Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

De ontwikkeling en de bouw der bursa Fabricii

https://hdl.handle.net/1874/240221

Med. 9 Febr. 1888 A. qu. 192.

K. F. WENCKEBACH.

DE ONTWIKKELING EN DE BOUW DER BURSA FABRICII.

A. qu.
192

DE ONTWIKKELING EN DE BOUW

DER

BURSA FABRICII.

DE ONTWIKKELING EN DE BOUW

DER

BURSA FABRICII.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

DOCTOR IN DE GENEESKUNDE

AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT

NA MACHTIGING VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS

Dr. G. H. LAMERS

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID

MET TOESTEMMING VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT

TEGEN DE BEDENKINGEN VAN

DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE

TE VERDEDIGEN

op **DONDERDAG, 9 Februari 1888, des namiddags te 3½ uur,**

DOOR

KAREL FREDERIK WENCKEBACH,

GEBOREN TE 'S GRAVENHAGE.

BIBLIOTHEEK DER UNIVERSITEIT TE UTRECHT

LEIDEN. — E. J. BRILL.

1888.

AAN MIJNE MOEDER.

Gaarne grijp ik deze gelegenheid aan, om aan de Professoren en Lectoren der Medische en Philosophische Faculteiten alhier mijn dank te betuigen voor het onderwijs, dat ik van hen genoten heb en voor de welwillendheid, die ik van zoovelen hunner ondervonden heb.

In het bijzonder geldt mijn dank U, Hooggeleerde ENGELMANN, die zoo goed waart, mijn Promotor te willen zijn en mij in de gelegenheid steldet, onder Uwe zoo gewenschte leiding de laatste hand aan mijn onderzoek over de Bursa Fabricii te leggen.

Ook jegens U, Hooggeleerde DONDERS en BUYS-BALLOT, voel ik mij dankbaar gestemd, wanneer ik terugdenk aan Uwe toegenegenheid en belangstelling in mijn studie, waarvan ik gedurende mijn studententijd de ondubbelzinnige blijken zoo menigmaal mocht ontvangen.

Hoezeer ik mij verplicht gevoel jegens U, Hooggeleerde HUBRECHT, kan ik hier niet met een enkel woord neerschrijven. Verwachtte ik veel goeds voor mij van den tijd, dien ik onder Uw leiding werkzaam mocht zijn, weinig had ik kunnen vermoeden, dat die tijd zóó belangrijke gevolgen voor mij zou hebben. Steeds stondt Gij mij met raad en daad bij, waar ik de eerste schreden zette op het gebied van natuuronderzoek en maaktet mij het voortgaan op den ingeslagen weg gemakkelijk door de liberaliteit, waarmede Gij de voortreffelijke hulpmiddelen van uw laboratorium tot mijn dienst steldet, en waaraan

ook deze verhandeling grootendeels haar ontstaan heeft te danken. Mogen mij Uw steun en Uw vriendschap ook verder niet onthouden worden.

Eindelijk zij het mij vergund, hier een woord van dank uit te spreken aan de Philosophische Faculteit te Amsterdam voor het welwillende oordeel, over deze verhandeling uitgesproken, en aan den Senaat der Universiteit van Amsterdam voor de hartelijke ontvangst, mij bij gelegenheid mijner bekroning daar ter stede bereid.

INLEIDING.

Opgewekt door een prijsvraag, door de Philosophische Faculteit te Amsterdam uitgeschreven, begon ik met een onderzoek naar den bouw en de ontwikkeling der Bursa Fabricii bij vogels.

De *Bursa Fabricii*, dus genoemd naar haar ontdekker Fabricius ab Aqua-Pendente, is een klierachtig, zakvormig orgaan, dat bij jonge vogels in open gemeenschap staat met de cloaca en wel door een meer of minder wijde uitvoergang, die in den achterwand van de onderste afdeeling der cloaca zich opent. De naam, dien de poeliers hier te lande aan dit orgaan geven, is »de jeugd", een naam waaruit blijkt, dat ook aan de poeliers het feit bekend is, dat oudere vogels dit orgaan missen. Gallén verhaalt, dat in Duitschland de Bursa Fabricii bij de duivenfokkers bekend staat onder den naam van »die Mutter".

Aanvankelijk meende ik mij bij dit onderzoek op een vrij onontgonnen terrein te begeven, doch weldra verdween deze illusie door het vinden van een zeer uitgebreide en ook recente literatuur, zoowel wat den bouw als wat de ontwikkeling van het nog altijd vrij raadselachtig orgaan betreft.

Moeilijkheden van allerlei aard deden zich bij het onderzoek voor. Slechts pas gestorven of geslachte vogels zijn voor het onderzoek geschikt, daar het weefsel der Bursa Fabricii zeer spoedig verandert en de vogels, die in gevangen staat sterven, veelal aan ingewandsziekten schijnen te gronde te gaan; waardoor

het rottingsproces in de spijsverteringsorganen des te spoediger na den dood intreedt. Wel zijn er een aantal vogels dagelijks levend te verkrijgen, maar vooral voor een stadbewoner zijn de vertegenwoordigers van vele groepen van vogels slechts zeer moeilijk in verschen of geconserveerden toestand verkrijgbaar. Immers, gewoonlijk worden slechts de huid of het skelet van den vogel gepraepareerd, uiterst zelden treft men goed geconserveerde intestina in verzamelingen aan. De meeste teleurstellingen berokkende mij het feit, dat de Bursa Fabricii bij oude vogels meestal geheel en al verdwenen is, waardoor vrij veel tijd en materiaal verloren gingen.

Als het voornaamste punt ter onderzoeking heb ik den microscopischen bouw en de ontwikkeling der bursa beschouwd. De macroscopische bouw toch vertoont weinig bijzonderheden of belangrijke verschillen bij de groepen der vogels onderling en is ook reeds zeer nauwkeurig bekend uit talrijke onderzoekingen; alleen Forbes onderzocht in dit opzicht negentig species, een getal, dat ik bij lange na niet heb kunnen bereiken.

Het overzicht der literatuur bevat uitsluitend den inhoud der verhandelingen van vroegere schrijvers over dit onderwerp, terwijl de critiek op de daartoe in aanmerking komende werken in de afzonderlijke hoofdstukken geleverd wordt.

Uit den aard der zaak was het hoen de species waarbij ik het volledigst de ontwikkeling der Bursa kon nagaan. In overeenstemming daarmedé heb ik in ieder hoofdstuk de beschrijving van het orgaan bij het hoen vooropgesteld, om daaraan de resultaten van het onderzoek bij andere species te doen aansluiten.

De onderstaande lijst bevat de namen der 32 species waaraan ik een onderzoek naar de Bursa Fabricii heb ingesteld. In de systematiek heb ik het handboek van Claus gevolgd.

1e Orde. *Gallinacei.*

Fam. Phasianidae.

Gallus domesticus. L.

Fam. Tetraonidae.

Perdix cinerea. Briss.

2e Orde. *Natatores.*

Fam. Lamellirostres.

Anas domestica L.

Anas tadorna L.

Anas (s. Fulix) nigra L.

Fuligula rufina. Br.

Cygnus atratus. L.

Fam. Laridae.

Larus canus. L.

Larus marinus. L.

Larus argentatus. L.

Sterna hirundo. L.

Sterna cantiaca. L.

3e Orde. *Grallatores.*

Fam. Charadriidae.

Vanellus cristatus. M. & W.

Haematopus ostralegus. L.

Fam. Scolopacidae.

Totanus calidris. Bechst.

Fam. Herodei.

Platalea leucorodia. L.

4e Orde. *Columbinae.*

Fam. Columbidae.

Columba domestica. L.

5e Orde. *Scansores.*

Fam. Picidae.

Picus major. L.

Fam. Psittacidae.

Platycercus eximius. Shaw.

6e Orde. *Passeres Dentirostres.*

Fam. Corvidae.

Corvus Corona. L.

Fam. Sturnidae.

Sturnus vulgaris. L.

Fam. Turdidae.

Luscinia luscinia. L.

Conirostres.

Fam. Alaudidae.

Alauda arvensis. L.

Fam. Fringillidae.

Fringilla domestica. L.

Fringilla coelebs. L.

Fringilla. sp.

7e Orde. *Raptatores.*

Fam. Strigidae.

Strix flammea. L.

Fam. Accipitrinae.

Astur palumbarius. L.

Astur nisus. L.

Buteo vulgaris. L.

8e Orde. *Cursores.*

Fam. Struthionidae.

Struthio camelus. L.

Fam. Rheïdae.

Rhea Americana. Lam.

I.

OVERZICHT DER LITERATUUR.

De Bursa Fabricii is het eerst in 1604 beschreven door **Fabricius ab Aqua Pendente**, den beroemden Hoogleeraar van Padua, naar wien het orgaan zijn naam ontving.

In zijne: *Opera omnia* (1) [1]) zegt Fabricius op pag. 3 van Cap. 1 het volgende: »Tertium quod in podice est adnotandum, »est duplex vesicula, quae in ima ejus parte ad os pubis super»eminet, et conspicua, exteriorque apparet, simulatque uterus jam »propositus conspectui sese offert; quae cum sit pervia, ita ut »ab ano ad ipsum uterum et ab utero in ipsam, ut puta superius, »infra foramen pateat, ex altera autem, extremo clausa sit, *hanc* »*existimavimus esse locum, in quem gallus semen inmittit*, porrigit»que [inibi servetur".

Uit deze beschrijving en uit een daaraan toegevoegde vrij onduidelijke afbeelding blijkt, dat Fabricius ab Aqua Pendente het orgaan voor een dubbele (parige) blaas aanziet, die aan de achterzijde in de cloaca uitmondt en waarin de haan het Sperma deponeert. Dit kan (zooals Fabricius verder zegt) geruimen tijd, ja een jaar lang daarin bewaard blijven, en later de door den oviduct nederdalende eieren bevruchten.

