de overige ureteren in den principalen monden, tot een hoogere mate van zelfstandigheid der ♀ caudale zone dus. Dit verschijnsel, waarvan bij *Trygon* nog niets te bespeuren valt, is reeds aangeduid bij de Roggen.

Wat de details aangaat, hierover heb ik het volgende aangeeteekend:

Bij *Scyllium canicula* monden talrijke ureteren distaal van de blaasvormige aanzwelling, bij *Galeus canis* monden ze in die aanzwelling. Bij *Acanthias vulgaris* eveneens; hier is het echter, evenals bij *Spinax niger*, waar hij hoog boven in den blaas mondt, slechts één hoofdstam, die de overige in zich heeft opgenomen.

Bovendien komen de ureteren uit dat deel van de nier, dat equivalent is met de mediale zone der mannetjes en die daar zooals we zagen in het vas deferens monden, uit in den aanvang van den principalen ureter.

Feitelijk is dus de toestand in beide geslachten dezelfde, op een zeer belangrijk punt na.

In beide geslachten wordt de urine der mediale zone geloosd door ureteren, die in het ♂ geslacht in het vas deferens, in het ♀ geslacht in het homologon daarvan monden. Dit homologon, de LEYDIG'sche gang van SEMPER, is in het ♀ geslacht uitsluitend belast met den afvoer van urine, kan eventueel als reservoir dienst doen, maar vormt steeds het hoofdkanaal van het gansche systeem, en is dus functioneel hetzelfde als, d. i.

analoog met den principalen ureter der mannetjes en kan derhalve ook hier dien naam dragen.

In beide geslachten verder, en, voor zoover ik heb kunnen nagaan, bij beide in gelijke mate, vertoont de caudale nierzone neiging tot een zekere zelfstandigheid. Deze dokumenteert zich in het gedrag der caudale ureteren, die in beide geslachten of geïsoleerd blijven, of in meerdere of mindere mate versmelten (vorming van den principalen ureter in het ♂, hoofdstam der caudale ureteren in het ♀ geslacht).

Terwijl echter in het vrouwelijk geslacht deze caudale ureteren nooit en nimmer hun oorspronkelijk verband met het geheele systeem, i. e. hun uitmonding in den principalen ureter verliezen, hebben zij, en dit is het cardinale verschil, in het ♂ geslacht overal dit oorspronkelijk verband verloren; ze hebben zich van den geslachtsgang volkomen geëmancipeerd.

De beteekenis van dit verschijnsel is duidelijk: het moet toch zijn nut hebben, dat geslachtsproducten en urine elk op zich zelf geloosd werden. In het ♀ geslacht is deze scheiding volkomen bereikt door de volledige afsplijting van den MÜLLERschen gang; in het ♂ geslacht wordt zij verkregen door de emancipatie der caudale ureteren.

Wij mogen dus, naar mij wil voorkomen, in de caudale nierzone der Selachiers het bij uitstek als nier functioneerende orgaan dezer dieren zien. Hiervoor pleiten niet alleen de makroskopische maar ook de mikroskopische bouw ¹⁾. Verder het zeer belangrijke feit, dat, blijkens het bovenstaande, in beide geslachten de mate van zelfstandigheid vrijwel gelijk is. Trouwens, het zou niet best te begrijpen zijn, waarom in het ene geslacht de excretorische functie der nier grooter zou zijn dan in het andere.

Mogen we dus in de caudale nierzone het bij uitstek als nier functioneerende orgaan zien, dat zich in beide geslachten in den loop de tijden een niet onaanzienlijke mate van zelfstandigheid heeft weten te verschaffen, een zelfstandigheid, die zooal niet uiterlijk waarneembaar, toch steeds potentieel voorhanden is, dan doet zich onwillekeurig de vraag voor: „mogen wij hierin niet het homologon der Amnioten-nier, van den metanephros zien?”

Ofschoon de beantwoording dezer vraag geheel ligt op ver-

1) In het caudale deel zijn de MALPIGHI'sche lichaampjes veel kleiner, maar ook veel talrijker, dan in het daarvoor gelegen deel, waardoor een aanzienlijke vergroting van het excretorische oppervlak verkregen wordt.

gelijkend-embryologisch gebied, en ik dit gebied bij dit mijn onderzoek stelselmatig, waar dit doenlijk was, heb gemedend, meen ik toch hier als mijn bescheiden meening te moeten te kennen geven, dat ik in de caudale zone wat ik zou willen noemen het incomplete homologon van den metanephros zie. Ik meen zoo: het spreekt van zelf, dat de blijvende nier der Amnioten niet strikt homoloog is met een deel der Selachier-oernier; dit blijkt dunkt mij genoegzaam uit haar ontwikkelingsgeschiedenis, hoe onvolledig die overigens ook bekend moge zijn. Dat echter aan den anderen kant de blijkbaar hoog ontwikkelde caudale nierzone der Selachiers in de phylogenie der Vertebraten volkomen zou zijn verloren gegaan, dat de metanephros dus een orgaan sui generis zou wezen, lijkt mij op zijn minst onwaarschijnlijk. Voor zoover ik heb kunnen nagaan, bestaat er geen enkele grond dit aan te nemen.

M. i. zijn nu twee gevallen mogelijk. Of in den metanephros zijn nog deelen van de oernier aanwezig, terwijl daarnaast en in belangrijker mate een derde generatie van excretiekanaaltjes, de eigenlijke metanephrotische optreden, welke meening — ik beroep mij hier op OSCAR HERTWIG ¹⁾ — de gangbare is, of wel metanephrotische elementen worden reeds in de caudale nier der Selachiers gevonden, die zich daardoor nog meer, dan wij reeds zagen dat het geval was, van het overige deel der nier zou onderscheiden.

Streng bewijzen heb ik voor deze laatste onderstelling niet kunnen vinden, — zij zijn slechts door hernieuwd embryologisch onderzoek te brengen. Toch lijkt zij mij zeer waarschijnlijk en wel op deze gronden:

Reeds is (blz. 51) vermeld, dat de caudale oernierzone zich van het overige deel der nier onderscheidt door het voorkomen van uiterst talrijke en kleine MALPIGHI'sche lichaampjes, waardoor het excretorisch oppervlak aanzienlijk vergroot is. RABL ²⁾ vermoedt, dat deze secundaire MALPIGHI'sche lichaampjes door knopvorming uit de primaire oernierblaasjes ontstaan, doch weet dienaangaande niets met zekerheid mede te deelen. Mogelijk is het intusschen, dat wij in deze secundaire producten van de oernier een tertiaire niergeneratie hebben te zien, het aequivalent dus van de metanephrotische nierelementen. Tot een dergelijke opvatting helt ook, naar het schijnt, FELIX ³⁾

1) Deze meent (Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte, 1896, p. 358): „Es könnte demnach die Niere als eine jüngere, reicher entwickelte Generation von Urnierenkanälchen aufgefasst werden". Men vergelijke ook RÜCKERT in: *Ergebn. Anat. u. Entw.-gesch.* I, 1891, p. 694.

2) *Morphol. Jahrb.* XXIV, 1896, p. 739.

3) *Anatom. Hefte*, 1e Abth. VIII, 1897.

over, die het voor niet onmogelijk houdt, dat de oernier der Selachiers (en Amfibien) geen enkelvoudig orgaan is, maar samengesteld, evenals hij dit voor de buiknier der Salmoniden kon aantoonen, uit meso- en metanephrotische kanaaltjes.

Ook van een gansch ander, van een vergelijkend physiologisch gezichtspunt, lijkt mij deze opvatting zeer plausibel.

Het is n.l. een door Rabl ¹⁾ en anderen opgemerkt hoogst belangrijk verschijnsel, dat al die dieren, wier jongen als larven of althans zeer onvolmaakt ter wereld komen, (Petromyzonten, Teleostomen, Amfibien), een hoog ontwikkelde functioneerende voornier bezitten, die eerst laat door een oernier vervangen wordt. Bij de Amnioten echter, wier jongen zeer volmaakt en betrekkelijk weinig verschillend van den volwassen vorm ter wereld komen, wordt de voornier nauwelijks meer aangelegd. Precies hetzelfde vinden wij bij de Selachiers terug. Ook hier worden de jongen zeer volmaakt geboren, ook hier is de voornier zóó slecht ontwikkeld, dat zij door een onderzoeker als BALFOUR over het hoofd gezien werd. Zoowel bij Amnioten als bij Selachiers functioneert de oernier tijdens het embryonale leven; bij de Amnioten treedt de metanephros ten slotte als blijvende nier op. Ligt het vermoeden niet voor de hand, dat ook bij de Selachiers, zij het ook al niet zoo volledig een derde generatie van excretorische elementen in hoofdzaak met het werk der urine-afscheiding belast is? Evengoed als de secundaire generatie der nierkanaaltjes met den primairen voorniergang in verbinding is getreden, is dit voor de tertiaire generatie waarschijnlijk. Aldus zouden misschien ook de ureteren der Amnioten af te leiden zijn van die der Selachiers, die, zooals wij zagen een uitgesproken neiging tot zelfstandigheid vertoonen.

Ik herhaal, dat dit slechts een veronderstelling is, die voor mij veel waarschijnlijks heeft, die echter nog in alle opzichten bevestigd dient te worden.

Tegen deze opvatting zou men kunnen aanvoeren de wijze van ontstaan van den ureter der Amnioten, die, naar het schijnt, overal op dezelfde wijze zich vormt, n.l. als een dorsale uitstulping van het eind van den oerniergang, en, ingehuld in het z. g. n. nierblastem naar voren groeiend, volgens de heerschende opvatting eerst secundair met den aanleg van het overige deel der nier in verbinding treedt.

Het lijdt echter geen twijfel, of hierbij spelen cenogenetische processen een grooten rol. Dit leert, dunkt mij, reeds de eenvoudige overweging, dat de ureter zich volgens de zooeven

1) l. c. p. 670-671.

genoemde voorstelling in de ontogenie volkomen omgekeerd gedraagt als in de phylogenie, m. a. w. in stede van naar de plaats van uitmonding te groeien, ontstaat hij hier en treedt eerst secundair met de klier, waarvan hij het uitvoerkanaal is, in verbinding.

Toestanden, zooals zij b.v. bij die vrouwelijke Selachiers gevonden worden (*Acanthias*, *Spinax*), waar een enkele ureter mondt in den top eener dorsale uitbochtiging aan het eind van den oerniergang, kunnen misschien als vingerwijzingen beschouwd worden naar de wijze waarop men zich het ontstaan van den ureter der Amnioten te denken heeft.

Zoolang echter niet over meer embryologische data beschikt kan worden, zoolang vooral niet bij een veel grooter aantal Selachiers de bouw der ureteren onderzocht zal zijn, zoolang wil het mij dunken, kan de vraag naar den oorsprong van den metanephros niet met zekerheid worden beantwoord.

§ 2. *Over de mannelijke geslachtswegen* valt niet zoo heel veel mede te deelen.

Van de vasa efferentia, die eerst in 1836 door JOHANNES MÜLLER ¹⁾ ontdekt zijn, welke ontdekking kort daarop door STANNIUS, ²⁾ HALLMANN ³⁾ en DAVY ⁴⁾ bevestigd werd, is boven reeds sprake geweest.

De vasa deferentia vertoonen bij alle Plagiostomen een zeer gelijkvormigen bouw.

Steeds is, bij geslachtsrijpe individuen wel te verstaan, het proximale deel zeer sterk gewonden en dunwandig en meestal min of meer in de substantie der nier ingezonken, waarmee het den epididymis vormt.

Terwijl naar achteren toe de kronkels al flauwer worden neemt het lumen iets, de dikte van den wand zeer aanzienlijk toe. Steeds loopt het distale deel, in den vorm van van een dikwandigen buis recht naar achteren om, hetzij direct in den sinus urogenitalis, (Holocephalen, *Torpedo*), hetzij in een blaasvormige uitsluping daarvan, zaadblaas, *vesicula seminalis*, uit te monden. Bij *Trygon*, waar een sinus urogenitalis ontbreekt, is toch een blaas aanwezig; dit kan echter geen bevreemding wekken, als men bedenkt, dat de sinus urogenitalis feitelijk niets anders is, dan het ongepaarde versmolten eindstuk der oerniergangen.

1) Arch. Anat. Physiol. 1836, p. LXXXIX.

2) Ibid. 1840, p. 41.

3) Ibid. 1840, p. 467.

4) Researches. II, 1839, p. 436.

Men vindt soms het distale dikwandige deel van het vas deferens met den naam van vesicula seminalis bestempeld. Zoo in navolging van PARKER ¹⁾ in de laatste editie van WIEDERSHEIM's Grundriss op blz. 412 waar staat: „Eine aufgetriebene Stelle an dessen (n.l. des vas deferens) caudalem Ende wird als *Vesicula seminalis* bezeichnet und an der Stelle wo er sich in den Urogenitalsinus einsenkt, erzeugt er eine nach vorne (kopfwärts) blind endigende Aussackung, den sogen. *Samensack* ²⁾, der sich auf einer Papille in die Cloake öffnet”. BALFOUR ³⁾ noemt deze „spermsacs” „*seminal bladders*”, een naam die als vertaling van vesicula seminalis op zich zelf wel goed is, maar toch aanleiding tot meerdere verwarring kan geven.

Ik zou er voor zijn, de naam vesicula seminalis uitsluitend voor de zaadblazen te reserveeren en het distale deel van het vas deferens niet afzonderlijk te benamen.

Evenals zijn aequivalent in het ♀ geslacht, de aanzwelling van den principalen ureter, vervult ook het aangezwollen deel van het vas deferens de functie van een reservoir, en wel van een sperma-reservoir. Deze functie wordt in de hand gewerkt door het optreden van tallooze slijmvliesplooien, die cirkel- of halvemaanvormig in het lumen uitspringen en aldus een groot aantal achter elkaar gelegen vakjes vormen. Dezen eigenaardigen bouw, door HYRTL ⁴⁾ bij *Chimaera* beschreven, vond ik bij *Callorhynchus* en alle ♂ Selachiers terug, onafhankelijk van het voorkomen van vesiculae seminales, die met dezelfde functie belast zijn.

Deze ontbreken zooals reeds is gezegd, bij Holocephalen en bij *Torpedo* (fig. 3). SEMPER hield ze eerst voor terminale rudimenten van den MÜLLER'schen gang, en noemde ze „*uterus masculinus*”. Deze opinie heeft hij echter speedig laten varen; de vesiculae seminales hebben hiermee niets te maken, maar ontstaan post-embryonaal. Althans bij een aantal zeer jonge *Raja* ♂♂, die, als ze volwassen zijn, prachtige zaadblazen bezitten, vond ik nog geen spoor ervan en mondden de vasa deferentia onmiddellijk in den urogenitaal-sinus uit.

De vorm dezer zaadblazen is zeer variabel. Kort en rond zijn zij bij *Trygon-spp.* (fig. 5), zeer lang en slank vond ik ze Scylliden, (fig. 4), om slechts twee uitersten te noemen.

1) Zootomy, 1884, (1895), p. 59.

2) Dit is de vertaling van PARKER's „sperm-sac.”

3) Journ. Anat. Physiol. norm. path. XII, 1878, p. 180.

4) Sitz-Ber. Akad. Wien, XI, 1873, p. 1081.

Het is hier wellicht de geschiktste plaats om nog even melding te maken van het door LEYDIG ontdekte, door HYRTL als vrouwelijke vesicula seminalis beschreven, aanhangsel der cloaca van *Chimaera* ♀, dat ik, ofschoon onder een eenigszins anderen vorm, bij *Callorhynchus antarcticus* ♀ heb teruggevonden.

Bij *Callorhynchus* vormt de dorsale cloacawand onmiddellijk voor de platte tongvormige papil, waarop de spleetvormige opening der urineblaas gevonden wordt, een vrij diepe, eenigszins opwaarts gekromde uitbocht, die in fig. 2 op plaat I bij *x*, tusschen de einden der beide uteri zichtbaar is. Deze met een wijde opening beginnende en daardoor van de overige cloaca maar weinig afgescheiden dorsale uitzakking komt wat haar ligging betreft volkomen overeen met de door LEYDIG, HYRTL en SEMPER bij *Chimaera* ♀ vermelde „Samentasche“.

Na haren bouw beschreven te hebben besluit LEYDIG ¹⁾: „Die speciële physiologische Bedeutung bezeichneter Drüse lässt sich freilich aus ihrem Bau nicht errathen und man muss sich begnügen, sie ebenfalls als eine accessorische Drüse des weiblichen Genitalapparates zu erklären.“

HYRTL ²⁾ hield haar eerst voor de urineblaas, maar zag in, dat hij zich vergist had; derhalve: „muss diese Blase, deren drüsige Beschaffenheit mir (HYRTL) nicht klar zur Anschauung kam, und deren sehr entwickelte Längsfalten an der inneren Oberfläche, auf einen hohen Grad von Erweiterungsfähigkeit Schliessen lassen, eine andere Bedeutung haben und diese scheint jene einer Aufbewahrungshöhle für männliches Sperma zu sein.“ Hij meende er n.l. spermatozoen in gevonden te hebben, wat hij echter onder groot voorbehoud mededeelt.

SEMPER ³⁾ eindelijk, die zich over haar functie niet uitlaat, beschouwt de uitzakking als het aequivalent van het appendix digitiformis der Selachiers, „welcher hier seine Lage etwas verändert hat und durch das Auftreten einer Querfalte, welche seine Oeffnung von der des Enddarmes abgetrennt hat, scheinbar in Abhängigkeit vom Genitalsystem gerathen ist.“

Afgezien van het eenigszins vreemde feit, dat, ware de homologie juist, het appendix digitiformis den mannetjes der Holocephalen dan geheel en al ontbreken zou, wordt SEMPER's veronderstelling in hoogen mate onwaarschijnlijk door de reeds genoemde ontdekking van MAZZA en PERUGIA.

Ik geloof dan ook niet, dat SEMPER's opvatting de juiste is;

1) Arch. Anat. Physiol. 1851, p. 268.

2) Sitz-Ber. Akad. Wien. XI, 1853.

3) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 288.

veeleer komt het mij waarschijnlijk voor, dat wij hier te doen hebben met een blindzakvorming in den dorsalen cloaca-wand, die, bij *Callorhynchus* aangeduid, bij *Chimaera* zeer aanzienlijk, misschien te vergelijken is met den blindzak ¹⁾, dien men bij vele Selachiers in den dorsalen wand van den einddarm vindt.

En wat ten slotte haar functie betreft, deze schijnt mij door het feit alleen, dat HYRTL er spermatozoen in aantrof, niet voldoende verklaard te zijn. Het is mij ook niet recht duidelijk, waartoe deze z.g.n. vesicula seminalis, die HYRTL met analoge organen bij lagere dieren vergelijkt, maar die dan toch zeker juist *receptaculum seminis* genoemd moet worden, waartoe dit receptaculum seminis moet dienen bij dieren, waar in het mannelijk geslacht zulke gecompliceerde apparaten worden gevonden om het sperma diep in de vrouwelijke geslachtswegen te brengen. Dat er wel eens sperma in gevonden wordt, lijkt mij zeer natuurlijk; aan den anderen kant houd ik het voor onwaarschijnlijk, dat het uitsluitend tot het opnemen daarvan zoude dienen. Tenminste bij *Callorhynchus* is de geheele bouw van het orgaan al bijzonder weinig voor een dergelijke taak berekend.

§ 3. *Over de vrouwelijke geslachtswegen.* Zoo uniform als zich de mannelijke geslachtswegen voordoen, zoo velerlei bijzonderheden, en daaronder zeer merkwaardige, vertoonen de vrouwelijke. Terwijl wij bij de eierliggende vormen primitieve en in het algemeen zeer eenvoudige toestanden vinden, ontmoeten wij bij de levendbarende een reeks van eigenaardigheden, die hand in hand gaan met een zeer hooge differentiatie van den vrouwelijken genitaalgang, dien ik als geheel oviduct ²⁾ zal noemen.

Overal beginnen de oviducten met een in den regel gemeenschappelijk ostium abdominale tubae, een derivaat van de voor nier.

Het is een vrij algemeen verspreide opinie, dat het ostium

1) Niet te verwarren met het appendix digitiformis, dat meestal in den top van dien blindzak uitmondt.

2) Bij alle Plagiostomen zonder uitzondering worden oviducten gevonden. Het maakt een enigszins vreemden indruk in de vierde, pas nieuwe, editie van WIEDERSHEIM'S Grundriss (1898) op blz. 411 deze noot (een nieuwe acquisitie) te vinden: „Die Befruchtung ist bei allen Selachiern eine innere. Die einzige Ausnahme macht nur *Laemargus*, der keine Geschlechtskanäle besitzen soll“. Zooals bekend is, heeft TURNER, die dit indertijd gepubliceerd heeft, kort daarop zijn vergissing hersteld en is later nog herhaaldelijk erop teruggekomen. Dit schijnt WIEDERSHEIM ontgaan te zijn.

Overigens ben ik in de gelegenheid geweest bij een jong ♀ van *Somniosus microcephalus* (= *Laemargus borealis*) het voorkomen van beide oviducten ten overvloede nog eenmaal te constateeren.

abdominale steeds ongepaard zou zijn: niets is echter minder waar. Bij *Narcine brasiliensis* volgens SEMPER ¹⁾, bij *Trygon pastinaca* en *Taeniura lymma* blijken mijn eigen preparaten, zijn twee duidelijk gescheiden ostien aanwezig. Dit is zeker een primitieve toestand, waarvan het ongepaarde versmolten ostium is af te leiden. Dit wordt, voor zoover ik heb kunnen nagaan, bij alle Haaien, de meeste Roggen en de Holocephalen gevonden.

Gelijk bekend is vindt men bij alle ♂ Selachiers rudimentaire ostia abdominalia, de eenige overblijfsels van den MÜLLER'schen gang en wel op dezelfde plaats, waar zij in het vrouwelijk geslacht gezocht moeten worden.

Alleen bij Holocephalen persisteert de rudimentaire, distaal blind gesloten MÜLLER'schen gang in zijn geheel.

Dit is voor *Chimaera* het eerst door HYRTL aangetoond; ik heb hetzelfde bij *Callorhynchus* gevonden.

Bij mijn exemplaar van *Chimaera* deed zich bovendien nog de door HYRTL niet vermelde bijzonderheid voor, dat ter plaatse, waar zich in het ♀ geslacht de schaalklier bevindt, ook het ♂ rudiment een kleine, platte aanzwelling vertoonde. (fig. 1). Van een aanzwelling ter hoogte van het uterine deel van den MÜLLER'schen gang, was echter niets te bespeuren.

Terwijl het ostium in den regel klein is, veel te nauw om de groote eieren door te laten, wordt het tegen den tijd van de bronst veel wijder, maar bereikt toch nooit den diameter van de zeer groote rijpe eieren, zoodat deze in een enigszins uitgerekten toestand het ostium en den aanvang van den oviduct moeten passeeren.

Dit aanvangsgedeelte, de *tuba Fallopii*, heeft, zooals reeds is aangeduid, een eng lumen, is in den regel niet zeer lang en buigt zich ter weerszijden om den oesophagus heen.

In de meeste gevallen bevindt zich aan haar eind de schaalklier, waaraan zich vervolgens dat deel van den oviduct aansluit, dat men uterus noemt en dat met een meer of minder ontwikkeld pars vaginalis onafhankelijk van dat van den anderen kant in de cloaca uitmondt.

De schaalklier is zeer groot bij eierleggende vormen, minder ontwikkeld bij vivipare, soms geheel rudimentair, zooals blijken de onderzoekingen van DAVY ²⁾ bij *Torpedo*.

Soms is de klier ringvormig, zooals bij *Acanthias vulgaris*, waar ik haar onder de levendbarende vormen het minst ontwikkeld vond.

1) Arb. Inst. Würzburg. II, 3-4, 1875, p. 281.

2) Researches. I, 1839, p. 56.

Bij andere Haaien is zij twee-hoornig, de horens zijn naar voren gericht. Zoo b.v. bij *Galeus canis* en *Mustelus vulgaris*.

Bij *Callorhynchus* bezit zij den eigenaardigen vorm, die ik op plaat I, fig. 2 heb afgebeeld. Het voorste deel is koepelvormig, daaraan sluiten zich twee horens, die hier echter naar achteren gericht zijn.

Dergelijke koepelvormige schaalklieren vond ik ook bij Trygoniden, n.l. bij *Trygon pastinaca* en *Taeniura lymma*. Zij zitten hier onmiddellijk op den uterus. Blijkens de afbeeldingen van BRUCH ¹⁾ komen zulke klieren ook bij een andere Trygonide, *Pteroplatea altavela* en verder bij *Myliobatis aquila* voor.

Hartvormig zijn zij eindelijk bij Rajiden, waar zij evenals bij de eierleggende Haaien, de Scyllien, eene norme ontwikkeling kunnen bereiken.

Haar structuur is voornamelijk door Fransche auteurs beschreven en wel door GERBE ²⁾, PERRAVEX ³⁾ en HENNEGUY ⁴⁾.

In het algemeen kan men er twee zonen aan onderscheiden; een voorste, waar het eiwitomhulsel wordt gevormd en een achterste, waar de afscheiding van de eigenlijke schaal plaats heeft. HENNEGUY ⁵⁾ heeft onlangs bij *Scyllium canicula* tusschen beide een intermediaire zone beschreven, die zich histologisch van de beide andere scherp onderscheidt en waar vermoedelijk nog een derde tusschen de genoemde omhullingen in gelegen eihulsel wordt gevormd.

Wat de eikapsel zelf aangaat, deze vertoont een groote verscheidenheid in vorm.

Betrekkelijk den eenvoudigsten bouw vertoonen de eieren onzer gewone Roggen, die onder den naam van zee-muizen welbekend zijn. TILESUS ⁶⁾ heeft hiervan indertijd goede beschrijvingen gegeven. In het algemeen zijn zij van een langwerpige vierkante gedaante, eenigszins biconvex en dragen aan de vier hoeken een vrij langen horen of haak, die tot aan de spits toe hol is en aan zijn eind, aan den buitenkant een spleet vertoont, waardoor het zeewater met de holte van de schaal in open communicatie staat.

Een wat meer gestrekte gedaante, een peervorm, bezitten de eieren der Scyllien, waar de 4 horens der Roggeeieren ook gevonden worden, hier in de gedaante van solide, lange

1) Appareil d. l. génération chez les Sélaciens. 1860, pl. IV, VI.

2) Journ. Anat. Physiol. VIII, 1872.

3) C. R. Acad. Sci. XCIX, 1884.

4) C. R. Soc. Philom. 1893, No. 16.

5) l. c. p. 2.

6) Ueber d. sogenannten Seemäuse. 1802.

ranken, die moeten dienen om het ei aan vaste voorwerpen vast te hechten; de Roggen, die hun eieren op het zand tusschen wieren en zee gras of zoo maar op den bodem deponeeren, behoeven natuurlijk zulke lange filamenten niet.