Het eerst wordt de Bursa Fabricii daarna weder vermeld door **Harvey** (2) in 1641.

Reeds deze onderzoeker komt op tegen Fabricius' verklaring

1) De achter de namen geplaatste nummers verwijzen naar de literatuuropgave.

van de functie der Bursa, voornamelijk omdat ze ook bij vogels van het mannelijk geslacht voorkomt; hij voegt er aan toe:

»Accedit quod foramen valde exiguum et obscurum sit, ut tan»tae utilitatis non apparet, vix enim aciculum aut setam admit»tit et in cavitatem caecam terminatur."

Onze beroemde landgenoot **Reynier de Graaff** (1668) (3) kon zich ook niet vereenigen met de door Fabricius aan de Bursa toegekende functie, getuige het volgende:

»Nos verum talem ejus usum non agnoscimur, quia promiscue »tam gallis quam gallinis inest, et nullam cum ovario communi»cationem habet."

Morgagni (4) meent, dat de Bursa geheel bij de cloaca gerekend moet worden, om verschillende reden: »Eam ergo ad clo»acam potius quam ad uterum spectare existimo, propterea quia »non solum figura a Graaffio in eadem Tabula proposita, verum »etiam tunicarum structurae modo et secreti humoris colore bi»nis iis subrotundis Folliculis persimilem esse, animadverti qui »ad extremum canis intestinum hunc atque hinc locati, brevi collo »in ipso podice desinente cinereum et graveolentem mucum excer»nunt."

Bij **Peyer** (5) wordt (in 1682) de Bursa Fabricii beschreven als een membraneuse blaas, die door een wijde opening met de cloaca communiceert, tusschen uterus en ureteren is gelegen, doch daarmede in geen gemeenschap staat.

Perrault (1699) (6) ziet in de Bursa een derden blinddarm en vergelijkt kleine zakjes, die zich aan den einddarm van den Struisvogel bevinden, met de anaalklieren van Carnivoren.

Schneider (1784) (7) schijnt niet bekend geweest te zijn met hetgeen vroegere onderzoekers over de Bursa schreven; hij meent ten minste hierin een orgaan te zien, waarin de eieren eenigen tijd bewaard blijven en rijp worden; een meening die natuurlijk vervalt met constateeren van de aanwezigheid der Bursa bij beide geslachten (Harvey).

Blumenbach's Handbuch der vergleichenden Anatomie (1805) (8) stond mij niet ten dienste. Volgens Gallén (45) komen de re-

sultaten van dezen onderzoeker op het volgende neder: De Bursa Fabricii biedt bij de verschillende soorten van vogels verschil in vorm aan, ze is eivormig of langwerpig. Blumenbach is de eerste, die opmerkt, dat de Bursa bij jonge vogels het grootst is en bij oudere vogels grootendeels atrophieert.

Terwijl hij Fabricius' meening omtrent hare functie tracht te wederleggen door op de aanwezigheid bij beide geslachten te wijzen, gaat hij verder en beweert, dat de Bursa bij den haan zelfs grooter is en vrijer in het abdomen ligt dan bij de hen.

Ze hangt samen met de cloaca en opent zich daar aan den voorsten rand van een kleine verhevenheid (scutellum). De grootte van dit scutellum zou in omgekeerde reden staan tot de grootte der Bursa.

Waarschijnlijk geleid door het onderscheid, dat hij bij de twee geslachten vond, schrijft hij bij het mannelijk geslacht aan de bursa een functie toe, die bij het wijfje zou ontbreken; hier toch zou de bursa slechts rudimentair aanwezig zijn.

Tannenberg (1810) (9) meent de Bursa Fabricii, hoewel met de geslachtsorganen in verband staande, niet daartoe te mogen rekenen.

Hij wijst daarbij op het voorkomen van het orgaan bij zeer jonge dieren terwijl ze later bijna geheel te gronde gaat: iets wat ten eenenmale strijdig is met alle begrippen van geslachtsfunctie.

Tannenberg geeft hierbij een zeer goede afbeelding van de lange, cylindervormige Bursa van een jonge eend.

Volgens **Tiedemann** (1810) (10) verschilt de vorm der Bursa, die hij in hoofdzaak evenals zijn voorgangers beschrijft, bij verschillende geslachten.

Ze is een ovale bij de hoenders en andere vogels; langwerpig ovaal bij den havik en den reiger; langwerpig onder anderen bij de eenden; bij de gans is zij een kleine ronde zak of indeuking, die zich in den achterwand der cloaca bevindt.

Spangenberg (1813) (11) meent evenals Blumenbach, dat de Bursa slechts bij de mannelijke dieren functioneert; hij vergelijkt haar verder, als vele zijner voorgangers, met de anaalklieren, die bij vele andere diersoorten voorkomen.

Geoffroy St. Hilaire (1822) (12) hield de Bursa Fabricii voor een »bourse copulatrice" en voor analoog aan den uterus en de zaadblaasjes.

Hij is de eerste, die van een Tunica muscularis der bursa spreekt. De follikels zijn volgens hem klieren, die een slijmachtig vocht afscheiden om de onderste deelen van de cloaca vochtig te houden.

Verder lezen wij: »Il faut qu'elle varie beaucoup et ne soit »pas d'une bien grande utilité.

»Elle est tapissée de plis longitudinaux comme l'intérieur de la »matrice de la plupart des mammifères. La position de ce bursa »supérieure en égard à celle de la vessie urinaire rappelle cette »même position de la matrice ou du canal éjaculateur chez les »mammifères. Ces bursae contiennent la liqueur séminale propre à »chaque sexe et ils se mettent en rapport avec le coït: c'est la »fonction et la place des vésicules séminales.

»Notre loi des connexions nous parte à adopter cette determi- »nation à l'égard du sexe mâle".

De eerste meer uitvoerige bespreking der Bursa Fabricii is te vinden in een verhandeling van **Barkow** (1829) (13) over de cloaca der vogels.

Deze laatste onderscheidt hij in drie afdeelingen, waarvan de onderste (buitenste) in haar achterwand de opening der bursa bevat. »Beim Hahn" zegt hij, »ist die Bursa ungefähr 3 Linien »weit hohl, erstreckt sich aber ausserdem noch 5 bis 6 Linien »weit nach vorn, aber als ein dunnhäutiger, nur aus verdichte- »tem Zellgewebe bestehender, undurchbohrter Körper". Evenzoo is het bij de kalkoen.

Bij een haan, wiens testikels den hoogsten graad van ontwikkeling hadden bereikt, vond Barkow de Bursa Fabricii geheel gesloten, zoodat het achterste einde, dat in de onderste afdeeling der cloaca moest uitmonden, hetzelfde vliezige uiterlijk vertoonde als het voorste gedeelte. Aan haar buitenste achterste grens gaat de gesloten bursa over in een bijna $1\frac{1}{2}$ mM. langen, aan zijn basis ongeveer $\frac{3}{4}$ mM. breeden »Zipfel", die naar de spits toe een weinig smaller wordt, in het midden zijner ondervlakte een lichte

groeve vertoont, vrij in de onderste afdeeling der cloaca uitsteekt, maar door de klep, die de beide onderste afdeelingen der cloaca scheidt, bedekt wordt.

Drie millimeter van haar achterste einde bezit de gesloten bursa in hare zelfstandigheid een compact lensvormig lichaam, dat op doorsnede uit bloedvaatstakjes schijnt te bestaan. Tot den zijwand van deze plaats kon hij een dikken tak vervolgen van de Arteria pudenda interna, die zich waarschijnlijk in genoemd lensvormig lichaam vertakt.

Hij beeldt deze lensvormige lichamen niet af en zegt dat de beschreven arterietak ook bij volwassen individuen, maar minder ontwikkeld, te zien is; in andere gevallen heeft hij dien tak ook nooit meer tot aan de bursa kunnen vervolgen.

Barkow wijst er op, dat de wand der Bursa Fabrici een klierachtigen bouw bezit, met name bij een vier weken ouden haan, wiens bursa 5 mM. lang en 3 mM. breed was.

De met plooien voorziene wand bevatte talrijke fijne openingen, als zoovele uitloozingsbuisjes van klieren.

Bij een oud mannetje van de Bonte kraai was de bursa Fabricii gesloten, samengevallen, vliezig en zonder holte, 6 mM. lang, naar voren spits eindigend; de grootste breedte bedroeg 2 mM.

Bij jonge, een paar maanden oude dieren is ze 1 cM. lang, heeft ongeveer den vorm van een menschelijken uterus, is aan haar vooreinde 9.5 mM., aan haar achtereinde 2 mM. breed.

De wanden zijn ruim 1 mM. dik; ze bestaan uit louter *acini*, die zoowel aan de binnen- als aan de buitenzijde te herkennen zijn.

Aan de binnenzijde ziet men talrijke uitstekende gedeelten der binnenste bekleedselen, die onderling grootere of kleinere zakjes vormen, waarin de klieren zich openen.

Bij een jonge kraai is de bursa een wijde, 11 mM. lange holte met klierachtige wanden.

Bij een oude mannetjesduif en twee oude wijfjes vond Barkow slechts een bijna onzichtbare rest der bursa.

Een jonge roerdomp heeft een wijde bursa, 7 mM. lang, met nauwe opening en klierachtige wanden.

Bij een oude wijfjesuil werd geen bursa meer aangetroffen en bij jonge buizerds een bursa van $10^1/_2$—12 mM. een ruime klierachtige holte en een nauwe opening.

Bij de tamme eend eindelijk vond Barkow de bursa 9 mM. lang, een nauwe opening, een holte die spoedig blind eindigt, zoodat een borstelhaar slechts $^1/_4$ mM. in haar indringen kon.