Zeer zonderling gevormd zijn de eieren der z.g.n. Port-Jackson-haaien. Men vindt hiervan eene afbeelding en beschrijving bij DUMÉRIL ¹⁾, nieuwere en betere zijn door WAITE ²⁾ geleverd. Het lichaam der schaal komt in gedaante overeen met dat der Scyllien. Rondom het lichaam loopen echter twee schroefsgewijs opgerolde, breede doch platte hoornachtige banden, die bij *Cestracion philippi* Schw. onderaan stomp eindigen bij *C. galeatus* Günth. daarentegen in zeer lange en dunne filamenten zijn uitgetrokken. Wat de beteekenis dezer zonderlinge inrichting is, is moeilijk uit te maken; sommigen meenen, dat de vrij scherpe spiraalbanden dienen tot bescherming van het ei tegen roofvisschen, anderen zien er een mechanische inrichting in ter beveiliging van het op den bodem liggende ei, terwijl HASWELL ³⁾, die zich zeer onlangs met de ontwikkelingsgeschiedenis van *C. Philippi* heeft bezig gehouden, beschrijft, hoe hij de eieren vond: „at low tide sticking in the crevices of the rocks, firmly wedged in by means of the spiral flange”.

De meest merkwaardige vormen vertoonen ons eindelijk de Holocephalen-eieren. Het ei van *Chimaera* door DUMÉRIL ⁴⁾ beschreven en afgebeeld, is zeer groot, lang ovaal en gedeeltelijk met zijde-achtige haren bezet. Het is daarom niet geheel zeker, of dit wel een *Chimaera*-ei geweest is. DUMÉRIL vergiste zich in dit opzicht wel eens meer. Op het laboratorium in Amsterdam kon ik twee eieren onderzoeken, die uit de uteri van een gravide wijfje genomen waren. Deze waren volkomen glad, zooals de eieren van Scyllium, spoelvormig en aan eene zijde iets afgeplat. Deze zijde, waarover een smalle opstaande ribbe liep, was door twee dergelijke ribben van de andere, bolle zijde gescheiden. Deze authentieke *Chimaera*-eieren hadden derhalve niets van het ei, dat DUMÉRIL afbeeldt. Dit vertoont echter groote overeenkomst met het ei van *Callorhynchus*. Het ei van *Callorhynchus* immers „loopt naar de eene zijde uit in een uitgerekte spits, in welke de dunne en lange staart van het embryo juist past. Het maakt dus den indruk of de

1) Hist. Nat. d. Poissons, I, 1865, p. 249. DUMÉRIL hield ze echter voor eieren van *Crossorhinus barbatus*. Dezelfde figuur geeft ook GÜNTHER op p. 168 van zijn „Introduction”.

2) Journ. Linn. Soc. XXV, 1896.

3) Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. XXII, 1, 1897, p. 96.

4) l. c. p. 683, pl. 8, fig. 8.

vorm van het eihulsel zich bij dit dier als geadaptéerd heeft aan den vorm van het jonge embryo" ¹⁾. Deze uitgerekte spits, de holte voor het embryo, die ook GÜNTHER ²⁾ afbeeldt, vindt men terug in de figuur van DUMÉRIL, en van de zijde-achtige haren vindt men althans een aanduiding op GÜNTHER's prentje. Hier zou dus de eikapsel groeien naar mate het embryo grooter wordt, een verschijnsel, dat, zooals wij aanstonds zien zullen, bij vele Selachiers en wel vivipare Selachiers wordt waargenomen.

Want niet alleen de eierleggende, ook het meerendeel der levendbarende vormen is nog in het bezit eener, zij het dan ook spoedig vergankelijke, eischaal. Men is gewoon deze *ovovipaar* te noemen in tegenstelling van de eigenlijke *vivipare* vormen, waar geen spoor eener eikapsel meer gevonden wordt.

Sedert HOME ³⁾ is deze interessante bijzonderheid van een onzer meest gewone Haaien, n.l. van *Acanthias vulgaris* bekend. Hier doet zich bovendien nog het geval voor, dat meer dan een ei (2—6) in een gemeenschappelijke eischaal zijn besloten, zoodat men hier terecht van *polyembryonaire* kapsels kan spreken. Daar ik het voorkomen van dergelijke kapsels ook bij *Trygon pastinaca* heb kunnen vaststellen, heb ik in de literatuur naar andere desbetreffende opgaven gezocht en ben er in geslaagd het volgende overzicht samen te stellen.

A. Ovovivipare Selachiers waar elk embryo door een vliezige kapsel is omgeven.

Hiertoe behoort in de eerste plaats *Galeus canis*. Van deze Haaiensoort werd mij op den 17^{en} Mei van dit jaar door Prof. MAX WEBER uit Amsterdam een vrouwelijk exemplaar toegesonden, dat 1 M. 40 lang en hoogst zwanger was. De rechter uterus bevatte 14 embryonen (deze waren er op het laboratorium te Amsterdam reeds uitgenomen), de linker, 40 cM. lang, bevatte er 13. Deze embryonen, die reeds zeer ver ontwikkeld waren (de 13 uit den linker uterus maten gemiddeld 30 cM.), waren elk omgeven door een lichtbruin vliezig omhulsel, dat eenigszins rekbaar, maar overigens zeer dun en teer was. Elk dezer omhulsels was gevuld met een klare, waterige vloeistof en daarin lag het embryo, dat nog een zeer grooten uitwendigen dojerzak met c.a. 11 cM. langen steel bezat. Tusschen en om die omhulsels nu, die klaarblijkelijk met het embryo medegroeien, drongen talrijke hooge en bloedvaatrijke plooiën van het slijmvlies van den uterus, die er zeer innig tegenaan

1) Tijds. Ned. Dierk. Ver. (2) V, 2—4, p. LXXVIII.

2) Introduction Study of Fishes, 1880, fig. 81, p. 169.

3) Philos. Trans. 1810. II.

lagen, zoodat men ze van elkaar moest trekken als twee op elkaar geplakte maar nog vochtige bladen papier. Van een organisch verband tusschen beide was echter niets te bespeuren. De wand van den uterus was zeer dun en doorschijnend en maakte den indruk, van zeer uitgerekt te zijn.

Het is waard te vermelden, dat nòch JOHANNES MÜLLER, die drie malen foetus van *Galeus canis* onderzocht, daaronder een van „11 Zoll Länge, bei denen der äussere Dottersack bis auf eine leicht zu übersehende Spur verschwunden ist” en andere „noch mit dem äusseren Dottersack versehen, der sehr lang war und einen dünnen kurzen Stiel hatte”, ¹⁾ nòch KÜHL, ²⁾ die een „aus dem Leibe der Mutter herausgeschnittener, 1½ Fuss langer Foetus” onderzocht van dit embryonale omhulsel gewag maken. ³⁾ Het is derhalve zeer waarschijnlijk, ook in overeenstemming met wat bij andere vormen wordt waargenomen, dat de eischaal tenslotte, kort voor de geboorte, geresorbeerd wordt. Aan den anderen kant echter stonden mijn foetus op het punt geboren te worden. Dit komt overeen met wat ik bij JOHN DAVY in een noot vermeld vind: „(the embryo) of the squalus galeus has a membrane even in its advanced stage, appearing to be, as it were, a link between the torpedo and the oviparous rays, whose eggs, enclosed in a thick strong horny shell (mus marinus, pulvinar marinum of the older naturalists) are hatched out of the body”. ⁴⁾

En vele jaren later bericht hij nog eens van een ♀ *Squalus Galeus*: „(the) uterine cavities were semi-transparent, and lined with a very vascular chorion. Each cavity contained 3 young fish; and each of these was included in a very delicate membrane, together with some gelatinous fluid”. ⁵⁾

Een recent opstel van PEABODY ⁶⁾ over de embryonen van *Galeus canis* heb ik niet kunnen raadplegen.

Volgens T. J. PARKER ⁷⁾, wiens oorspronkelijke verhandeling ik mij eveneens niet verschaffen kon, liggen ook de eieren van *Mustelus antarcticus* elk voor zich in een afgesloten deel van den uterus. Elk embryo is door een dunne, doorschij-

1) Abh. Akad. Berlin. 1840, p. 232.

2) Beiträge II, 1820, p. 132.

3) Een foetus van *G. canis* door RATHKE beschreven (Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. IV, p. 52) is vermoedelijk geen foetus van *G. canis* geweest, omdat het geen inwendige doerzak bevat. (JOH. MÜLLER).

4) Researches. I, 1839, p. 61.

5) Trans. R. Soc. Edinb. XXII, 3, 1861, p. 494.

6) Science. (2). IV, 1896.

7) Trans. N. Zealand Inst. XII, 1890.

nende, aan den uteruswand klevende membraan omhuld, het „*pseudoamnion*”. Langzamerhand vult zich de holte met een vloeistof, („*pseudoamniotic fluid*”), die grootendeels uit urine bestaat. (Naar het referaat van v. DAVIDOFF in Zool. Jahresb. 1891).

Een derde soort waarvan het bekend is, dat de embryonen elk door een vliezige eischaal omgeven zijn, is *Scymnus lichia*. Wel meende JOHANNES MÜLLER, dat bij dezen Haai geen spoor van een eikapsel te vinden was, maar LEYDIG ¹⁾ heeft kunnen aantoonen, dat ook *Scymnus*-embryonen op een zeer vroeg stadium door een eikapsel omgeven zijn, die echter spoedig scheurt en uit den uterus verwijderd wordt.

Als een overgangsvorm tot de volgende groep kan men *Cephaloptera giorna* beschouwen, waar volgens JOHANNES MÜLLER ²⁾ 1 of 2 jongen in een „länglichen gelblichen Sack” besloten liggen.

B. Ovovivipare Selachiers met polyembryonaire kapsels.

Haaien. Voor zoover mij bekend is, behoort hier alleen *Acanthias vulgaris* toe. De kapsel, door HOME ³⁾ beschreven en afgebeeld, overigens op embryologische en zoötomische laboratoria wel bekend, is hier lang-cylindervormig en eindigt voor en achter in een korter of langer buigzaam aanhangsel, het homologon van de filamenten der ovipare vormen. De kapsel is zeer doorschijnend en geheel gevuld met de groote dojerrijke eieren, die met min of meer afgeplatte vlakken achter elkaar liggen. Hun aantal varieert van 2 tot 6 in een kapsel; bij kleine jonge exemplaren vond ik slechts weinig eieren in kleine kapsels, 6 eieren in iederen uterus slechts bij de allergrootste individuen. JUNGERSSEN ⁴⁾ geeft op, dat hij er nooit meer dan twee of drie in een kapsel vond, HOME ⁵⁾ beeldt er drie in af.

Later als de embryonen grooter worden, verdwijnt de kapsel, wordt vermoedelijk ook hier uitgestooten. Slechts eenmaal vond ik in een uterus met twee embryonen, elk c.a. 7.5 lang en nog met zeer fraaie uitwendige kieuwen, een laatste overblijfsel van de gemeenschappelijke eischaal in den vorm van haar achterste uiteinde, waaraan het uitsteeksel nog bevestigd was. In den regel vindt men er geen spoor meer van en zoolang niet een volledige serie overgangstoestanden gevon-

1) Beiträge z. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Rochen u. Haie, 1852, p. 91

2) l. c. p. 240.

3) Philos. Trans. 1810. II.

4) Zool. Anz. VIII, (No. 205), 1885.

5) l. c. pl. XII.

den is, zal het lot dezer kapsels nog duister moeten blijven.

Roggen. Veel menigvuldiger dan bij Haaien is het voorkomen van polyembryonaire eihulsels bij de Roggen.

Zooals ik reeds terloops vermeldde, heeft mij een gelukkig toeval een vrouwelijk exemplaar van *Trygon pastinaca* in handen gespeeld, waar ik in den uterus een vijftal eitjes vond besloten in een eivormig kapseltje. Ik heb het in zijn natuurlijke grootte afgebeeld op plaat II, fig. 3. Het is licht bruin gekleurd, bezit een fraaien zijdeachtigen glans, dien het ook in de alkohol behouden heeft, vertoont een zeer fijne overlangsche streping en is veel steviger, dan bij bovengenoemde vormen. De eigenaardig opgewonden top heeft een zeer nauw lumen, het staartje onderaan is hol.

De vijf eitjes zaten natuurlijk dicht opeengedrongen en waren wederkeerig zeer afgeplat, zoodat ze nog juist de holte konden vullen, wat als ze rond waren geweest, onmogelijk had gekund. Nu is het een eigenaardigheid van Trygonen-eieren, dat ze, tengevolge hunner veel te ruime wand, den bolvorm verloren hebben en gemakkelijk een schijfvorm aannemen.

SCHMIDT, ¹⁾ die hetzelfde bij de eieren van *Tr. violacea* vond, beschrijft het zeer duidelijk aldus: „Einmal fand ich in einem Uterus einer *Trygon violacea* 4 vor kurzer Zeit befruchtete Eier. Diese Eier waren wenig prall gespannt und fielen, wenn man sie auf einer Glasplatte hinlegte, in Scheibenform zusammen“. Verder: „Vor Allem war aber wichtig, dass diese Eier keine Falten zeigten.“ ²⁾

Trygon violacea nu bezit ook polyembryonaire eikapsels, die SCHMIDT niet vermeldt, maar waarover ik bij GIACOMINI ³⁾ het volgende vind: „Nell'utero sinistro gestante di una *Trygon violacea*, catturata nel golfo di Napoli il 13 luglio, furono trovate, allora allora discesevi, quattro uova contenute tutte in un' unica capsula di color bruno, sottile, e trasparente, molle ed assai pieghevole“. Ook hij vermeldt, dat de eieren: „si mostravano perfettamente lisce alla superficie, senza traccia alcuna delle loro antiche ed intime relazioni con la parete del follicolo“.

SCHMIDT wil de beteekenis der plooiing in het midden laten, maar uit toch het vermoeden, „dass durch diese Vorrichtung

1) Ovarium d. Selachii. 1898, p. 63.

2) Op een zeker stadium vertoonen de ovariaaleieren van *Trygon* talrijke, naar binnen gerichte plooiën, die ontstaan door woekeringen van het follikelepitheel, waardoor ook de eimembraan wordt meegenomen. Deze plooiën verdwijnen later weer.