In het midden der bursa zou echter weder een afgesloten holte bestaan. De wand is zeer hard (bijna kraakbeenig). Het orgaan eindigt in een fijn spitsje, 'twelk Barkow voor een arterietakje houdt, daar hij het heeft kunnen opspuiten.

Deze verhandeling is vergezeld van eenige eenvoudige afbeeldingen.

Meckel (1829) (14) noemt de Bursa Fabricii in verband met de inktzakken van Sepia en gelooft, dat deze heterogene organen eenigszins vergelijkbaar zijn.

In hetzelfde jaar 1829 verscheen ook een verhandeling van vrij aanzienlijken omvang over de Bursa Fabricii van de hand van **Berthold** (15). Deze onderzoeker begint met een overzicht te geven van de in dien tijd voorhandene literatuur (de verhandeling van Barkow, die in hetzelfde jaar verschenen was, schijnt hij nog niet gekend te hebben). Daarop bestrijdt hij de meening, dat de Bursa Fabricii te vergelijken zou zijn met de anaalklieren van vele zoogdieren, op de volgende gronden:

1e. De ware anaalklieren scheiden altijd een sterk riekende stof uit, zoowel bij Mammalia als bij Reptiliën en Amphibiën. Bij de vogels echter wordt nooit het product der bursa sterk riekend aangetroffen: daarentegen is de bij vogels voorkomende staartklier (»Bürzeldrüse") beter met genoemde anaalklieren te vergelijken.

2e. De anaalklieren der zoogdieren en Amphibiën zijn altijd parig aanwezig; zoo ook de staartklier der vogels; de Bursa Fabricii daarentegen is steeds onparig.

Hieraan voegt Berthold de volgende niet zeer steek houdende bewering toe: »Die Bursa, wenn sie eine Drüse vorstellen soll, »ist eine von denen, die mit einem Ausführungsgange versehen »sind, und wäre demnach die einzige Drüse dieser Art, welche

»bei den Wirbelthieren unpaarig vorkommt, was schwer zu »glauben".

3e. De ware anaalklieren zijn altijd meer ontwikkeld bij de mannetjes en in verder gevorderden leeftijd. De Bursa is echter het grootst bij zeer jonge vogels.

In tegenstelling met Blumenbach en Spangenberg gelooft Berthold niet, dat er een sexueel onderscheid bij de Bursa bestaat.

4e. Als de Bursa een klier was, moest ze altijd een klierachtigen bouw bezitten en Berthold beroept zich op Schneider en Cuvier, die nooit iets dergelijks vonden.

Volgens Berthold's eigen onderzoekingen komt de Bursa Fabricii bij alle vogels voor, misschien de struisvogel uitgezonderd; mondt bij haar hoogste ontwikkeling steeds met een vrij ruime opening in de achterwand der Cloaca uit. Bij verschillende geslachten wisselt de vorm af; zoo is ze o. a. bij duiven en eenden zeer groot. Ze is niet door het peritoneum bekleed; haar wanden zijn niet overal even dik. De buitenste laag is een spierrok, waarvan de vezelen in hoofdzaak van den fundus naar de uitvoergang verloopen.

De binnenste laag is bloedrijk en voorzien van talrijke kleine klieren, bij oudere dieren bleek, knobbelig en droog. De bursae van ganzen en eenden zouden niet klierachtig gebouwd zijn, steeds werd een weinig reukeloos slijm, bij watervogels dikwijls een met urinezuur overeenkomende grauwe stof in de Bursa aangetroffen.

De arteriën der Bursa Fabricii ontspringen uit de middelste arteria sacralis en uit de aorta abdominalis, de venae loopen van de Bursa naar de nieren; de zenuwen ontspringen uit den n. sympathicus maximus en uit den plexus sacralis.

De opening der Bursa in de cloaca is vrij klein, voorzien van een klepvlies, dat echter niet zou verhinderen, dat de urine in de bursa dringt.

Berthold houdt dan ook de bursa voor de pisblaas der vogels, en wel 1e om hare ligging; 2e omdat hij meermalen urine in de bursa aantrof; 3e omdat het orgaan een spierrok heeft en de

klieren een ondergeschikten rol spelen; 4e omdat het orgaan bij het foetus een grooten rol speelt en later te gronde gaat, terwijl het met de allantois zou samenhangen.

Treviranus (1831) (16) houdt de Bursa Fabricii eveneens voor een pisblaas, hoewel hij noch een urethra, noch een verbinding met de ureteren vond. Hij zegt echter: »Ich sehe aber nicht was »der Fabricische Beutel, eine sackförmige Erweiterung am hinte»ren Ende des Mastdarms jener Thiere (Vögel), anders sein kann, »als eine Harnblase".

C. G. Carus (1834) brengt in zijne *vergleichende Zootomie* (17) niets nieuws over den vorm of bouw der Bursa Fabricii te berde. Hij beschouwt haar echter als een »antagonistisch" orgaan der allantois, aan de achterzijde der cloaca geplaatst, evenals de allantois aan de voorzijde; verder als een afscheidend orgaan, dat een gemetamorphoseerd respiratieorgaan zou zijn. Met dit laatste maakt hij zich tot voorlooper van A. Dohrn's hypothesen over den oorsprong van den anus, die, zooals bekend is, door genoemden onderzoeker voor een gemetamorphoseerde kieuwspleet wordt gehouden.

Wagner (1834—35) (18) meent, dat de Bursa Fabricii bij alle vogels, uitgezonderd den tweevingerigen struis, aanwezig is. Ze reikt tot diep in het bekken achter de cloaca, tusschen de ureteren, gewoonlijk bedekt met los celweefsel en vet. Ze mondt met een ruime opening onder de ureteren achter in de cloaca uit; ze wordt dan door een plooi gescheiden van dat gedeelte der cloaca, dat als pisblaas dienst doet.

Uitwendig vindt men aan de bursa een spierlaag, inwendig vele groeven, waarin kleine ronde slijmklieren uitmonden. Bij Anser, Columba, Caprimulgus, Falco, Nisus e. a. vond hij het orgaan zeer klein; flinker ontwikkeld bij Falco subbuteo, Strix, Podiceps, Mergus, Lanius, Ardea; lang en smal bij Fulica, Gallinula, Porphyrio enz., alle voorzien van talrijke, ongeveer 0.5 m.M. groote klieren.

De bij jonge dieren sterker dan bij oudere ontwikkelde klier vergelijkt Wagner met de anaalklieren der zoogdieren.

K. E. von Baer (1835) (19) beschouwt de Bursa Fabricii als een deel van de pisblaas der vogels, terwijl ze op zich zelf direct vergelijkbaar zou zijn met de pisblaas der visschen.

Huschke (1838) wiens verhandeling »De Bursae Fabricii origine" (20) ik niet heb kunnen raadplegen, was de eerste, die eenige gegevens omtrent de ontwikkeling der bursa bijeenverzamelde.

Volgens dezen schrijver verschijnt ze op den vijfden broeddag in de cloaca en wel uit den achterwand der cloaca en de Wolffsche gang gezamenlijk.

Op den tienden broeddag is zij zakvormig, aan hare binnenvlakte voorzien van 11 plooien, die straalsgewijs naar de opening in de cloaca verloopen.

Tot den twintigsten broeddag neemt ze in grootte toe. Verder meent Huschke, dat de bursa tot de Wolffsche lichamen in dezelfde verhouding staat, als de pisblaas der zoogdieren tot de nieren.

Hierom en omdat de uitvoergangen van het Wolffsche lichaam aan dezelfde plaats uitmonden als de bursa, houdt hij deze laatste voor een *primordiaalnier*.

Grant (1842) deelt in zijne »Umrisse der vergleichenden Anatomie" (21) niets nieuws omtrent den bouw der bursa Fabricii mede, doch komt met een nieuw homologon voor haar aan, nml. *Cowpersklier*, die zich bij de Mammalia tusschen en beneden de ureteren in de urethra opent, evenals de bursa bij de vogels tusschen en beneden de ureteren in de cloaca uitkomt.

Volgens **Mayer** (1842) (22) vormt gedurende de ontwikkeling van 't hoen de opening der bursa Fabricii in de cloaca een verticale spleet, die veel overeenkomst vertoont met het ostium uteri der Mammalia. Deze stand van zaken verdwijnt na het begin van het eierleggen, en wel in dier voege, dat de randen ineenschrompelen en niet meer een dergelijke spleet, maar een onregelmatige opening vormen.

Stannius (1846) beschrijft in zijn leerboek der vergelijkende Anatomie (23) eveneens een meer of min proëmineerende plooi, die de dikwijls zeer ruime opening der bursa in de cloaca bedekt.

Bij eenige vogels vond hij een uit talrijke opgehoopte follikels bestaande »Wulst", die zich van het ostium der bursa tot aan de anusopening toe uitstrekte.

Voor het overige beschrijft Stannius de Bursa Fabricii evenzoo als zijne voorgangers, en voegt er aan toe, dat hij de binnenvlakte niet zelden, sterk geplooid en bij jonge vogels doorboord vond door de openingen van talrijke secerneerende follikels.

In hetzelfde jaar 1846 verschenen ook **Cuvier's** *Leçons d'Anatomie comparée* (24) waarin deze beroemde natuuronderzoeker in Article IV de structuur beschreef van de Bursa Fabricii: dat orgaan waarvan nog steeds de functie onbekend was.

Hij vond haar als: »une bourse membraneuse et glanduleuse, »qui se trouve dans les oiseaux mâles et femelles, au dessus de »leur cloaque et qui s'ouvre à la paroi supérieure de ce sac, plus »en arrière que le rectum". Ze is voorzien van een zenuwtak uit den plexus cruralis en wordt gevoed door een arterie die uit de aorta abdominalis of uit de arteria sacralis media ontspringt.

Cuvier's beschrijving der Bursa Fabricii wijkt in zooverre van die van vroegere auteurs af, dat hij vindt, dat hare klierachtige wanden vele kleine holten bevat, die met kleine openingetjes in de gezamenlijke holte der bursa uitmonden. Soms openen zich deze holten in kleine zakjes, die in de holte der bursa proëmineeren en door fijne openingetjes hiermede communiceeren.

De functie van het orgaan is hem met dat al niet duidelijker geworden; nooit vond hij een secretum in de bursa; hij vergelijkt haar in de verte met de glandulae suprarenales en den thymus.

In een fraaie, door goede afbeeldingen opgehelderde verhandeling van **Martin St. Ange** (1857) »De l'appareil réproducteur des animaux vertébrés" (25) wordt ook de Bursa Fabricii nauwkeurig beschreven: allereerst bij de *duif*: hier doet zij zich bij beide geslachten gelijk voor; ze is zoo groot als een groote amandel, die van zijn bast ontdaan is; constant vindt men haar in het mediane vlak tusschen rectum en heiligbeen, zoodat ze, als de vogel rechtop staat, boven het rectum ligt.

Prepareert men het peritoneaal blad van den wand der bursa af, dan vertoont deze een gekorrelde oppervlakte; de korrels vullen den geheelen dikken wand der bursa op. De binnen-oppervlakte is doorboord door talrijke gaatjes van verschillende afmeting. Bij nader beschouwing blijkt, dat al deze korrels uitvoergangetjes hebben, waarvan sommigen afzonderlijk, andere in gemeenschap met 1—4 andere in de holte der bursa eindigen.

Het zijn dus klieren, die in een zeer resistent, vezelachtig weefsel zijn ingesloten en een eigen wand bezitten. Ieder uitvoergangetje is bekleed met een slijmvlies, dat overgaat in dat van de bursa, en bevat »une matière visqueuse de nature albuminoïde »ou cébacée, qui, chez les pigeons âgés, se convertit en une sub»stance que l'on peut faire arriver dans la cavité de la bourse »sous forme vermiculaire, en comprimant ses parois". Dit laatste wordt vergeleken bij het uitdrukken van opgehoopt sebum uit de follikels der aangezichtshuid. Bij een duif van twee jaren oud was de bursa zeer hard en rimpelig; in ieder kliertje en in de bursa zelve was opgehoopt »une substance plâtreuse ou cébacée d'une »consistance calculeuse, qui remplissait très-exactement ces cavi»tés". Bij nog oudere duiven was de opening der bursa geobliтereerd, de wand dun en gerimpeld, het geheele orgaan tot de helft der oorspronkelijke grootte gereduceerd.

Daarbij gaat Martin St. Ange de ontwikkeling van het orgaan na; bij het jonge hoenderkuiken, dat nog niet uit het ei gekropen is, is de Bursa Fabricii in verhouding tot de andere organen veel meer ontwikkeld dan bij de volwassen kip.

De holte is grooter, de wand dunner, klieren zijn nauwelijks waarneembaar: deze nemen echter sterk toe en verdikken de wanden der bursa, waardoor hare centrale holte sterk afneemt.

Na de zesde maand bij de duif en na de achtste maand bij het hoen begint de bursa hare functioneele werkzaamheid te verliezen, 't geen afgeleid wordt uit het feit, dat het secretum, dat uit de follikels gedrukt kan worden, niet meer »albuminoide" maar kaasachtig zich voordoet.

Nu volgt de conclusie waartoe Martin St. Ange met het oog op

de beteekenis van het orgaan gekomen is: na zorgvuldig de meeningen van vroegere schrijvers gewikt en gewogen te hebben, meent hij om verschillende redenen de Bursa Fabricii, die dan toch een rijkelijk secereerende klier is, met de *glandula prostata* der zoogdieren te mogen vergelijken.

Ahlwik (26) gaf in 1855 een uitvoerige beschouwing over de Bursa Fabricii in 't licht.

Hierin ziet hij de bursa voor een excretieorgaan aan, dat zijn functie slechts behoudt tot aan het intreden der geslachtsrijpheid. Hij geeft een nauwkeurige beschrijving der bursa bij het hoen, van hare ligging, hare grootte en haar excretum, dat steeds in de cloaca zou afvloeien, en een kleur-, reuk-, en smakelooze vloeistof van neutrale reactie zou zijn, waarin »Elementärkörnchen", vrije kernen en cellen gesuspendeerd zijn: deze cellen zijn waarschijnlijk epitheelcellen, die uit de buisvormige klieren uitgestooten zijn.

In de vierde maand na de geboorte van het kuiken is de bursa eivormig, $1\frac{3}{4}$—3cM. lang, heeft een diameter van $1\frac{1}{4}$—$1\frac{3}{4}$ cM. en een uitvoergang van 3 mM. lengte en 2 mM. breedte. Na het einde der ontwikkeling sluit zich de opening der Bursa, de door de buisvormige klieren gesecerneerde vloeistof hoopt zich op en doet door haar drukking den wand der bursa atrophieeren. De aldus verweekende deelen worden geresorbeerd en er blijft een hard geelachtig lichaampje over.

Ten slotte gelooft Ahlwik in de bursa een *zweetklier* te mogen zien en slaat voor, haar *glandula ani* te noemen.

Leijdig was de eerste, die (in 1857) de Bursa Fabricii goed histologisch onderzocht. In zijne Lehrbuch der Histologie (27) zegt hij het volgende over dit orgaan: »Het verdient vermelding, dat het slijmvlies der Bursa Fabricii der vogels uitsluitend een groote menigte Peyersche follikels bevat; ik onderzocht deze bij Cinclus aquaticus, de patrijs, den steenuil, en de eend."

Het bindweefsel van de mucosa omsluit louter ronde *gesloten follikels*, die dicht naast en op elkander liggen en bij de eend door een bijzondere locale ontwikkeling in de bursa twee of meer

voor het bloote oog zichtbare overlangsche plooien doen ontstaan. De follikels hebben een verschillende grootte: haar inhoud is kleincellig, wordt troebel door inwerking van azijnzuur en is duidelijk van bloedvaten voorzien.

De oppervlakte der mucosa is bedekt met een laagsgewijs cylinderepithelium. Leijdig verwerpt verder de meening van R. Wagner en anderen, die slijmklieren met kleine poriën in de bursa meenden te vinden en houdt de bursa voor een *lymphoïd orgaan*.

Milne-Edwards (1869) (28), die ook een enkel woord aan de Bursa Fabricii wijdt, houdt eveneens de follikels van dit orgaan voor analoog aan Peijer's follikels.

De geschiedenis der Bursa Fabricii treedt een nieuwe phase in met de nu volgende verhandelingen van **Bornhaupt** en **Gallén**, welke beide op instigatie en onder leiding van **Stieda** (toen nog in Dorpat) een onderzoek instelden naar den bouw en de ontwikkeling van dit orgaan.

Vóór de verdere onderzoekingen echter ter sprake komen moet nog vermeld worden, dat de Bursa Fabricii kortelijk wordt genoemd in tal van hand- en leerboeken waarin slechts de meeningen van anderen worden gereproduceerd: en wel in de werken van **Voigt** (1853) (29), **Gurlt** (1849) (30), **C. Vogt** (1851) (31), **Bergmann** en **Leuckart** (1852) (32), **Van der Hoeven** (1856) (33), **Rodsewitsch** (1854) (34), **Kolb** (1854) (35), **Leisering** (1861) (36), **Thorell** (1861) (37), **Troschel** (1864) (38), **Von Oefele** (1865) (39), **Owen** (1866) (40), **Harting** (1867) (41) en misschien nog anderen.

Bornhaupt (1567) (42) was de eerste, die door een degelijk *embryologisch* onderzoek de ware natuur der Bursa Fabricii hoopte te ontdekken; en daarmede was een grooten stap in goede richting gedaan gedaan. De ontwikkeling van het urogenitaalstelsel was hem hoofdzaak doch telkens kwam hij daarbij ook op de Bursa Fabricii.

Na de embryologische onderzoekingen van von Baer en Huschke behandeld te hebben wijst hij op de aanwezigheid van tal van

hypothesen omtrent de beteekenis van de bursa en wil nu trachten langs embryologischen weg achter de waarheid te komen. Hij toont aan, dat Huschke uit geheel onjuiste waarnemingen besloot tot de analogie van bursa en pisblaas, reden waarom hij deze analogie dan ook geheel en al verwerpt.

In zijne, zooals later blijken zal, vrij nauwkeurige beschrijving van de ontwikkeling der cloaca komt o. a. het volgende voor: »Die Epithelialauskleidung der an der Bauchseite gelegenen Cloa»kenwand wuchert immer mehr dem Hornblatte entgegen. Unmit»telbar hinter der vorderen Cloakengrenze verschmelzen beide »Blätter mit einander. Diese Verschmelzung ist *durchaus nicht*, »wie man meinen könnte, die Afteranlage. Indem in solcher Weise »die untere Wand der vorderen Cloakenhälfte sich dem Hornblatte »der Bauchhaut nähert, wird die Höhle der Cloake immer höher »und schmäler, so dass am 5^en^ Tage die Cloake eigentlich nur »zwei seitliche Wandungen besitzt die oben und unten in spitzen »Winkeln auf einander stossen. Da aber das blinde Ende der Clo»ake die Schwanzkrümmung mitgemacht hat, so bildet er am »4^en^ Tage den tiefsten Punkt der Cloake während die hintere Wand derselben einen der Schwanzkrümmung parallelen Bogen beschreibt."