3) Ric. Labor. anat. Roma. V, 3-4, 1896, p. 233.

eine sehr *condensirte* Nahrung dem Ei mitgegeben wird". ¹⁾ Daarmee zou echter wel het optreden, doch niet het weder verdwijnen der plooiën verklaard zijn. Ik zou derhalve naast deze hypothese, die mij overigens zeer plausibel lijkt, nog deze willen opstellen: de plooiëvorming in het ovariaalei der Trygoniden dient tot vergrooting van het oppervlak der eimembraan, tengevolge waarvan een afplatting der eieren mogelijk is geworden, waardoor vele eieren in betrekkelijk kleine kapsels kunnen worden geborgen. Wat hiervan de beteekenis is, blijft echter voorloopig een raadsel, doch is misschien terug te brengen tot het principe der ruimte-economie, dat speciaal bij Trygonen een zoo groote rol speelt.

In 1885 heeft HAACKE ²⁾ het voorkomen van meerdere embryonen in één eikapsel als „eine neue Art uterinaler Brutpflege" vermeld van *Trygonorhina fasciata* en van *Rhinobatus vincentianus*. Bij de eerste trof hij gemiddeld twee tot drie vrijelijk naast elkaar liggende embryonen in elke eikapsel aan, bij de laatste vond hij er gemiddeld zeven à acht in.

Van twee andere Rhinobatiden is het voorkomen van polyembryonaire kapsels twijfelachtig, t. w. van *Rh. columnae*, waarover JOHANNES MÜLLER ³⁾ meedeelt, dat hier eene „dünne braune hornige Eischalenhaut von der Dicke eines dünnen Papierblattes, ohne Runzeln der von parallelen Längsfalten durchzogenen innern Fläche des Uterus anliegend" gevonden wordt, waarin wel dojermmateriaal voorkwam, doch waaraan niet meer te zien was, hoeveel eieren er in geweest waren, en ten tweede van *Rh. halavi*, waar BRUCH ⁴⁾ het voorkomen van vermoedelijke eischaal-débris vermeldt.

Ten slotte zouden nog die levendbarende vormen te noemen zijn, waar, althans voor zoover dit bekend is, geen eischaal meer gevormd wordt, en die dus terecht vivipaar genoemd worden.

Met volkomen zekerheid kan dit van *Torpedo* gezegd worden, waar ook, zooals boven is vermeld, de schaalklier rudimentair blijft. JOHN DAVY'S ⁵⁾ schoone onderzoekingen laten, dunkt mij daaromtrent geen twijfel meer over: nieuwere vondsten, die ze zouden logenstraffen, zijn mij niet bekend geworden, alhoewel *Torpedo* een bij herhaling onderzocht object is. Ook *Squatina angelus*-embryonen missen volgens DAVY ⁶⁾ een omhulsel.

1) l. c. p. 63.

2) Zool. Anz. VIII, (No. 202), 1885.

3) Abb. Akad. Berlin. 1840, p. 238-239.

4) Appareil d. l. génération chez les Sélaïens, 1860, p. 74.

5) Researches. I, 1839, p. 61.

6) Ibid.

F. S. LEUCKART ¹⁾ vermeldt, dat ook bij *Zygaena Tiburo* hoornkapsels ontbreken. Deze opgave kan ik echter niet veel vertrouwen schenken, daar hij *Zygaena* in één adem met *Acanthias* noemt en van meening is: „Bei den lebendiggebährenden Haien ist übrigens der Embryo, wie ich es aus meinen Beobachtungen an *Squalus Acanthias* und *Zygaena Tiburo* schliessen muss, niemals mit ähnlichen hornartigen Eihüllen umgeben.“

Eindelijk behoort in deze afdeeling nog *Spinax niger*, waarvan het wederom JOHANNES MÜLLER ²⁾ is, die opgeeft: „*Spinax niger* zeichnet sich dadurch aus dass der Foetus im Uterus nichts von Eihülle besitzt.“ ³⁾ Van de juistheid dezer opgave heb ik mij nog onlangs kunnen overtuigen, toen ik gelegenheid had een gravide *Spinax*-wijfje met bijna rijpe embryonen te onderzoeken.

Dit zijn de eenige soorten, waarvan men met eenige zekerheid kan zeggen, dat de eikapsels ontbreken. Van vele andere ligt het voor de hand dit te vermoeden, b.v. bij *Myliobatis*, waar ik de schaalklier zeer weinig ontwikkeld vond.

Volledigheidshalve zouden hier nog de *vivipara cotylophora* van JOHANNES MÜLLER te noemen zijn, namelijk *Mustelus laevis* en *Carcharias* spp.; alleen, eigen onderzoekingen dienaangaande heb ik niet kunnen verrichten, de hoofdzaken kent iedereen en voor details heb ik nog steeds te verwijzen naar almeê het schoonste werk van den grooten anatoom: het Boek van den Gladden Haai van ARISTOTELES.

Keeren wij na deze excursie tot de oviducten der Selachiers terug, dan rest ons nog een kort overzicht te geven van den bouw der uteri.

Steeds is de grens tusschen den uterus en het voorafgaande deel van den oviduct door een cirkelvormige, in het lumen van den uterus uitspringende, plooï aangeduid. De uterus zelf heeft steeds veerkrachtige gespierde wanden en is in vorm zeer veranderlijk al naar de mate der graviditeit.

Verreweg het belangrijkste deel van den uterus is het slijmvlies, dat hem aan de binnenzijde bekleedt, en dit vertoont verschillen al naar men met eierleggende of levendbarende vormen te doen heeft.

1) Untersuchungen über d. äusseren Kiemen. 1836, p. 29.

2) Abh. Akad. Berlin. 1840, p. 236.

3) l. c. p. 237.

Bij alle eierleggende vormen is de binnenste uterus-wand glad en zonder plooien en dient de uterus zelf voor weinig meer dan als passage voor het ei.

Gansch anders is het daarentegen, waar de uterus zijn eigenlijke, ware functie, die van baarmoeder te vervullen heeft en niet alleen als tijdelijke bewaarplaats van het embryo optreedt, maar, wat bij het meerendeel der levendbarende Selachiers het geval is, ook een actieve rol speelt bij de voeding van het embryo. Hand in hand hiermee gaat een hooge ontwikkeling van het slijmvlies, waarvan wij thans de voornaamste trappen hebben na te gaan.

Eerst komen de vormen met eenvoudige lengteplooiën in den uterus. Hiertoe behooren: *Galeus canis*, waar ze zeer groot, *Torpedo maculata*, waar ze klein zijn, *Mustelus antarcticus* en *Rhinobatus columbiae* (zie blz. 65). Bij de vormen waar eikapsels voorkomen, liggen, zooals wij boven zagen, de bloedrijke slijmvliesplooiën innig tegen de kapsels aan, zoodat wij moeten aannemen, dat hier een voedselopname langs osmotischen weg plaats vindt.

Een hoogere ontwikkeling, in den vorm van oppervlaktevergrooting, vinden wij daar, waar, als bij *Acanthias vulgaris* en *Centrina salviani*, de lengteplooiën in talrijke kleine, driehoekige lapjes zijn opgelost, die nog in rechte rijen zijn geplaatst.

Nog een stap verder en de lapjes zijn lange vlokken geworden, die den geheelen uteruswand vrij regelmatig bedekken, en, tenminste in de meeste gevallen, belast zijn met een speciale functie, namelijk met de afscheiding van een soort van uterinemelk. Dergelijke vlokjes worden *trophonemata* (ALCOCK) genoemd en komen bij *Torpedo* ¹⁾ *oculata* en verschillende andere Roggen voor, zooals blijkt uit onderstaande lijst. Achter den naam der species is de naam van hem gevoegd, die ze het eerst heeft waargenomen.

Rhinobatiden:

<i>Rhinobatus vincentianus</i> , Haacke.	HAACKE.
<i>Trygonorhina fasciata</i> , M. et H.	„

Trygoniden:

<i>Trygon pastinaca</i> , Bonap.	LEYDIG. ²⁾
„ <i>violacea</i> , Bonap.	GIACOMINI.

1) Van *Torpedo* vind ik het voorkomen van uterinemelk niet vermeld.

2) Beitrage z. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Rochen u. Haie. 1852 p. 88.

<i>Trygon walga</i> , M. et H.	WOOD-MASON AND ALCOCK ¹⁾ .
" <i>bleekeri</i> , Blyth.	ALCOCK ²⁾ .
<i>Taeniura lymma</i> , M. et H.	REDEKE.
<i>Urolophus testaceus</i> , M. et H.	HASWELL ³⁾ .
<i>Pteroplatea micrura</i> , M. et H.	WOOD-MASON AND ALCOCK ⁴⁾ .
" <i>altavela</i> , M. et H.	BRUCH.

Myliobatiden:

<i>Myliobatis nieuhofti</i> , M. et H.	ALCOCK ⁵⁾ .
" <i>aquila</i> , Risso.	BRUCH.
" <i>bovina</i> , Geoffr.	GIACOMINI.

De hoogste ontwikkeling bereiken de trophonemata bij de door WOOD-MASON en ALCOCK beschreven vormen, met name bij *Pteroplatea micrura*, waar zij, als het embryo wat grooter is geworden, op een zeer bepaalde plaats in den uterus gelocaliseerd zijn, en wel juist tegenover de hier zeer wijde spuitgaten van het embryo. Dientengevolge steekt ter weerszijden als het ware een pluim van trophonemata door de wijde spuitgaten tot in den slokdarm, zoodat, blijkens de zeer interessante mededeelingen van de genoemde auteurs, de uterinemelk rechtstreeks door den oesophagus in de maag druppelt. Deze beide dienen echter uitsluitend als passage, de hier zeer groote spiraaldarm functionneert uitsluitend, daar het voedsel onmiddellijk voor resorptie geschikt is.

Bij onze Trygonen is, geloof ik, de specialisatie niet zoo ver doorgedreven, tenminste in een uterus, die een reeds ver ontwikkeld ♂ embryo, 48 mM. schijflengte, met lange, draadvormige uitwendige kieuwen herbergde, was de geheele wand nagenoeg even dicht met trophonemata bezet. Toch waren ook hier de spuitgaten van het foetus opvallend groot en reikte een bundel trophonemata ter weerszijden er door in den oesophagus.

Bij mikroskopisch onderzoek blijken de trophonemata bedekt te zijn door korte tubuleuse klieren, — deze zijn het, die de uterinemelk afscheiden — en elk een in den regel wandstandige arterie en centrale venen te bevatten.

Het verloop dezer bloedvaten is reeds vroeger door TROIS ⁶⁾ beschreven bij *Myliobatis noctula* (= *aquila*) en eveneens in de drie-

1) Proc. R. Soc. London. L, 1891.

2) Journ. Asiat. Soc. Bengal. LIX, 2, 1890.

3) Proc. Linn. Soc. N.S. Wales. (2), III, 4, 1889, p. 1716.

4) Proc. R. Soc. London. XLIX, 1891.

5) L. c.

6) Atti Ist. Veneto. (3), XII, 1867 en (5), II, 1876.

hoekige plooitjes van *Acanthias vulgaris* en *Centrina salviani*, terwijl LEYDIG ¹⁾ ze in zijn leerboek der histologie vermeldt.

Een eigenaardig verschijnsel, waarop ik ten slotte nog even heb terug te komen, is de reeds bij herhaling ter sprake gebrachte asymmetrie der oviducten. Hoe sterk die asymmetrie kan zijn, moge blijken uit fig. 1 op pl. II, waar het urogenitaalstelsel eener gravide *Trygon pastinaca* op ongeveer de halve grootte is afgebeeld.

In den regel is het de rechter tractus die rudimentair blijft; slechts in een enkel geval vond ik opgegeven, dat de rechter uterus de alleen functioneerende was.

Tot nog toe is deze asymmetrie in hoofdzaak alleen van Trygoniden bekend geworden en wel bij de volgende soorten:

<i>Trygon pastinaca</i> .	uterus functioneert links	REDEKE.
" <i>violacea</i>	" "	GIACOMINI.
" <i>walga</i>	" "	WOOD-MASON
		A. ALCOCK.
" <i>bleekeri</i>	" "	rechts " "
<i>Taeniura lymma</i>	" "	links REDEKE.
<i>Urolophus testaceus</i>	" "	" HASWELL.

Zoals men ziet, zijn dit alle vormen met hoog ontwikkelde trophonemata.

Bij het genus *Pteroplatea*, waar eveneens hoog ontwikkelde trophonemata gevonden worden, zijn beide uteri ontwikkeld; zoo bij *Pt. altavela* (naar BRUCH) en bij *Pt. micrura* (volgens WOOD-MASON en ALCOCK), terwijl bij de verwante Myliobatiden voor zoover dit bekend is, nu eens beide uteri (*M. aquila* volgens BRUCH), dan weer een enkele (linker bij *M. nieuhofti* naar ALCOCK), tot ontwikkeling komen (van de Rhinobatiden bezit ik geen nauwkeuriger opgaven).

Ofschoon dus de asymmetrie der uteri en het voorkomen van trophonemata niet volkomen samen gaan, is dit toch zoo dikwijls wél het geval, dat het voor de hand ligt te vragen, of niet eenig verband hiertusschen bestaat.

Ik meen een zoodanig verband gevonden te hebben.

Behalve trophonemata en asymmetrische oviducten bezitten de Trygonen ook nog een buitengewoon ontwikkelden spiraaldarm, in vergelijking waarvan de overige intestinaaltractus slechts een geringe plaats inneemt. Deze kolossale spiraaldarm strekt zich van af het pericard ongeveer, tot aan de cloaca door de lichaamsholte uit en vult daarvan de geheele rechter helft. Alle overige organen, aan die zijde gelegen de

1) Lehrbuch d. Histologie. 1857, p. 517.

nieren en geslachtsorganen, zijn dientengevolge zeer ten achter gebleven, terwijl ook de bij deze dieren enorme lever voor het grootste deel naar de linkerzijde is gedrongen.