Bornhaupt beschrijft nu zeer uitvoerig de verdere ontwikkeling der cloaca en het optreden van een instulping van het hoornblad van den buikwand, tot hij bij een stadium komt, (Taf. III Fig. 13), waarin zich achter aan de cloaca een mediane lamel bevindt, bestaande uit een weefsel, dat van den wand van het blinde einde der cloaca afkomstig is en talrijke lacunen bevat. Dit laatste is de aanleg der Bursa Fabricii, die nu ontstaat door dat er in dit weefsel een steeds grooter wordende holte optreedt, die eindelijk op den 9^den^ en 10^den^ dag zich in verbinding stelt met de hoornbladinstulping, welke laatste weder door het steeds toenemen der omgevende massa, veel dieper wordt. Zoo staat de bursa reeds in open communicatie met de buitenwereld, lang voordat de anus doorbreekt, hetgeen eerst op den 15^den^ dag geschiedt. Ontstaat dus de Bursa Fabricii niet als een uitbochting

van den achterwand der cloaca, zooals Huschke meende, zoo is haar weefsel toch, volgens Bornhaupt, afkomstig van het epitheel van den postanaaldarm.

De verdere ontwikkeling der bursa is zeer eenvoudig: naarmate ze grooter wordt, stijgt ze in de bekkenholte meer en meer op; ze wordt eivormig, op den elfden broeddag vormen zich de eerste overlangsche plooien: in deze plooivorming is het buitenste omhulsel der bursa mede begrepen.

Op den vijftienden dag verdikt zich het epitheel hier en daar tot kleine, in de holte der bursa proëmineerende »Knötchen", die zich van het epitheel zoodanig afsnoeren, dat ze in het stroma der plooien ingebed zijn en slechts aan één pool met het epitheel blijven samenhangen.

Later woekeren ze in zoo sterken getale, dat het stroma bijna geheel wordt verdrongen.

Daar hij dit ook bij jonge kippen vond, besluit Bornhaupt, dat deze organen als buisvormige klieren zijn op te vatten en niet als lymphoïde of Peyer's follikels, zooals **Leydig** en na hem ook anderen beweerden.

Deze werkelijk zeer nauwkeurige en juiste beschrijving van de ontwikkeling van cloaca en Bursa Fabricii wordt, voorzooverre deze laatste aangaat, vrijwel gecompleteerd door de verhandeling van **Gallén** (1871) (43) [1]), die den bouw der volwassen bursa histologisch bestudeerde.

Deze onderzoeker geeft eerst eene macroscopische beschrijving van de bursa, die vrijwel overeenkomt met 't geen vroegere onderzoekers, met name Ahlwik, reeds bekend gemaakt hadden: dan volgt een zeer uitvoerig historisch overzicht waaruit ik veel belangrijks heb kunnen putten; eindelijk het microscopisch onderzoek, waarin hij tot de volgende resultaten komt: Het omhulsel der Bursa Fabricii vertoont een vezelachtigen bouw; men kan er twee lagen aan onderscheiden: de vezelen der buitenste loopen

1) Professor L. Stieda in Königsberg had de welwillendheid, mij deze verhandeling af te staan en mijn aandacht te vestigen op de jongste verhandeling van Retterer.

transversaal, die der binnenste laag in schuinsche en longitudinale richting. De dikte der geheele omhullende membraan is 0.585—0.801 mM.

De buitenste laag is 0.385, de binnenste 0.200—0.262 mM. Beide bestaan uit fibrillair bindweefsel, met hier en daar zoogenaamde bindweefsellichaampjes. Na maceratie werden ook enkele gladde spiervezelen aangetroffen: een bepaalde »Anordnung" dezer spiervezelen kon niet geconstateerd worden. Deze buitenste membraan geeft primaire en secundaire uitloopers af in de plooien, die zich aan de binnenzijde der bursa verheffen. De follikels liggen in rijen langs de randen der plooien, tenzij ze ook in den wand van 't orgaan zelve liggen, zooals het geval is bij de eend.

De vorm der follikels wisselt af van kogelrond tot lang gestrekt ellipsoïd. Ze bestaan uit: 1e een buitenste fibrillaire bindweefsellaag, die de voortzetting is van de *tunica fibrosa* der bursa; 2e een middelste laag van *adenoïd weefsel*; 3e een daarin begrepen centrale *epitheelmassa*.

De middelste laag van adenoïd weefsel is 0.070 mM. dik. De elementen van deze laag zijn ronde lymphoïde cellen, die in de mazen van een reticulair bindweefsel gelegen zijn.

Daar, waar deze laag de binnenwand der bursa bereikt, slaat zich een voortzetting der buitenste bindweefsellaag naar binnen om en bekleedt zoo de geheele binnenvlakte der adenoïde laag, of anders gezegd: een laagje bindweefsel scheidt de adenoïde laag van de centrale epitheelmassa.

Het binnenste gedeelte der follikels, het *epithelium*, bestaat uit een massa dicht opééngepakte cellen, die in onafgebroken continuiteit staat met de binnenste bekleeding der bursa.

Deze laatste bestaat uit laagsgewijs gebouwd epitheel: de cellen der bovenste laag zijn cylinder- of beter gezegd kegelvormig, de diepere twee of drie cellenlagen bestaan uit kleine ronde cellen.

In de follikel vormen de aan de adenoïde laag grenzende cellen een zoogenaamd »Plattenepithelium", dat langzamerhand in de diepste lagen van de centrale massa overgaat.

Bij Scolopax rusticola L. is volgens Gallén de holte der bursa met een plavei-epitheel bekleed. De geringe inhoud der holte bestaat uit een slijmige vloeistof, waarin kleine, uit de follikels afkomstige cellen gesuspendeerd zijn.

De bursa is rijkelijk met bloedvaten voorzien. De van de Arteria pudenda interna stammende arterietakjes dringen tot in de follikels door, waar ze een capillair net vormen in de adenoïde laag. Ten slotte meent Gallén aan deze follikels geen excretorische functie te mogen toekennen.

In 1875 verscheen in de »Atti della Societá Italiana di Scienze naturali" een uitgebreide verhandeling van 36 pagina's van de hand van

Vinzenzo Alesi, getiteld »Sulla Borsa di Fabricio negli Uccelli" (44). Ze bestaat uit 5 Hoofdstukken en wel: 1. *Parte storica.* 2. *Descrizione della Borsa.* 3. *Struttura.* 4. *Processo di Atrofia* en 5. *Considerazioni.*

Het historisch overzicht is vrij onvolledig: het ergst is, dat Alesi blijkbaar niet bekend was met het bestaan der verhandelingen van Bornhaupt en Gallén; zoodat hij veel voor nieuwe resultaten uitgeeft, wat reeds vóór hem beschreven was.

Het onderzoek ging over bursae van *Gallus domesticus*, *Meleagris gallopavo*, *Anser cinereus*, *Anas boschas*, *Columba livia*, *Columba turtur*, *Monedula turrium*, *Turdus merula*, *Coturnix dactylisonans* en *Rhea Americana.*

Uit de beschrijving der bursa, die in hoofdzaak neerkomt op hetgeen Gallén en anderen reeds daarvan bekend maakten, dient hier het volgende vermeld te worden.

Talrijke overlangsche plooien treden op aan de binnenzijde, die volgens Alesi niet doorboord is door kleine kanaaltjes; de wand is zeer resistent en uitrekbaar; twee bindweefselstrengen loopen van de bovenwand der cloaca als twee banden naar de bursa en versmelten daarmede even boven haar uitvoergang.

Ook vindt men hier een nauwkeurige beschrijving van de spieren, die de cloaca omgeven en mede samenstellen. De bursa wordt gevoed door takken der Arteriae epigastricae, die in den

achterwand indringen. Het bloed verlaat de bursa weder aan den fundus van dit orgaan en stroomt naar de venae epigastricae terug. Daarop gaat Alesi den vorm der bursa ook bij andere vogels na. Bij de kalkoen is ze evenzoo gebouwd als bij het hoen, slechts zijn de afmetingen naar evenredigheid grooter. Bij de gans en de eend is ze langer, heeft een dunnen wand, met minder hooge overlangsche plooien; de binnenzijde der bursa doet zich korrelig voor en wordt door Alesi vergeleken met een »selciato di ciottoli" (plavei van keisteentjes!). De bursa der duif is regelmatig peervormig en heeft een groote consistentie, een korreligen wand van 8 mM. dikte, waardoor de centrale holte der bursa zeer gering wordt.

Bij Monedula is de peervormige bursa van boven naar onderen (achteren naar voren) een weinig plat gedrukt. De 2 mM. dikke wand vertoont korrels, doch geen verhevenheden. Hier en daar vertoonen zich kleine gaatjes aan de binnenoppervlakte, die echter niet met de korrels in verband staan, doch steeds zich daar tusschen in bevinden.

De bursa van tortelduif, merel en kwartel bieden weinig verschil aan; de eerste twee hebben dikke wanden zonder verhevenheden aan de binnenzijde; de laatste had dunne wanden en kleine longitudinale plooien.

De Bursa Fabricii van den Amerikaanschen struisvogel is zeer groot, 6 cM. lang bij 3.5 cM. breed, ovaal, voorzien van een dunnen elastieken wand, die zich ook reeds aan de buitenzijde onregelmatig geplooid voordoet. Een enkel ligament loopt van den achterwand der cloaca naar de bursa. De binnenvlakte is onregelmatig, ten gevolge van meer of minder diepe indeukingen, die zonder regelmaat in alle richtingen verloopen, onderling zich kruisen of samen versmelten »per modo che ritrae assai bene »l'aspetto di una spugna ordinaria del commercio. Nè questo è »tutto": de geheele inwendige oppervlakte is dicht bezet met kleine geïsoleerde, aan steeltjes vastzittende acini »che nello in»sieme ne risulta un aspetto bellissimo e mirabile, per guisa che »sembra di avere sotto gli occhi l'ovario di un ciprino"!

Het derde hoofdstuk, de beschrijving der microscopische structuur van de Bursa Fabricii, bevat veel, dat ons uit onderzoekingen van vroegere auteurs reeds bekend is; het volgende moet hier echter vermelding vinden:

De tweede laag van het algemeene omhulsel der bursa houdt Alesi voor een elastische membraan. Gladde spiervezelen trof hij er nooit in aan.

De follikels zijn volgens Alesi aan alle zijden door bindweefsels ingesloten en bestaan uit een groot aantal opééngepakte kleine cellen, die in de mazen van een zeer fijn adenoïd weefsel liggen.

Het epitheel, dat de bursa inwendig bekleed, is niet laagsgewijs gebouwd, maar is een cylinder epithelium.

De in de bursa tredende arteriën geven takken af in iedere plooi der mucosa, die zich weder vertakken in talrijke bloedvaatjes, die nog lang in hetzelfde vlak blijven loopen.

Alesi vergelijkt de follikels der bursa Fabricii met die der lymphklieren en gelooft deze beide als identische organen te mogen beschouwen.

Bij de overige door hem onderzochte species vond Alesi weinig belangrijke afwijkingen. Aan de follikels der tortelduif constateerde hij »che presantano ad evidenza uno strato corticale piu »compatto, ed una sostanza centrale piu chiara, separati da un »limite ancor piu preciso, che nelle glandole linfatiche".

Het microscopisch onderzoek der bursa van Rhea Americana bood meer afwijkingen aan. Hier toch liggen de follikels niet onder de oppervlakte der mucosa, maar zitten trosvormig op steeltjes bijeen.

Een laag van elastische vezelen bevindt zich onder het epithelium en zendt uitloopers in de follikels, die overigens volgens Alesi denzelfden bouw bezitten als die van andere vogels.

Hoofdstuk IV is gewijd aan de atrophie der bursa Fabricii. Dit proces begint, naar Alesi verzekert, met het naar binnen groeien van het epitheel der mucosa, waardoor talrijke instulpingen en vertakte kanalen in de mucosa ontstaan.

Daarmede gaan ook veranderingen in de follikels gepaard;

hierin namelijk ontstaan holten, die met een amorphe detritus gevuld zijn; tegelijkertijd verspreiden zich de lymphoïde cellen, uit de follikels in het omgevende bindweefsel, dat op zijn beurt gaat woekeren en sterk in omvang toeneemt. De follikels worden nu al kleiner en kleiner, verdwijnen eindelijk geheel en al en nu blijft er een ophooping van bindweefsel over vol lymphoïde cellen en in alle richtingen doorboord door de buisvormige instulpingen van het epitheel. De atrophie van het geheele orgaan houdt gelijken tred met deze veranderingen zijner elementen, zoodat in dit laatste stadium de bursa bijna geheel met de abdominaal-aponeurose is versmolten.

In 1877 verscheen al weder een artikel over de Bursa Fabricii, ditmaal van een Engelschman:

Forbes (45). Deze schrijver zegt het onderzoek naar den bouw der bursa begonnen te zijn met het oog op den afwijkenden vorm, dien hij bij de struisachtige vogels aantrof.

Hij behandelt uitvoerig den bouw der cloaca bij de vogels en beschrijft daarop in grove trekken den macroscopischen bouw der bursa bij niet minder dan 90 species.

De hoofdzaak zijner resultaten laat ik hier volgen:

Passeres: de bursa is gewoonlijk smal, peervormig, voorzien van een kleine opening in de cloaca en van een klierachtigen wand zonder plooien. Ze verdwijnt geheel bij volwassen individuen.

Ramphastidae: de bursa verdwijnt ook hier geheel bij oudere vogels en laat alleen een kleine indeuking van den achterwand der cloaca over.

Cuculidae: de hals der bursa is bijzonder lang en dun, het lichaam knodsvormig; de bursa verdwijnt geheel bij volwassen dieren.

Dacelo, *Merops*, *Momotus* hebben een zeer groote zakvormige bursa.

Bij *Papagaaien* is ze ook zakvormig en heeft slechts een kleine opening.

Platycercus icterotis: bij een zeer oud individu was de bursa nog aanwezig, doch de opening was bijna verdwenen.

Stringops; hier werd *geen* bursa aangetroffen.

Accipitres; de bursa is een vrij groote peervormig zak en wordt zeer klein bij volwassen vogels.

Steganopodes, (Phalacrocorax, Sula bassana): hier vond Forbes een lange zak van $1^1/_2$—2 inches met een kleine opening, een zeer dikken rand, zeven rijen van breede, onregelmatige, »cryptlike" porien, gescheiden door weeke plooien, die verstrijken naarmate ze de uitvoergang naderen. Ziet men in den fundus der bursa in, dan vertoont deze een structuur, die aan een honiggraat doet denken.

Plotus anhinga: de opening der bursa is zeer ruim. Ze wordt slechts een weinig toegetrokken door een kleine slijmvliesplooi: het geheel gelijkt veel op de cloaca en bursa van *Struthio camelus.*

Herodiones: de bursa is groot, zakvormig, heeft een kleine opening, inwendig geen plooien of groeven maar groote zakvormige poriën. Het schijnt dat ze bij volwassen vogels geheel verdwijnt.

Chauna: de bursa is klierachtig, peervormig, 1 inche lang en voorzien van een tamelijk wijde opening.

Bij *Cygnus olor* is ze een groote, conische zak, $1^1/_2$ inche lang en met een groote opening in de cloaca uitmondend.

Bij zeer oude exemplaren van *Fuligula rufina* en *Tadorna rutila* was de bursa geheel verdwenen.

Pterocles, Gonza en *Phaps*, vertoonden slechts een klein blindzakje aan den achterwand der cloaca.

Gallinae: de bursa is tubulair of pyriform, voorzien van talrijke plooien, die in hoogen mate zijn bezet met klieren, welke niet in de poriën zich openen (Alesi). Ze verdwijnt bij volwassen vogels.

Bij de *kalkoen* is ze 2 inches lang.

Serpentarius: hier vindt men een grooten, eenigszins buisvormigen zak, met een nauwe opening; zoo ook bij *Otis* en *Grus.*

Porphyrio: de bursa is lang, smal, cylindrisch; de centrale holte verdwijnt bij 't begin der atrophie; evenzoo is de toestand in Oedicnemus.

Bij *Attagis* is de bursa peervormig, bij *Larus* is ze een kleine zak.

Uria troïle: de bursa is groot, zakvormig, haar wand dik en klierachtig, de centrale holte klein, plooien zijn niet aanwezig.

Bij *Alca torda*, was de bursa bijna geheel verdwenen.

Eindelijk onderzocht Forbes zeer nauwkeurig de struisachtige vogels en wel *Casuarius uniappendiculatus. Casuarius pecticollis. Struthio camelus* en *Rhea americana.* Hier is de bursa vrij groot, doch zoo gewijzigd, dat niet de bursa in de cloaca, maar de cloaca in de bursa uitmondt.

Forbes deelt verder zonder nader onderzoek de meening van Alesi, dat de follikels der bursa van lympathischen aard zijn. Hij resumeert als volgt:

1°. De bursa Fabricii komt bij beide sexen en waarschijnlijk bij alle vogelspecies voor.

2°. Ze is het meest ontwikkeld bij jonge vogels, atrophieert en verdwijnt meer of min bij volwassen individuen; de periode van begin en einde van dit proces verschilt bij de verschilllende species belangrijk. Bij sommigen persisteert ze waarschijnlijk levenslang, hoewel dan functioneel onwerkzaam.

3°. Bij de meeste vogels is ze een tamelijk groote of een kleine zak, die door een nauwe opening in den dorsalen wand van de »lowest chamber" der cloaca uitmondt.

4°. Bij de struisachtige vogels (*Apteryx* is twijfelachtig) opent daarentegen de cloaca in de bursa »by a posterior aperture, owing »to the fact that the bursa is not constricted off at the neck; »but is commensurate in extent with the third or outer chamber »of the cloaca, the two being united into one (only in young birds).

5°. De bursa is een klierachtig orgaan, lymphatische follikels zijn hare essentieele bestanddeelen; een juist homologon is bij andere vertebraten niet te vinden.

Stieda (46) brak in 1880 een lans voor de indertijd door Bornhaupt en Gallén verdedigde meening, dat de follikels der Bursa Fabricii van epithelialen oorsprong zijn en dus niets gemeen hebben met lymphoide organen, tegenover Alesi en Forbes, die onbekend met de werken dier onderzoekers de follikels der bursa vergeleken met die van lymphklieren.

Stieda grondt zich hier allereerst op den bouw der follikels, en beschrijft deze ongeveer evenzoo als Gallén in 1871 deed. Hier moge het volgende nader vermeld worden: De centrale massa der follikels ziet men in gunstig uitgevallen doorsneden direct samenhangen met het epitheel. (Later blijkt, dat hij dit nog een enkele maal vond bij een kuiken van twee maanden oud: hij weet niet aan te geven wanneer alle follikels zich afgesnoerd hebben van het epitheel.)

De »Grenzmembran" der centrale massa, die soms zich als een dikwijls gebroken lijn voordoet, vertoont meestal slechts één lijn: daar, waar men twee lijnen naast elkander ziet, worden ze gevormd door een overlangsch doorgesneden capillairvat.

De bloedvaten vertakken zich in de adenoïde laag *en dringen nooit in de centrale massa in*, 't geen volgens Stieda zeer pleit voor de epitheliale natuur dier centrale massa.