Nog grooter is de wanverhouding bij embryonen, waar de spiraaldarm in vergelijking met de rest nog veel grooter is en nagenoeg de geheele lichaamsholte vult.

De beteekenis van zulk een excessieve ontwikkeling is, misschien deze. Waar, zooals wij zagen, voor resorptie geschikt voedsel druppelend uit de trophonemata den embryonen per spiraculum wordt toegediend, hebben oesophagus en maag slechts den passieven rol van weg voor het voedsel te vervullen. Het eenige functioneerende deel van den geheelen darmtractus is dus de spiraaldarm. Hoe grooter haar capaciteit is, hoe grooter resorbeërend oppervlak wordt verkregen, des te beter kan zij de haar opgelegde taak vervullen. Dat deze een zware is, zwaarder dan bij de vormen, die slechts aangewezen zijn op het allerprimitiefste voedsel, het bij uitstek voedzame dojermateriaal, ligt, dunkt mij voor de hand, en zooals ik reeds vermeldde, de Trygon-eieren zijn buitengewoon klein en dojerarm. Ik houd het daarom voor zeer waarschijnlijk, dat, in verband met de specialisatie van het uterus-slijmvlies, de Trygonen zich in den loop der tijden een foetale spiraaldarm van zeer groote capaciteit hebben verworven ten behoeve van de voeding der embryonen, maar ten koste van de ontwikkeling der overige viscera.

Intusschen erken ik gaarne de mogelijkheid, dat om een tot nog toe onbekende reden de volwassen Trygonen een buitengewoon ontwikkelde spiraaldarm behoeven, die reeds op een zeer jeugdig stadium enorme afmetingen bereikt, een verschijnsel, dat in de ontogenie nu juist niet zeer zeldzaam is.

Het geheele probleem blijkt echter achteraf veel gecompliceerder te zijn, dan ik het mij eerst voorstelde en ik behoud mij derhalve voor, mijne onderzoekingen in deze richting nog aan te vullen en uit te breiden.

Hoofdstuk IV

OVER DE COPULATIEORGANEN

Gelijk men weet en ten overvloede nog blijken moge uit het in het vorige hoofdstuk medegedeelde, worden bij de Plagiostomen de eieren inwendig bevrucht. Derhalve bezitten alle mannelijke Plagiostomen copulatieorganen in den vorm van aanhangsels der buikvinnen, de z.g.n. mixipterygien, veelal nog, ofschoon de naam minder gelukkig is, pterygopodien genoemd.

Het zijn, zooals bekend is, getransformeerde deelen der achterste extremiteiten; zij komen steeds gepaard voor en hebben niets met „voeten” te maken, waarom de naam pterygopodien verwerpelijk is. Het staat thans vast, dat zij een rol bij de voortplanting spelen: daarom doet men goed ze in navolging van GEGENBAUR mixipterygien te noemen.

De alleroudste berichten over de copulatie der Selachiers vindt men bij ARISTOTELES, die de aanhangsels kende en eene, zij het dan ook vage, toespeling maakt op hun functie, blijkens de hoogst belangrijke mededeeling: „Εἰσι δὲ τινες οἱ εὐρακέναι ρασι καὶ συνεχόμενα τῶν σελάχων ἐνία ὀπίσθεν, ὡς περ τοὺς κυνάς.”¹⁾ Dat deze waarneming een kern van waarheid bevatte, is eerst ruim tweeduizend jaren later gebleken!

De oude ichthyologen maken allen, zonder uitzondering van de mixipterygien gewag. Over hun functie loopen de meeningen echter nog al uiteen. Terwijl zij het allen er over eens waren, dat zij een rol in het sexueele leven der Selachiers hadden te spelen,

1) *Ἱστορίαι περὶ ζῴων*, lib. V, cap. 5.

meenden WILLOUGHBY, RAY, ARTEDI en BROUSSONET er intromittente organen, penes dus, in te moeten zien, terwijl aan den anderen kant RONDELET en zijn aanhangers ze voor grijporganen hielden.

Tot deze aanhangers behoorde ook MARCUS ELIESER BLOCH ¹⁾, de eerste die een uitvoerige beschrijving der mixipterygien van *Raja*, daarna van die van *Acanthias* gaf. BLOCH vond in het toevallig uiterst gecompliceerde orgaan bij *Raja* een schijnbare gelijkenis met de achterste extremiteit der hoogere Vertebraten en verwerpt op grond daarvan de mogelijkheid, dat zij als copulatieorganen zouden kunnen dienen. Hetzelfde concludeert hij voor den Doornhaai.

Kort daarna gaf CUVIER ²⁾ in zijne „Leçons d'anatomie comparée” een uitvoerige, hoewel niet zeer correcte beschrijving der mixipterygien en koos daarvoor ook alweer *Raja*. Hij behandelt ze onder het hoofd „des organes de préhension” „quoiqu'il ne soit pas décidé, à notre avis, que ce soient de véritables organes de préhension” ³⁾.

Later schijnt hij echter meer bepaaldelijk tot de opinie van BLOCH over te hellen, wat wel blijkt uit dit citaat: „Lorsque les raies et les squales veulent se féconder, ils s'approchent ventre à ventre, et les mâles ont à leurs nageoires ventrales des appendices souvent très-compiquées dans leur structure, et qui paraissent leur servir à saisir avec plus de fermeté la queue de leurs femelles” ⁴⁾.

In 1859 publiceerden VOGT en PAPPENHEIM het eerste deel hunner onderzoekingen over het urogenitaalsysteem der Vertebraten en gaven daarin een goede uiteenzetting ⁵⁾ van den bouw der myxipterygien, eveneens van *Raja*. Over hun functie laten zij zich echter wijselijk niet uit.

DUMÉRIL ⁶⁾ doet dit wel en toont zich daarin aanhanger der BLOCH'sche opvatting. Zijn beschrijving der organen draagt echter, evenals zijn geheele werk, een zeer compilatorisch karakter.

Terwijl wij dus bij de genoemde schrijvers, met uitzondering van VOGT en PAPPENHEIM, een door geen enkele waarneming gesteunde, slechts op den anatomischen bouw gebaseerde inter-

1) Schr. Ges. Naturf. Freunde Berlin. VI, 1785. Idem. VIII, 1788.

2) Leçons d'anatomie comparée. V, 1805, p. 117 seq.

3) l. c. p. 112.

4) Histoire naturelle d. Poissons. I, 1828, p. 396.

5) Annales Sci. nat. (4) XII, 1859, p. 111 seq.

6) Histoire naturelle d. Poissons. I, 1865.

pretatie der mixipterygien vinden, een verklaring, waaraan de herinnering bewaard blijft in den engelschen nog steeds gebruikelijken naam „claspers”, staat daartegenover een lange reeks andere zoölogen, die, ofschoon ook zij geen directe bewijzen konden aanvoeren, de meening waren toegedaan, dat de mixipterygien als intromittente organen functioneerden.

De eerste verhandeling, waar ik deze meening verkondigd vind, is van de hand van MAYER ¹⁾, toendertijd professor in Bonn. Hij vergelijkt ze met de zoogenaamde penes der Decapoden, die ook getransformeerde ledematen zijn en beschouwt ze hiermee analoog, dus functioneel gelijkwaardig.

JOHN DAVY, die ze aan een uitgebreide studie onderwierp, kwam eveneens tot de overtuiging: „that these organs may be designed for intromission and retention” ²⁾.

Ook de Amerikaansche zoölogen zijn het vrij wel eens over dit punt.

Zoowel LOUIS AGASSIZ ³⁾ als GARMAN ⁴⁾ houden de „claspers” voor „really intromittent sexual organs”, die tevens dilatatorisch en retineerend werkzaam zijn.

PUTNAM en GARMAN ⁵⁾ brengen eene verklaring van de beteekenis der stekels, die men vaak op of aan de mixipterygien vindt. Zij vonden n.l. bij een maagdelijk *Mustelus* ♀ de oviducten door een slijmvliesplooi, een soort van hymen, gesloten. Hieruit leiden zij nu af, dat: „the „claspers”, as they are generally called, were not only true intromittent organs, but that their peculiar and special armature of points and cutting edges was for the purpose of opening the closed oviducts of the virgin sharks in order to allow impregnation to take place” ⁶⁾.

Eindelijk verscheen in 1877 de dissertatie van PETRI ⁷⁾, het eerste algemeene en samenvattende onderzoek ⁸⁾, waarbij ook de fijnere bouw van het geheele apparaat niet vergeten werd. Ook hij trachtte bij gebrek aan directe waarnemingen „sich auf rein wissenschaftlich-theoretischem Wege wenigstens eine annä-

1) Froriep's Notizen. No. 876, (XI n°. 18), 1834.

2) Philos. Trans. 1839. p. 149 en Researches. II, 1839, p. 460.

3) Proc. Boston Soc. XIV, 1872, p. 339.

4) Ibid. XIX, 1878, p. 200.

5) Proc. Amer. Ass. 1875, II.

6) l. c. p. 144.

7) Copulationsorgane d. Plagiostomen. 1877.

8) PETRI maakt in zijn litteratuur-bespreking, die overigens niet buitengewoon volledig genoemd kan worden, melding van eene „vergleichende Anatomie der Copulationsorgane der Selachier... von L. AGASSIZ geliefert”, die hij zich echter niet verschaffen kon. Ik heb haar evenmin kunnen vinden. Bedoelt hij misschien de boven geciteerde „communication”?

hernde Gewissheit zu verschaffen", en kwam tot de slotsom: „dass die Pterygopodien — (PETRI heeft dezen naam bedacht) — vor allem als dilatatorische Organe bei der Begattung dienen und ausserdem besonders bei den Rochen, deren Körperform eine raschere Bewegung erschwert, auch als Locomotionsorgane fungiren" ¹⁾. Alhoewel de rol dien zij als bewegingsorgane spelen, zooal, dan toch een zeer ondergeschikte is, staat hiertegenover, dat hun functie als dilatatorische copulatieorganen door PETRI met afdoende zekerheid is vastgesteld.

Alleen — rechtstreeksche waarnemingen ontbraken nog steeds.

Zij werden echter kort daarop bekend gemaakt door BOLAU ²⁾, die in het Hamburger aquarium tot twee malen toe de copulatie van *Scyllium canicula* kon waarnemen en er een voorstelling van gaf in een figuurtje, dat, in talrijke leerboeken overgenomen, iedereen zeker wel bekend is. Zijn bevinding komt voortreffelijk met PETRI's beschrijving der mannelijke copulatieorganen van *Sc. canicula* overeen.

Hij stelt zich de geheele toedracht der zaak aldus voor: de mixipterygien worden slijmerig gehouden door het secreet eener daarmee in verband staande, onmiddellijk onder de buikhuid gelegen klier. Bij den coitus wordt telkens een der mixipterygien in de vrouwelijke cloaca (?) gebracht, totdat de mannelijke er vlak tegenover is komen te liggen, "und der Samenerguss kann ganz direkt in die durch das Pterygopodium erweiterte weibliche Kloake erfolgen" ³⁾. Het mixipterygium zou dus in hoofdzaak dienen om de cloaca te verwijden en te fixeeren.

Heel veel verder was dus de kennis omtrent deze belangrijke organen nog niet gekomen. BOLAU's mededeeling was slechts eene, hoezeer ook gewenschte, bevestiging van wat men op grond van PETRI's onderzoek terecht kon vermoeden.

Een uiterst belangrijke, ofschoon zeer korte en naar het schijnt geheel vergeten, mededeeling publiceerde eenige jaren later ANTON SCHNEIDER ⁴⁾.

Dat de mixipterygien in de vrouwelijke geslachtswegen worden gebracht stond vast: alleen bleef nog over te constateeren, of ze ook sperma overvoerden, wat lang geleden reeds door LEYDIG ⁵⁾ en STANNIUS ⁶⁾ was vermoed.

1) l. c. p. 43.

2) Zeitschr. wiss. Zool. XXXV, 1881.

3) l. c. p. 323.

4) Zoolog. Beitr. I, 1885.

5) Rochen u. Haie. 1852, p. 86.

6) Zootomie d. Fische. 1854, p. 278.

Ik sprak boven reeds van een met het mixipterygium in het nauwste verband staande klier. Deze klier, wier histologische bouw door PETRI nauwkeurig is nagegaan, draagt haar naam niet zeer terecht en is in den regel een zak van meerdere of mindere capaciteit, waarin soms (Roggen) klieren worden gevonden.

In dezen mixipterygien-zak nu, dien men ook *bursa mixipterygii* zou kunnen noemen en die bij sommige vormen zeer volumineus kan worden, vond SCHNEIDER bij *Spinax acanthias* (*Acanthias vulgaris*) sperma. De zak communiceert door middel van een spleet met het gootvormige kanaal, dat min of meer langs den binnenkant van het mixipterygium loopt. Hier langs vloeit het sperma af: de zak functioneert dus als *receptaculum seminis* (SCHNEIDER). De vraag, hoe komt het sperma in dien zak (immers het geheele apparaat staat in geenerlei direct verband met de ♂ geslachtswegen) laat SCHNEIDER echter onbeantwoord, ja, werpt haar niet eens op.

Het komt mij voor, dat niemand aan dit zeer belangrijke punt genoeg den aandacht heeft geschonken, ofschoon wel niemand meer aan de beteekenis van het orgaan twijfelt.

Zoo verwerpt GEGENBAUR ¹⁾, die reeds vroeger een onderzoek over de skeletdeelen der copulatieorganen had ingesteld ²⁾, PETRI's naam „pterygopodium” en noemt de copulatieorganen „in Betonung ihrer Festgestellten Funktion” mixipterygien, een naam, dien hij ook in zijn nieuwe leerboek ³⁾ bezigt.

JUNGERSSEN ⁴⁾ stapt in zijn recent opstel eveneens over de moeilijkheid heen.

Overigens is deze betrekkelijk korte publicatie verreweg het beste wat tot nu toe over de mixipterygien is geschreven en de groote verhandeling, die hij binnenkort belooft te zullen publiceren, mag verwacht worden een voortreffelijk monografie der mixipterygien te zullen zijn.

JUNGERSSEN heeft, en dit lijkt mij zijn grootste verdienste, het eerst klaarheid gebracht in den chaos van skeletdeelen, die de myxipterygien helpen opbouwen en in vroeger dagen zich maar al te zeer leenden tot, ofschoon gebrekkige, vergelijkingen met de extremiteten der hoogere Vertebraten.

Hij vond bij Holocephalen den primitiefsten toestand: het skelet behoort tot het metapterygium en heeft zich gedifferentieerd in: 1°. een basale; 2°. een tusschenstuk, dat den overgang

1) Morphol. Jahrb. XXII, 1, 1894, p. 146.

2) Jenaische Zeitschr. V, 1870.

3) Vergleichende Anatomie d. Wirbelthiere. I, 1898, p. 567.

4) Anat. Anz. XIV, 19-20, 1898.

vormt tot 3°. den appendixstam, die 4°. in drie lange terminaalstukken uitloopt. De musculatuur beperkt zich tot de basis en vormt twee systemen, en wel proximaal: m. adductor (et depressor), distaal: m. dilatator en m. compressor.

Bij de Selachiers vinden wij deze skeletdeelen bijna onveranderd terug. JUNGENSEN noemt ze primaire. Alleen het aantal tusschenstukken kan van 1 tot 4 varieeren.

Daarenboven komen echter nog een verschillend groot aantal, meest verkalkte, secundaire skeletdeelen voor in den vorm van ventrale en dorsale randstukken en ventrale, dorsale en laterale terminaalstukken. Deze alle vormen het gecompliceerde einddeel van het mixipterygium, de scherpe kanten, de haken, stekels enz. Hun aantal en vorm varieert enorm, ik moet hier voor details naar het origineel verwijzen. Alleen wil ik hier nog bijvoegen, dat de Haaien den eenvoudigsten toestand vertoonen en van de Roggen *Torpedo*, *Narcine* en *Rhinobatus*, terwijl de Rajiden, die, zooals wij zagen, vroeger het geliefkoosde object vormden, de allergecompliceerdste mixipterygien bezitten.

De musculatuur bewaart echter overal haar eenvoudig karakter en is ook hier slechts beperkt tot de basis. Slechts in de proximale zone treedt een m. extensor zelfstandig op naast den m. adductor (et depressor). De beide distale spieren zijn ook hier mm. dilatator en compressor.

Over den mixipterygien-zak of -klier deelt JUNGENSEN voorloopig nog slechts weinig mede. Alleen blijkt uit zijn onderzoek, dat hij haar houdt voor een instulping der dorsale mixipterygien-huid, waarbij de onderliggende spier „bruchsackartig” mee wordt ingestulpt en onder de buikhuid snel naar voren groeit. Hierdoor ontstaat de communicatie van mixipterygium en zak. Deze zak kan bij Haaien zeer aanzienlijke dimensies bereiken (*Lamna*, *Selache*) en zelfs tot aan den schoudergordel reiken, zooals ik dit bij talrijke geslachtsrijpe *Mustelus vulgaris* ♂♂ heb kunnen waarnemen.

Bij Roggen blijft de zak veel kleiner en herbergt een zeer volumineuse klier. Over haar midden loopt, recht bij *Raja*, schuin bij *Trygon* een gleuf, waarin talrijke fijne openingen, der uitvoerwegen zichtbaar zijn. Daar de afbeeldingen dezer zonderlinge klieren zeer schaarsch¹⁾ zijn, geef ik er op pl. II, fig. 2 een van die bij *Trygon pastinaca*.

1) Behalve bij JUNGENSEN vond ik een afbeelding van de klier van *Raja* bij VOGTEN PAPPENHEIM (Annales Sci. nat. (4), XII, 1859, pl. 3, fig. 8), en eene van *Mustelus laevis* in de nalatenschap van ANTON SCHNEIDER. Deze, door ROLHE in SCHNEIDER'S Zool. Beitr. II, Taf. XXV, Fig. 11 gepubliceerd, geeft zeer fraai de ook hier enorme zakken weer; de opening op de ventrale zijde der buikvin (er is nog wel een sonde

Resumeerende kom ik thans tot de slotsom, dat de mixipterygien bij de copulatie in de vrouwelijke geslachtswegen worden gebracht en het sperma uit den mixipterygien-zak daarin overvoeren.

Behalve de bovengenoemde waarnemingen, beschik ik namelijk nog over een paar andere, die naar mij voorkomt, deze meening aannemelijker dan ooit maken.

In de eerste plaats heeft in 1811 DE BLAINVILLE ¹⁾ bij *Selache maxima* sperma in eene „excavation de l'appendice” gevonden. Het is niet zeer duidelijk, of hij hiermee den mixipterygien-zak bedoelt; de bewering verliest hierdoor veel van haar bewijskracht, maar is toch merkwaardig genoeg om niet vergeten te worden, wat niettemin toch het geval schijnt geweest te zijn.

Vervolgens heb ik zelf onder de talrijke exemplaren van *Mustelus vulgaris*, die ik er op onderzocht, een enkel gevonden, waar, evenals in SCHNEIDER's geval bij *Acanthias*, talrijke spermatozoen in den mixipterygien-zak werden gevonden. Nooit zag ik de zak echter vol; maar het is zeer goed mogelijk, dat de dieren, zoo zij gevangen worden of in den doodstrijd, hun sperma loozen, of, wat nog waarschijnlijker is, onmiddellijk tot copulatie overgaan, zoodra de zak gevuld is.

Dat zich echter op sommige tijden sperma in den zak bevindt, staat vast en blijkt nog ten overvloede uit een welkome mededeeling, mij verstrekt door mijn vriend J. M. BORREMANNE te Bergen op Zoom, die waarnam, dat uit de opengeperde mixipterygien van een 75 cM. lang ♂ van *Raja clavata*, gevangen in de Grevelingen ²⁴/ix 1897, een aanzienlijke hoeveelheid sperma vloeide.

Wat ten slotte de vraag betreft, hoe het sperma in de mixipterygien-zak geraakt, terwijl toch geen communicatie tusschen dezen zak en het vas deferens bestaat, hierop wordt licht geworpen door eene observatie, gedaan in het aquarium te Amsterdam, en mij door Prof. MAX WEBER medegedeeld.

Deze nam waar, hoe een groote Rog (*Raja clavata*) rondzwemmende in een der bassins, plotseling een groote wolk, vermoedelijk sperma, loosde en vervolgens, misschien reflectorisch, heftig met zijn mixipterygien begon te zwaaien, die daarbij een pompende beweging schenen uit te voeren.

Het is niet onmogelijk, dat ook in de natuur, al is de omweg een allerzonderlingste, het sperma eerst in een groote

ingebracht¹⁾ is echter een kunstproduct. Nooit wordt daar ter plaatse een opening gevonden.

1) Annales du Muséum. XVIII, 1811, p. 126.

hoeveelheid geloosd en gelijktijdig door de mixipterygien in den zak opgezogen wordt.

Steeds worden echter dienaangaande meerdere waarnemingen gewenscht. Moge niemand de gelegenheid verzuimen ze te verrichten en wereldkundig te maken!

Deze onderzoekingen zijn in het Zoölogisch Station der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging te Helder, gedurende de maanden April — October, verricht.

Daarbij kon ik gebruik maken van de onderstaande vormen:

Galeus canis, Rond. ♀; *Mustelus vulgaris*, M. et H. ♂; *Scyllium canicula*, Cuv. ♂, Sc. *stellare*, Flem. ♂; *Pristiurus melanostomus*, Bonap. ♂, ♀; *Acanthias vulgaris*, Risso. ♂, ♀; *Spinax niger*, Bonap. ♂, ♀; *Laemargus borealis*, M. et H. ♀, juv.; *Rhina squatina*, Dum. ♂, juv. — *Rhinobatus granulatus* Cuv. ♂, ♀, juv.; *Rh. columnae*, M. et H. ♂ juv.; *Torpedo marmorata*, Risso. ♂, ♀, juv.; *Raja clavata*, L. ♂, ♀; *R. asterias*, M. et H. ♂, ♀, juv.; *R. batis*, L. ♀ juv.; *Trygon violacea*, Bonap. ♂; *Tr. pastinaca*, Cuv. ♂, ♀; *Tr. Kuhlii*, M. et H. ♂ juv.; *Taeniura lymma*, M. et H. ♀ juv.; *Pteroplatea micrura*, M. et H. ♀ juv.; *Myliobatis aquila*, Cuv. ♀ juv.; *M. nieuhofii*, Cuv. ♂, ♀, juv. — *Chimaera monstrosa*, L. ♂, ♀; *Callorhynchus antarcticus*, Cuv. ♂, ♀.

Helder, begin October, 1898.

LITTERATUUR

- AGASSIZ, L., (Communication on the Method of Copulation among Selachians). p. 339—341. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. XIV, May, 1872.
- ALCOCK, A., Natural History Notes from H. M.'s Indian Marine Survey Steamer „Investigator”, Commander Alfred Carpenter R. N. D. S. O. commanding. — No. 14. Observations on the Gestation of some Sharks and Rays. p. 51—56. pl. 1. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*. LIX, 2, No. 1, 1890.
- ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΟΥΣ ΙΣΤΟΡΙΑΙ ΗΕΠΙ ΖΩΩΝ. Aristoteles' Thierkunde. Kritisch berichtigter Text, mit deutscher Uebersetzung, sachlicher und sprachlicher Erklärung und vollständigem Index von Dr. H. Aubert und Dr. Fr. Wimmert. 2 Bnde. 7 T. Leipzig, 1868.
- BALBIANI, Cours d'embryogénie comparée du Collège de France (semestre d'hiver 1877—'78). Leçons recueillies par M. Henneguy. *Revue internationale des sciences*. Première Année, I—II, 1878. (Ook afzonderlijk verschenen onder den titel: Leçons sur la génération des Vertébrés. Recueillies par le Dr. F. Henneguy. Paris, 1879).
- BALFOUR, F. M., The development of Elasmobranch Fishes. p. 177—216. pl. I—II. *The Journal of Anatomy and Physiology*. XII, 2, 1878.
- , On the Structure and Development of the Vertebrate Ovary. p. 383—438. 3 pl. *The Quarterly Journal of Microscopical Science*. (N. S.), XVIII, 1878.
- BLAINVILLE, H. DE, Mémoire sur le Squalé Pélerin. p. 88—135. pl. 6. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*. XVIII, 1811.
- BLES, E. J., On the Openings in the Wall of the Body-cavity of the Vertebrates. p. 232—247. *Proceedings of the Royal Society of London*. LXII, 1897.
- , The correlated Distribution of Abdominal Pores and Nephrostomes in Fishes. p. 484—512. 6 figg. *The Journal of Anatomy and Physiology normal and pathological*. XXXII, 1898.

- BLOCH, M. E., Von den vermeinten doppelten Zeugungsgliedern der Rochen und Haye. S. 377—393. 1 T. *Schriften der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin*. VI, 1785.
- , Von den vermeinten männlichen Gliedern des Dornhaies. S. 9—15. 1 T. *Ibid.* VIII, 1788.
- BOLAU, H., Ueber die Paarung und Fortpflanzung der Scylliumarten. S. 321—325. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. XXXV, 1881.
- BRUCH, E., Études sur l'appareil de la génération chez les Sélaciens. Thèse. Strasbourg, 1860. 79 p. 11 pl. 4^o.
- CARUS, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig, 1811. XXXII—702 S.
- CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée. 5 vols. Paris, An XIV (1805).
- et A. VALENCIENNES, Histoire naturelle des Poissons. 22 tomes. Paris, 1828—1849. 4^o.
- DAVY, J., On the Male Organs of some of the Cartilaginous Fishes. p. 139—149. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1839.
- , Researches, Physiological and Anatomical. 2 vols. London, 1839.
- , Fragmentary Notes on the Generative Organs of some Cartilaginous Fishes. p. 491—505. pl. XXII. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. XXII, 3, 1861.
- DISSELHORST, R., Der Harnleiter der Wirbelthiere. S. 129—191. T. XIII—XV. *Anatomische Hefte*, 1^o Abth., IV, 1, 1894.
- DUMÉRIL, A., Histoire Naturelle des Poissons ou Ichthyologie Générale. Tome I. Elasmobranches. 723 p. Atlas de 14 pl. Paris, 1865.
- FELIX, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. S. 249—373, 375—467. 39 Figg. T. XXXIV—XLI. *Anatomische Hefte*, 1^o Abth., VIII, 1897.
- GARMAN, S. W., On the Pelvis and External Sexual Organs of Selachians, with especial references to the New Genera *Potamotrygon* and *Disceus*. (with Descriptions). p. 197—214. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. XIX, 1876—1878, 1878.
- GEGENBAUR, C., Ueber die Modificationen des Skelets der Hintergliedmassen bei den Männchen der Selachier und Chimären. S. 448—458. T. XVI, Figg. 15—24. *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft*. V, 1870.
- , Grundriss der vergleichenden Anatomie. Zweite verbesserte Auflage. Leipzig, 1878. VIII—655 S.
- , Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. S. 119—160. 5 Figg. *Morphologisches Jahrbuch*. XXII, 1, 1894.

- GEIGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Erster Band. Leipzig, 1898, XIV—978 S.
- GERBE, Z., Recherches sur la segmentation de la cicatricule et la formation des produits adventifs de l'oeuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies. p. 609—616. pl. XX—XXII. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie de M. Ch. Robin*. VIII, 1872.
- GIACOMINI, E., Contributo all' istologia dell' ovario dei Selacicon speciale riguardo sopra ad alcune particolarità di struttura riscontrata nell'ovario di *Myliobatis bovina*, Geoffr. p. 221—274. 2 tav. dopp. *Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri Laboratori biologici*. V, 3—4, 1896.
- GÜNTHER, A., Catalogue of Fishes in the British Museum. Volume eighth. London, 1870.
- , An Introduction to the Study of Fishes. Edinburgh, 1880. XVI—720 p.
- GUITEL, F., Sur un procédé facilitant la recherche des entonnoirs segmentaires du rein des Sélaciens. (Note préliminaire) p. 385—400. pl. XVIII. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*. (3), V, 3, 1897.
- HAACKE, W., Ueber eine neue Art uterinaler Brutpflege bei Wirbelthieren. S. 488—490. *Zoologischer Anzeiger*. VIII, (Nº. 202), 1885.
- HALLMANN, E., Ueber den Bau des Hodens und die Entwicklung der Saamenthiere der Rochen. S. 467—474. T. XV. Figg. 1—6. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*. 1840.
- HASWELL, W. A., Jottings from the Biological Laboratory of Sydney University. 13. Note on *Urolophus testaceus*. p. 1713—1716. *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. (2), III, 4, 1889.
- , On the Development of *Heterodontus (Cestracion) philippi*. Part I. p. 96—103. pl. IV—V. *The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales for the year 1897*. XXII, 1, (Nº. 85), 1897.
- HENNEGUY, L. F., Sur la structure de la glande nidamenteuse de l'oviducte des Sélaciens. p. 2—3. *Compte Rendu de la Société Philomatique de Paris*. 10 juin, 1893. Nº. 16.
- HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 5^e Auflage. Jena, 1896. XVI—612. S.
- HOME, E., An anatomical Account of the *Squalus Maximus* (of Linnaeus), which in the Structure of its Stomach forms an intermediate Link in the Gradation of Animals between the Whale Tribe and cartilaginous Fishes. p. 206—220. pl. VI—IX.

- Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* 1809, II.
- , On the Mode of Breeding of the Oviviviparous Shark, and on the Acretion of the foetal Blood in different Classes of Animals. p. 205—222. pl. IX—XIII. *Ibid.* 1810, II.
- HOWES, G. B., Variation in the Kidney of the Common Thornback (*Raja clavata*): its Nature, Range, and Probable Significance. p. 407—422. pl. XVII. *The Journal of Anatomy and Physiology normal and pathological.* XXIV, (N. S. IV), 1890.
- HUXLEY, T. H., A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals. London, 1871. VI—510 p.
- HYRTL, J., Ueber weibliche Oviducte bei männlichen Chimaeren, und eine männliche Vesicula seminalis bei Weibchen. S. 1078—1087. 1 T. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.* (Wien). XI, 1853.
- JUNGENSEN, H. F. E., Eine Berichtigung. S. 560—561. *Zoologischer Anzeiger.* VIII, (N^o. 205), 1885.
- , Ueber die Bauchflossenanhänge (Copulationsorgane) der Selachiermännchen. S. 498—513. 16 Abb. *Anatomischer Anzeiger.* XIV, 19—20, 1898.
- KUHL, H., Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie. Zwei Abtheilungen. Frankfurt am Main, 1820. 151—212 S. 11 T.
- LEUCKART F. S., Untersuchungen über die äusseren Kiemen der Embryonen von Rochen und Hayen. Stuttgart, 1836. 44 S. 5 T.
- LEYDIG, F., Zur Anatomie und Histologie der *Chimaera monstrosa*. S. 241—271. T. X. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin.* 1851.
- , Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig, 1852. 127 S. 4 T.
- , Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M., 1857. XII—551 S.
- LÜTKEN, CHR., Smaa Bidrag til Selachiernes Naturhistorie. pag. 45—68. *Videnskabelige Meddelelser Naturhistorisk Forening Kjöbenhavn.* 1879—'80.
- MARTIN ST. ANGE, G. J., Étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés, au point de vue anatomique, physiologique et zoologique. p. 1—232. 17 pl. *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de l'Institut Impérial de France.* XIV, 1856.
- MATTHEWS, J. D., Oviduct in an Adult Male Skate. p. 144—149. pl. IX. *The Journal of Anatomy and Physiology normal and pathological.* XIX, 2, 1885.

- MAYER, . . . , Ueber die Bedeutung der fuszförmigen Anhänge bei Rochen und Hayen, und ihr Wiedervorkommen bei niedern Thieren. S. 273—276. *Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde, gesammelt und mitgetheilt von Dr. L. F. v. Froriep*. N^o. 876, (N^o. 18 des XL Bandes). May, 1834.
- MAZZA, F., Note anatomo-istologiche sulla *Chimaera montrosa* Linn. 15 pag. tav. XII. *Atti della Società di Scienze naturali e geografiche*. VI, 4, 1895.
- E A. PERUGIA, Sulla glandola digitiforme (Leydig) nella *Chimaera monstrosa* Linn. *Ibid.* V, 4, 1894.
- MONRO, A., The Structure and Physiology of Fishes explained and compared with those of Man and other Animals. Edinburgh, 1785. 128 p. 44 pl. fol.
- MÜLLER, J., Bericht über die Fortschritte der vergleichenden Anatomie im Jahre 1835. S. LXXXIX. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin*. 1836.
- , Ueber den glatten Hai des Aristoteles, und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwicklung des Eies. S. 187—257. T. I—VI. *Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften. Physikalische Klasse*. 1840.
- , Untersuchungen über die Eingeweide der Fische, Schluss der vergleichenden Anatomie der Myxinoiden. S. 109—170. Taf. I—V. *Ibid.* 1843.
- OWEN, R., On the Anatomy of the Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. London, 1866. XIII—650 p.
- PARKER, T. J., A Course of Instruction in Zootomy. (Vertebrata). London & New-York, 1884. (Reprinted 1893, 1895). X—397 p.
- , Note on the Foetal Membranes of *Mustelus antarcticus*. With an Analysis of the Pseudoamniotic Fluid, by Prof. A. Liversidge. p. 331—333. *Transactions of the New-Zealand Institution*. XXII, 1890.
- AND W. A. HASWELL, A Text-Book of Zoology. 2 vols. London, 1897.
- PEABODY, J. E., Embryos of the smooth Dogfish (*Galeus canis*). p. 535. *Science*. (2), IV, 1896.
- PERRAVEX, E., Sur la formation de la coque des oeufs du *Scyllium canicula* et du *Scyllium catulus*. p. 1080—1082. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*. (Paris). XCIX, 1884.
- PETRI, K. R., Die Copulationsorgane der Plagiostomen. Inaugural-Dissertation. Leipzig, 1877. 48 S. 3 T. (Ook in: *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. XXX, 1878. S. 288—355. T. XVI—XVIII).
- PUTNAM, F. W. and S. W. GARMAN, On the Male and Female

- Organs of the Sharks and Skates, with special reference to the use of the „Claspers“. (Abstract). p. 143–144. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*. XXIII Meeting held at Hartford, Conn. August, 1874. 1875.
- RABL, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. S. 632–761, 762–767. T. XIII–XIX. 32 Figg. *Morphologisches Jahrbuch*. XXIV, 4, 1896.
- RATHKE, H., Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. Vier Abth. Danzig und Halle, 1820–1827.
- RETZIUS, A. A., Observationes in Anatomiam Chondropterygiorum, praecipue Squali en Raji generum. Lundae, 1818. 34 pag. 1 tab. 4^a.
- RÜCKERT, J., Entwicklung der Exkretionsorgane. S. 606–695. *Anatomische Hefte*. 2^e Abth.: *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. I: 1891, 1892.
- SCHMIDT, A. H., Onderzoekingen betreffende het Ovarium der Selachii. Proefschrift. Leiden, 1898. 108 blz. 3 pl. (Ook onder den titel: Untersuchungen ueber das Ovarium der Selachier in: *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging*. (2), VI, 1, Juli, 1898. blz. 1–108. pl. I–III).
- SCHNEIDER, A., Ueber die Begattung der Knorpelfische. S. 61. *Zoologische Beiträge*. Herausgegeben von Dr. Anton Schneider. I, 1885.
- SCHNEIDER, G., Ueber die Niere und die Abdominalporen von *Squatina angelus*. S. 393–401. 3 Figg. *Anatomischer Anzeiger*. XIII, N^o. 15, 1897.
- SEMON, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*. S. 89–203. T. I–XIV. *Jena'sche Zeitschrift für Naturwissenschaft*. N. F. XIX. (Ook afzonderlijk: Jena, 1891. IV–115. S. 14. T.)
- SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. S. 195–509. T. X–XXII. *Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg*. II, 3–4, 1875.
- STANNIUS, H., Ueber die männlichen Geschlechtstheile der Rochen und Haien. S. 40–43. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin*. 1840.
- , Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2^e Aufl. Berlin, 1854. Erstes Buch: Die Fische. 279 S.
- STEENSTRA TOUSSAINT, A. J. D., Responsio ad questionem zoologicam, a nobilissimo ordine doctrinarum physicarum et mathematicarum in academia Lugduno-Batavo A. MDCCCXXXIV propositam: „Quaeritur descriptio anatomica organorum urinae secernentium in piscibus et comparatio physiologica cum

- hisdem partibus in reliquis animalibus." Quae praemium reportavit D. IX Mensis Februarii A. MDCCCXXXV.
- STEENSTRA TOUSSAINT, A. J. D., De systemate uropoetico Squali glauci. pag. 199—202. tab. VIII. *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie*. VI, 1839.
- TROIS, E. F., Sull' intima struttura delle villosità uterine dell' *Acanthias vulgaris* sotto il punto di vista zootornico-fisiologico. 6 pag. 1 tav. *Atti del Reale Istituto Veneto di Scienze Lettere ed Arti* (3), XII, 1867.
- , Sulla Struttura delle villosità uterine del *Myliobatis noctula* e della *Centrina Salviani*. 5 pag. 1 tav. *Ibid.* (5), II, 1876.
- VOGT, C. ET PAPPENHEIM, Recherches sur l' Anatomie Comparée des Organes de la Génération chez les Animaux Vertébrés. p. 100—131. pl. 2—3. *Annales des Sciences Naturelles*. (4). *Zoologie*. XII, 1859.
- WAITE, E. R., On the Egg-cases of some Port-Jackson Sharks. p. 325—329. pl. XII. *Journal of the Linnean Society-Zoology*. XXV, 1896.
- WEBER, MAX., Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. S. 366—406. T. XXI. 2 Figg. *Morphologisches Jahrbuch*. XII, 1886.
- WIEDERSHEIM, R., Grundriss der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3^e Aufl. Jena, 1893. XX—695 S. 4^e Aufl., 1898.
- WOOD-MASON, J. AND A. ALCOCK, M. B., On the Uterine Villiform Papillae of *Pteroplatea micrura*, and their Relation to the Embryo, being Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator”, Commander R. F. Hoskyn, R. N., Commanding. N^o. 22. p. 359—367. pl. 7—8. *Proceedings of the Royal Society of London*. XLIX, 1891.
- , Further Observations on the Gestation of Indian Rays; being Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator”, Commander R. F. Hoskyn, R. N., Commanding. Series II. N^o. 2. p. 202—209. *Ibid.* L, 1891.
- WIJHE, J. W. VAN, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. S. 461—516. T. XXX—XXXII. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. XXXIII, 1889.

VERKLARING DER PLATEN

Plaat I: CALLORHYNCHUS ANTARCTICUS

Fig. 1. vrouwelijke genitalia der linker zijde (nat. gr.)

- cl.* cloacawand.
- o. a.* ostium abdominale tubae.
- op.* opening van den rechter uterus.
- ov.* ovarium.
- p.* papil, waarop de ureteren uitmonden.
- s. k.* schaalklier.
- ut.* uterus.
- x.* dorsale uitbochting van den cloacawand.

Fig. 2. mannelijke urogenitalia der linker zijde (nat. gr.)

- cl.* cloacawand.
- ep.* epididymis.
- m. g.* rudiment van den MÜLLER'schen gang.
- t.* testis.
- u. g.* opening van den sinus urogenitalis.
- v. d.* vas deferens.

Plaat II: TRYGON PASTINACA

Fig. 1. urogenitalia van een gravide wijfje ($\times \frac{1}{2}$).