De ontwikkeling der follikels, die door Bornhaupt reeds kortelijk beschreven was, stelt de epitheliale afkomst der centrale follikelmassa geheel buiten twijfel. Stieda beeldt drie stadien uit de ontwikkeling der follikels af: de eerste figuur is vervaardigd naar een doorsnede door een bursa waarin de primaire en secundaire plooien der mucosa, de omhullende membraan, het bindweefselachtige stroma en het langsgewijs gebouwde epithelium reeds duideelijk te herkennen zijn. In het epitheel, dat ongeveer 0.015 mM. dik is, vindt men hier en daar verdikte plaatsen van ongeveer 0.050 mM.; het zijn kleine celwoekeringen waaraan verder niets bijzonders valt op te merken. Stieda noemt ze »Follikelkeime".

De tweede figuur is een verder ontwikkeld stadium uit een embryo van ± 50 mM. De verdikte plaats van het epitheel is grooter geworden; ze grenst zich eenigermate af tegen het epitheel en het bindweefsel. Aan de onderzijde (fundus) der follikelkiem differentieert zich een kleine hoeveelheid bindweefsel, dat zich ook eenigzins van het overige bindweefsel onderscheidt. Naast deze grootere follikel-kiemen vindt men talrijke anderen, die nog in het eerst beschreven ontwikkelingsstadium verkeeren.

De vergrooting der epitheelverdikkingen neemt nu sterk toe: de

wordende follikel dringt meer en meer in de diepte der mucosa en het gedifferentieerde bindweefsel wordt tot de adenoïde laag der volwassen follikel. *Reeds zeer vroeg snoeren zich de follikels geheel van de onderzijde van het epitheel, waaruit zij ontstaan, af.* Daar waar Stieda dit beschrijft, voegt hij er aan toe: »Ob in »diesen Fällen durch den umgünstig gefallenen Schnitt nicht die »Verbindung zwischen Epithel und Follikel getroffen ist, oder »ob wirklich eine vollständige Abschnürung oder Trennung des »einmal angelegten Follikelkeims stattfinde, darüber bin ich nicht »zu einer endgültigen Entscheidung gekommen. Ich muss beken»nen, dass ich eigentlich mehr zu letzterer Ansicht hinneige, »*weil ich — wie gesagt — bei älteren Embryonen oder bei eben aus»geschülpften Hühnchen so äuszerst selten noch den bestehenden Zu»sammenhang zwischen dem Epithel der Schleimhaut und dem Fol»likelinhalt konstatiren kann*".

Hij besluit met als zeker te constateeren, dat de follikels in de mucosa der Bursa Fabricii van het epitheel van den achtersten darmwand afkomstig zijn, dus *epitheliale* en niet *lymphoïde* organen zijn. Hij meent eindelijk de bursa in de verte met den Thymus te mogen vergelijken.

Een zeer fraaie verhandeling van **Gasser** (49), waarin de allervroegste ontwikkeling der Bursa Fabricii en der cloacá zeer nauwkeurig wordt beschreven, verscheen eveneens in 1880. Daarin wordt, in aansluiting met zijne vroegere verhandelingen over de cloaca (47) en de primitiefstreep (48) der vogels, het ontstaan der cloaca en der daarmede onafscheidelijk verbonden Bursa Fabricii op een zeer nauwgezette en juiste wijze beschreven.

Achter de primitiefstreep treedt een instulping op van het ectoderm, die zich al vroeg met het entoderm in verbinding stelt. Volgens Gasser hangen op de versmeltingsplaats de drie kiembladen nog te zamen; hij beschouwt dit weefsel dan ook als nog behoorend bij de primitiefstreep. Doordat het embryo zich ook aan haar achtereinde afsnoert, komt de bedoelde verbindingplaats onder het embryo te liggen en vormt voor een deel den bodem der cloaca. Hij beeldt nu allereerst af (49. Fig. 1) een doorsnede

uit een embryo ven vier dagen: de versmeltingsplaats vormt de zoogenaamde »Cloakenhöcker"; naar achteren gaat ze langzamerhand over in het epitheel der cloaca, in het mesoderm van het staarteinde en in het ectoderm. Naar voren en aan beide zijden is ze scherp van de omgeving afgescheiden. Ze doet zich voor als een »*Epithelbrücke*" tusschen entoderm en ectoderm. Een kort overzicht der verdere ontwikkeling laat ik hier met Gasser's eigen woorden volgen:

»In der oben erwähnten schmalen, einer Epithelverschmelzung »gleichsehenden Leiste, dem früheren Cloakenhöcker, treten vom »Ende des 4° bis zum anfang des 5° Tages ab Lücken auf, die »in den folgenden Tagen an Zahl bedeutend zunehmen. In Folge »der sich ändernden Krümmung des hinteren Körperendes und »der Umbildung des Darmendes vertauscht genannte Leiste all»mählich ihre horizontale Stellung mit der senkrechten; die Dimen»sionen nehmen in einer mit dem Gesammtwachsthum in Ein»klang stehenden Weise an der Leiste zu. Gegen diese Stelle sinkt »die Körperoberfläche in Folge der Erhebung von Wülsten ein, »sodass in den späteren Tagen (17 Tag. u. s. w.) die jetzt senkrecht »stehende Leiste wesentlich zwischen einer Ectodermeinstülpung »und der Cloake sich befindet (zum kleinsten Theile über der »Einstülpung liegt).

»Man mus sich das vollständig gewordene Lückenwerk vorstel»len als ein in mitten einer epithelartigen Brücke ausgespannte »äusserst dünne, spinnengewebähnliche Lamelle.

»Unter weiterem Schwund (stärkerer Lückenbildung) der inmit»ten der Leiste gelegenen Elemente und immer deutlicherer Um»wandlung der äusseren Theile derselben zu Epithel findet dann »eine Verbindung von Cloake und Ectodermeinstülpung statt, die »anfangs noch nicht eine offene Communication herbei führt; es »kleben vielmehr die Epithelzellen noch an einander; starke Fal»ten an der Durchbruchstelle verdunkeln in dieser zeit das Bild »etwas: erst mit dem weiteren Wachsthum des Embryo ordnen »sich dieselben regelmässiger und übersichtlicher und lassen schliess»lich die offene Verbindung zwischen Darm und Körperoberflache

»stattfinden. Jene Ectodermeinsenkung, Cloakeneinstulping, bildet »beim Vogel den gemeinsamen Ausführungsgang für Bursa Fa»brici und Cloake. Der Körper der Bursa Fabricii wächst von »jener Einstülpung nach aufwärts, zum Theil ebenfalls auf Kos»ten oder mit Beihülfe jener Lückenbildung".

Hetgeen verder over de Bursa Fabricii gezegd wordt, komt hierop neder: Het onderste deel der ectoderminstulping hebben Bursa Fabricii en darmkanaal gemeen: ze groeit als eigenlijke bursa hooger in het »aufgelockerte" weefsel: men kan dus nu (7de dag) van den eersten aanleg der Bursa spreken.

Verder: bij een embryo van 12 dagen. De van de lichaamsoppervlakte komende instulping heeft zich naar boven aanmerkelijk uitgebreid en zich tot aanleg der Bursa Fabricii ontwikkelt: men kan nu het eigenlijke lichaam der bursa onderscheiden van de ectoderminstulping als toegang tot de bursa, eerst voor deze alleen, na doorbraak van de cloaca voor bursa en darm gezamenlijk.

Deze verhandeling gaat vergezeld van uitstekende afbeeldingen der verschillende ontwikkelingsstadiën.

Het jongste artikel over de Bursa Fabricii verscheen in 1885 van de hand van **Retterer** (50).

Het bevat eerst een lange bespreking van de cloaca der vogels en behandelt dan de Bursa Fabricii in de volgende hoofdstukken:

1. Texture de la bourse de Fabricius sur les jeunes oiseaux.

2. Développement des follicules clos dans la bourse de Fabricius.

3. Causes déterminantes de la disparition des follicules clos et de la bourse de Fabricius.

4. Homologie de la bourse de Fabricius.

Een overzicht van de resultaten, waartoe Retterer bij zijn onderzoek kwam, laat ik hier volgen.

1. De macroscopische bouw van de bursa der vogels wijkt, zooals die door hem beschreven wordt, weinig af van hetgeen wij daarvan door vroegere onderzoekers reeds weten.

De bursa van Uria troïle, die Retterer als uitgangspunt zijner

beschouwingen neemt, is 2 cM. lang; de transversale en dorsoventrale afmeting is slechts 1.5 cM.

Bij een haan van 49 dagen en een hen van 5 of 6 maanden was ze 2.5 cM. lang, 2 cM. breed, 1.5 cM. dik; de hen had nog niet gelegd.

Bij een duif van 3 à 4 maanden is ze 1.4 cM. lang en 0.8 cM. breed.

De wand der bursa bestaat uit drie lagen, te weten: een *tunica serosa*, een *muscularis* en een *mucosa*.

De *tunica serosa* is bij Uria troïle 0.016—0.025 mM. dik en bekleedt de geheele muscularis. Ze bestaat uit vezelen, die zich tot bundels vereenigen van 0.004—0.006 mM. diameter.

De bindweefsellichaampjes zijn zeer talrijk, de ovale of ronde kernen zijn 0.004—0.006 mM. lang. Daarbij voegen zich eenige weinige fijne, spiraalswijs gewondene elastische vezelen.

Ze komt ook bij het hoen en de duif voor.

De *tunica muscularis*, wier bestaan o. a. door Alesi en Stieda ontkend wordt, is bij de duif en het hoen zeer dun. De vezelcellen zijn 0.030—0.040 mM. lang, de langwerpige kern is 0.018—0.020 mM. lang en 0.001—0.002 mM. breed. Bij Uria troïle is ze gemiddeld 0.180 mM. dik en bestaat uit een buitenste overlangsche, 0.08 mM. dikke, en een buitenste transversale, 0.10 mM. dikke spierlaag. Bij de duif is ze slechts 0.06—0.1 mM. dik; bij het hoen bereikt ze een dikte van 0.040—0.240 mM.