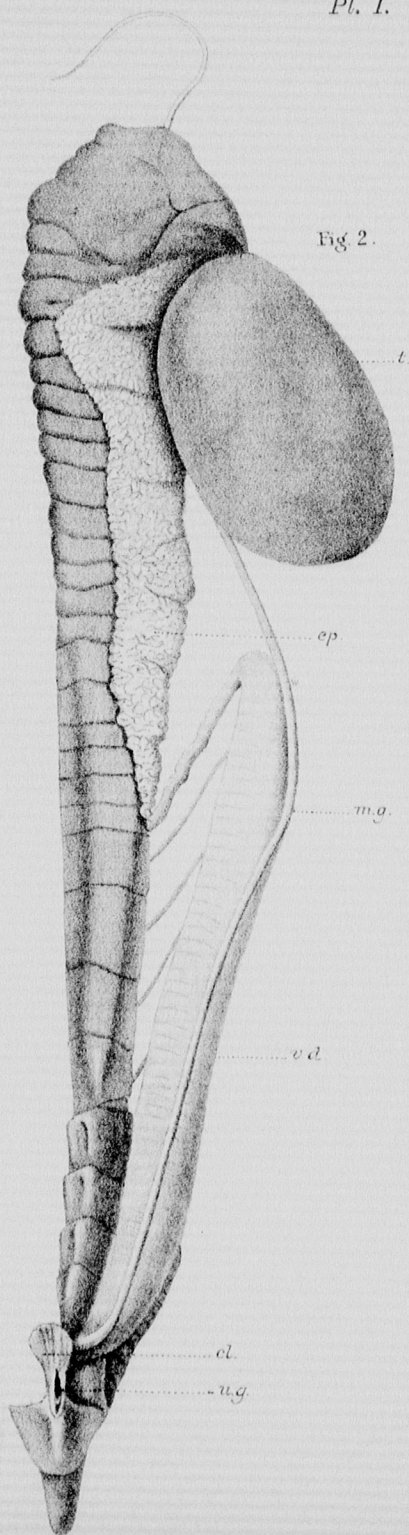
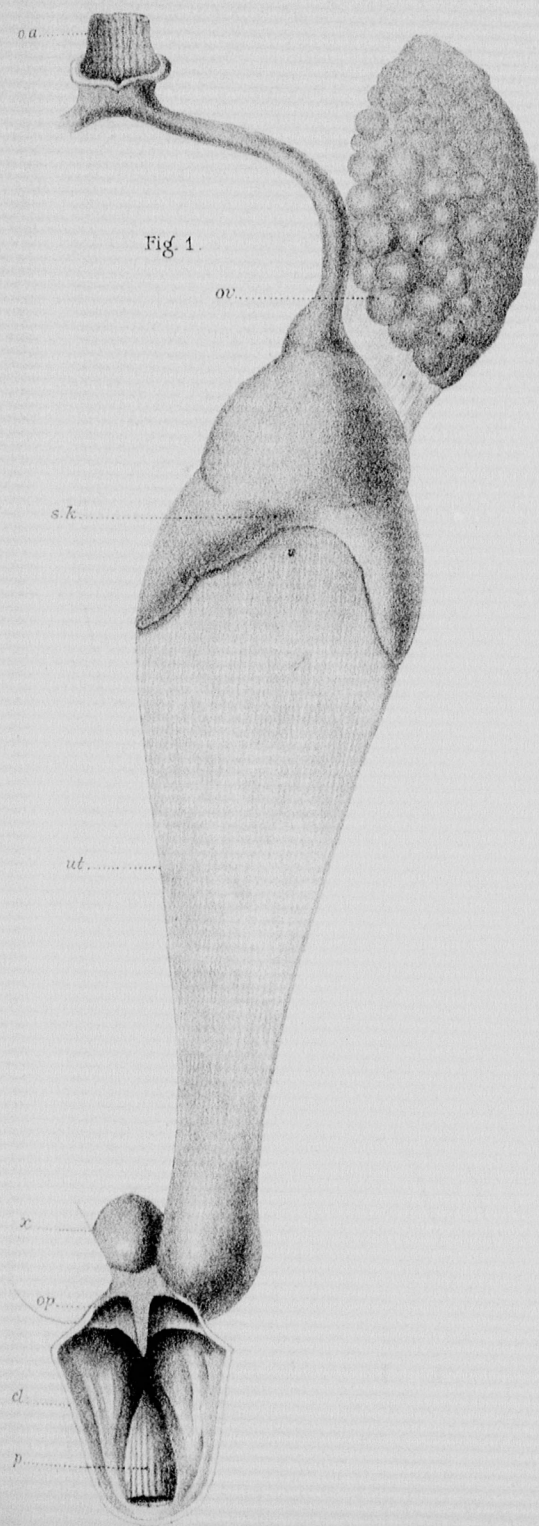
- n.* abnormaal kleine rechter nier.
- n'.* normale linker nier.
- o. a.* rechter ostium abdominale tubae.
- o. v.* rechter onontwikkelde oviduct.
- s.* schaalklier.
- t.* tuba Fallopii.
- u.* gravide uterus.

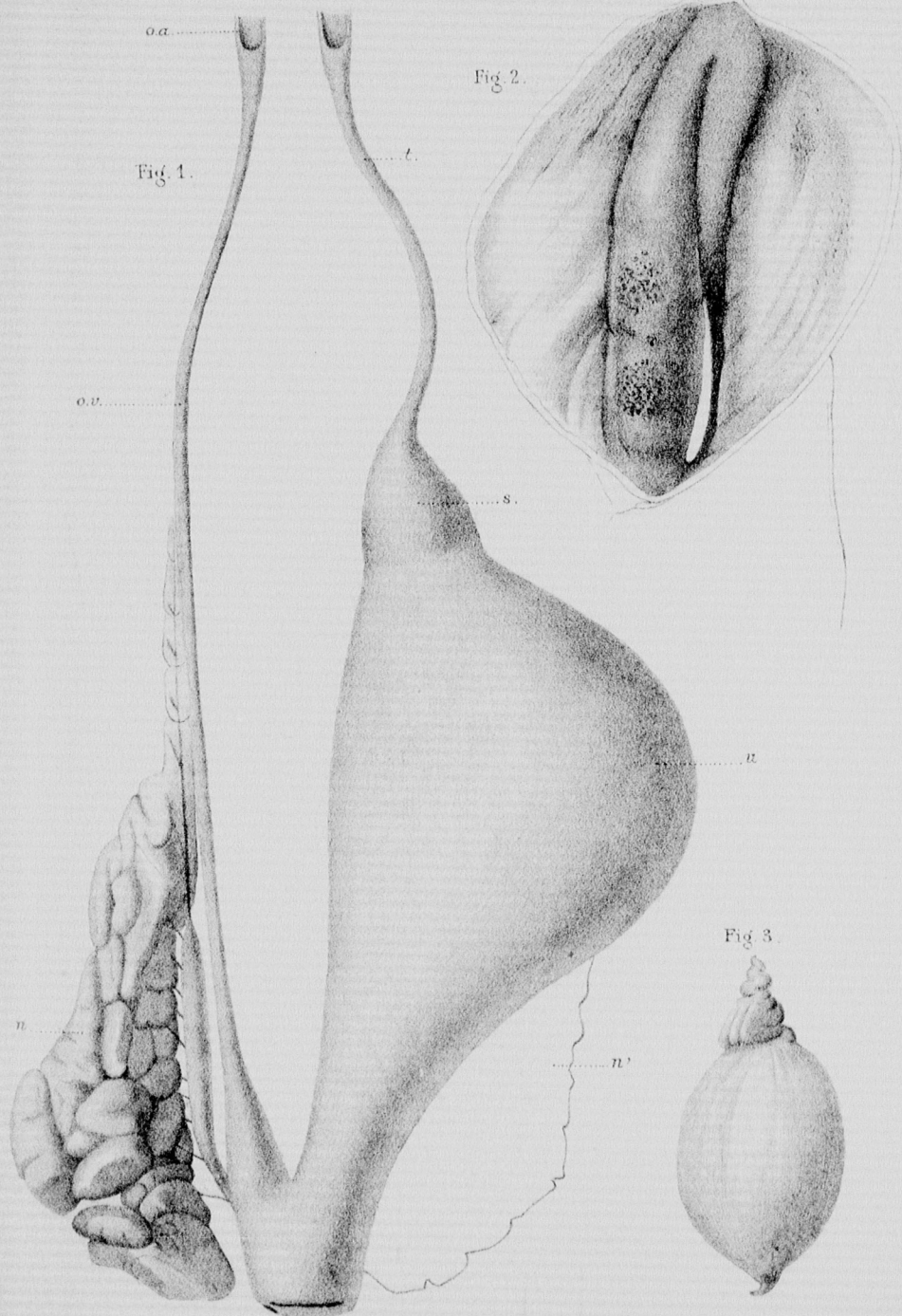
Fig. 2. Myxipterygien-zak opengesneden, daarin de eenigszins haakvormige klier. De spleet aan haar onder-eind vormt de communicatie met het gootvormige deel van het myxipterygium. (nat. gr.)

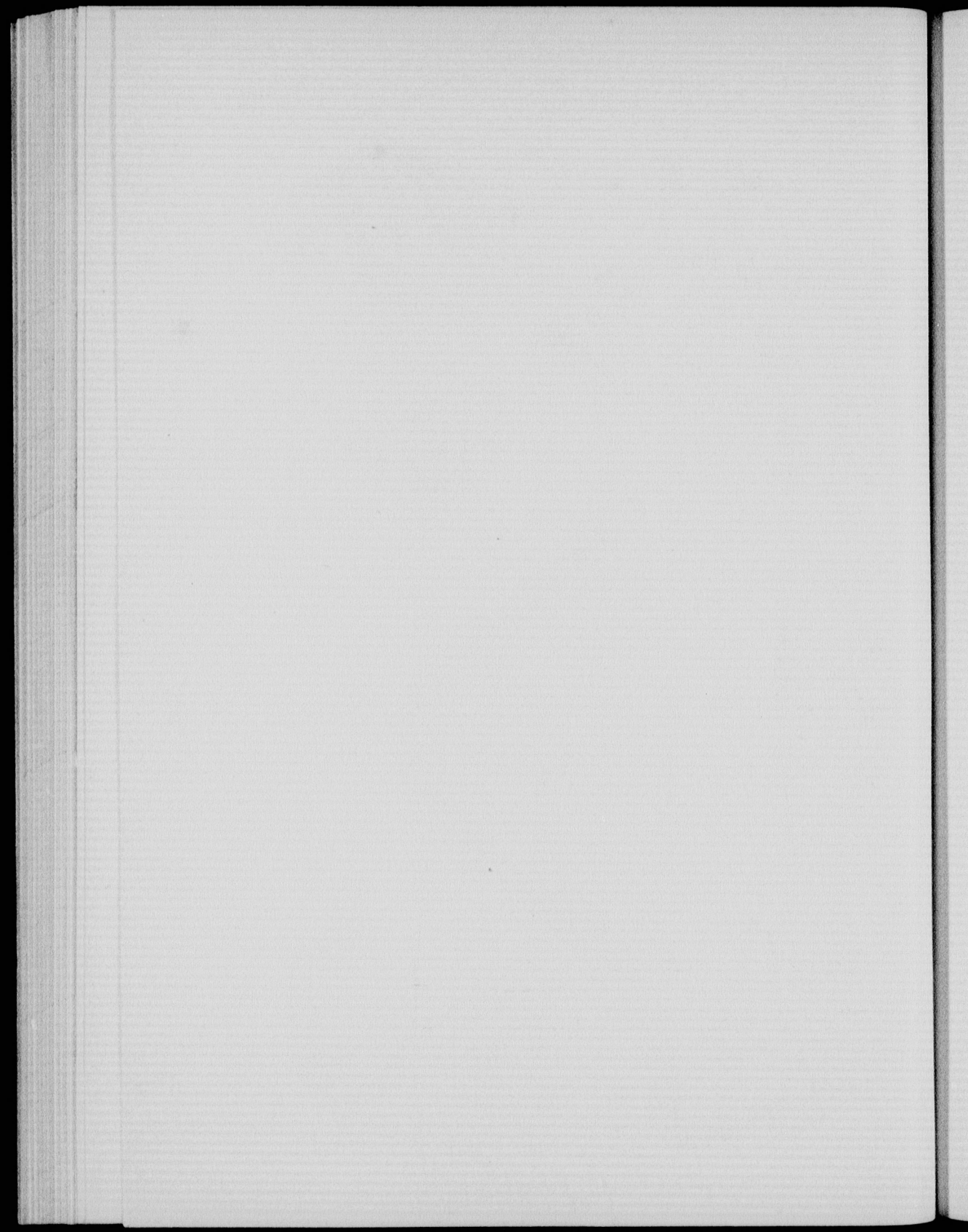
Fig. 3. Polyembryonaire eikapsel. (nat. gr.)

INHOUD

	Bladz.
Inleiding	1
Hoofdstuk I: Over de nieren	3
§ 1. Ligging en uitwendig voorkomen	3
§ 2. Differentiatie der nieren	5
§ 3. Asymmetrie der nieren	15
§ 4. Persisterende nephrostomen.	17
Hoofdstuk II: Over de geslachtsklieren.	23
§ 1. Over de mannelijke geslachtsklieren	23
§ 2. Over de vrouwelijke geslachtsklieren	26
§ 3. Over het epigonale orgaan	31
Hoofdstuk III: Over de uitvoerwegen	34
§ 1. Over de ureteren	34
§ 2. Over de mannelijke geslachtswegen	54
§ 3. Over de vrouwelijke geslachtswegen	57
Hoofdstuk IV: Over de copulatieorganen	71
Literatuur	79
Verklaring der platen.	86







STELLINGEN

I

De naam „LEYDIG'sche gang" geeft aanleiding tot verwarring en moet derhalve vervallen.

II

De caudale oernierzone der Plagiostomen is het incomplete homologon der Amnioten-nier.

III

Het is practisch onmogelijk bij zoogdieren het geslacht naar willekeur te verwekken.

IV

De verschillende gastrula-vormen zijn niet homoloog.

V

De kern is niet uitsluitend drager der erfelijke eigenschappen.

VI

Symbiose tusschen planten onderling komt niet voor.

VII

De proeven van FRANK met betrekking tot de beteekenis der mykorrhizen zijn niet afdoende.

VIII

De bladstandtheorie van DELPINO is te verkiezen boven die van SCHWENDENER.

IX

De oudste organismen waren bladgroenhoudend.

X

De Ganoiden moeten, vooral op palaeozoologische gronden, als zelfstandige orde der visschen vervallen.

XI

De bionomische indeeling der in zee levende organismen naar hunne afhankelijkheid van het substraat (ORTMANN) is logischer, dan die naar hunne bewegelijkheid (HAECKEL).

XII

De verklaring, die BRANDT (Verhandlungen der D. Z. G., 7^e Jahresversammlung zu Kiel, 1897) geeft van het ontstaan der verschillende haringvormen, is onjuist.

XIII

Het is onwaarschijnlijk, dat de makreel-visscherij voor Nederland ooit een belangrijke industrie wordt.