Bij de zeemeeuw heeft de muscularis een dikte van 0.04 mM. bij den duikeend tot 0.05 mM.

Steeds vindt men een vrij sterk ontwikkeld stel van elastische vezelen in de muscularis verspreid.

De *tunica mucosa* kan van 1—4 mM. dik worden. Ze is bekleed met een epithelium van 0.060—0.090 mM. dikte. Ze vertoont talrijke »dépressions en cul-de-sac, qui sont de véritables »sinus ou diverticules de la muqueuse et qui se subdivisent dans »la profondeur du chorion et arrivent jusqu'auprès de la tunique »musculaire". Ze bevat een zeer groot aantal *gesloten* follikels.

Retterer wijkt bij de beschrijving der follikels weder in eenige punten van al zijn voorgangers af; allereerst houdt hij de follikels voor aan alle zijden gesloten, i. e. geheel van het epitheel afgesnoerd. Ze bestaan uit twee lagen, een buitenste, die zich met carmijn donkerder kleurt, een binnenste, die zich dan lichter voordoet. Na conservatie in Müller's vocht kon geconstateerd worden, dat een adenoïd netwerk de geheele follikel, ook de centrale massa, doorloopt:

»Elle forme des mailles très larges au centre et de moins en »moins larges dans les portions moyennes et corticales. En ap»prochant de la périphérie, on voit les fibres lamineuses se con»tinuer directement avec les minces cloisons cellulaires qui sépa»rent et réunissent en même temps les follicules clos les uns aux »autres".

Daarop wordt uitvoerig de aard en de reactie der talrijke in de mazen der follikels ingesloten cellen beschreven en komt de schrijver tot het resultaat, dat ze niets gemeen hebben met lymphcellen, maar overeenkomen met hetgeen Robin noemde »epithéliums nucléaires" en »d'autres termes, des éléments en »tous points semblables à ceux des glandes lymphatiques, des »follicules clos etc. chez les mammifères".

Het »chorion", waarin de follikels ingebed liggen, bestaat uit bindweefsel; de aan het epithelium grenzende laag vertoont aan hare oppervlakte talrijke 0.040 mM. hooge papillen, gevormd door dezelfde weefselelementen als het chorion zelve.

Het epithelium is verschillend in de instulpingen en aan de vrije oppervlakte; het is aan de vrije oppervlakte 0.080 mM. dik tusschen de papillen, 0.040—0.060 mM. boven de papillen.

Het wordt samengesteld door meerdere cellenlagen, die in een »couche profonde" en een »couche superficielle" kunnen onderscheiden worden; de eerste bestaat uit prismatische cellen, de tweede uit polyëdrische cellen met ronden kern.

In de depressies van de mucosa bestaat het epithelium slechts uit één of twee lagen van prismatische cellen.

Retterer legt vooral gewicht op het feit, dat de follikels steeds

gesloten zijn. Daar dit een der voorname punten in het volgende onderzoek zal uitmaken, citeer ik hier Retterer's eigen woorden (p. 428):

»Stieda croit à une union continue de la substance centrale »avec l'épithélium, au moins chez les embryons de 7 cM. de long. »Il est possible, qu'à cet âge il existe encore des involutions qui »ne soient pas entourées complètement de tissu cellulaire, mais »plus tard, il n'en existe plus.

»Ce fait est surtout frappant chez les oiseaux où le chorion »reste traversé par des diverticules de l'épithélium et où ces der»niers arrivent jusqu'à la périphérie des follicules, quoique ces »derniers présentent dans toute leur masse un enchevêtrement »complet de tissu lamineux et d'éléments épithéliaux. L'évolution »rend facilement compte de cette particularité, puisque les folli»cules ne sont en somme que des portions du bourgeon épithélial »envahi de part en part par le tissu cellulaire".

Een groot aantal metingen van de grootte der elementen der tunica mucosa komt verder in dit hoofdstuk voor; eindelijk komen nog de bloedvaten ter sprake; opmerking verdient, dat ook fijne capillaria in de centrale massa der follikels aangetroffen werden.

Ook gelukte het Retterer de lymphruimten der bursa met nitras argenti op te spuiten: deze vormen talrijke kanalen, met een endothelium bekleed, die zich steeds aan de peripherie der follikels aanleggen. Waar vier of vijf dezer ruimten samenkomen, vormen ze een sinus. Nooit zag Retterer een lymphvat in een follikel dringen.

2. Evenmin als bij het onderzoek naar den bouw der bursa Fabricii heeft Retterer bij het nagaan harer ontwikkeling gebruik gemaakt van de methode der seriën van doorsneden. Vandaar ontbreekt er, vooral in dit gedeelte, veel aan zijn resultaten.

De bursa ontstaat volgens hem uit een ectodermale instulping: op den 13den dag der embryonale ontwikkeling beginnen de follikels zich van het epithelium af te snoeren.

De afbeeldingen, die dit op moeten helderen, zijn vrij schematisch. De epitheelwoekeringen, waarvan de afmetingen in alle

stadiën zorgvuldig worden aangegeven, groeien meer en meer in het bindweefsel der mucosa. Daarmede gepaard gaat een ingroeiing van bindweefsel in de jonge follikels, zoodat die, weldra van het epitheel afgesnoerd, geheel door een bindweefselachtig netwerk doorvlochten zijn.

De meeste of alle follikels zouden zich reeds na drie of vier dagen afgesnoerd hebben.

3. De Bursa Fabricii gaat verdwijnen bij het begin der geslachtswerkzaamheid.

Retterer constateerde de volgende feiten:

Bij een jonge kip, die één maand gelegd had, was de bursa kleiner geworden (15—8 mM.); door deze inkrimping is de muscularis dikker geworden.

De mucosa is geelachtig, de follikels zijn ovaal, door groote ruimten gescheiden, daar het bindweefsel sterk is gaan woekeren.

Vele follikels bestaan slechts uit de zich sterk kleurende epitheliale elementen; de buitenste grens is niet nauwkeurig meer aan te geven.

De involuties van 't épitheel zijn dezelfde gebleven.

Bij een driejarig hoen was de bursa geheel verdwenen. In de achterwand der cloaca bevonden zich nog eenige overblijfselen van follikels en vele divertikels.

Ook bij een oude casuaris werden nog slechts restes van follikels aangetroffen.

Eindelijk schrijft Retterer de atrophie der bursa toe aan de woekering van bindweefsel, dat zich verkort en samentrekt, zoodat ze meer en meer in de onderste afdeeling der cloaca wordt opgenomen; terwijl gelijktijdig de epitheliale elementen uit de mazen der follikels geperst worden.

4. Ten slotte bespreekt Retterer de organen, die door verschillende onderzoekers als homologa der Bursa Fabricii werden beschouwd en eindigt met haar met de amygdala der zoogdieren te vergelijken.

In het eerste deel van 1887 der Philosophical Transactions of the Royal Society of London verscheen een artikel van

H. Gadow (57) [1]) over de cloaca en de copulatieorganen der Amniota, waarin ook de Bursa Fabricii ter sprake komt. De schrijver behandelt uit vergelijkend-anatomisch oogpunt den bouw der cloaca van reptiliën, vogels en mammalia en geeft aan de drie »chambers" der cloaca de namen *proctodaeum* (de onderste, epiblastische afdeeling), *urodaeum* (die, waarin eerst de allantois, later de urine en geslachtswegen uitloozen) en *coprodaeum* (het verwijde gedeelte van het rectum), welke namen ik gaarne overneem. Wat de Bursa Fabricii betreft vermeldt Gadow slechts, dat ze steeds in het *proctodaeum* uitmondt en houdt haar ook voor een derivaat daarvan.

Ten slotte zij er op gewezen, dat de Bursa Fabricii ook behandeld wordt in de hand- en leerboeken van **Carus** (51), **Gegenbaur** (52), **Franz Müller** (53), **Wiedersheim** (54), **Balfour** (55), **Kölliker** (56) en anderen.

Uit het bovenstaande blijkt ten duidelijkste, dat men het nog lang niet eens is over het wezen der Bursa Fabricii; en dat er uiteenloopende en dikwijls lijnrecht tegengestelde opiniën bestaan over alle onderdeelen der bursa, zoowel als over hare vermoedelijke functie, haar ontwikkeling en homologiën.

---

1) Een afdruk van deze verhandeling, die nog niet in de Bibliotheken aanwezig was, werd mij welwillend door Professor M. Fürbringer ter inzage afgestaan.

II.

METHODEN VAN ONDERZOEK.

De methoden van conservatie en praeparatie, bij dit onderzoek gevolgd, zijn de tegenwoordig algemeen gebruikelijke.

De Bursa Fabricii werd op eenvoudige wijze uit het lichaam van den vogel verwijderd door de buikholte open te snijden, de intestina op zijde te dringen en, te beginnen met het rectum, alle deelen vóór het os sacrum gelegen te verwijderen. De geheele cloaca werd zoodoende met hare aanhangselen uitgepraepareerd en vervolgens geconserveerd. Om de conservatie vloeistof goed te doen indringen werden grootere aanhangende spieren enz. verwijderd en cloaca en bursa veelal opengeknipt. Eerst na conservatie werd de bursa nauwkeuriger uitgepraepareerd.

De conservatie geschiedde:

Allereerst in Kleinenberg's *Picrin-zwavelzuur*. Dit liet ik drie uur inwerken; daarna kwam het object achtereenvolgens in alcohol van 40, 70 en 90%. Het picrin-zwavelzuur bezit vele goede eigenschappen. De deelen worden uitstekend »in situ" gefixeerd en krimpen niet in 't minst samen, de weefselelementen worden zeer weinig veranderd; doch daartegenover staat, dat de latere kleuring meestal niet zeer fraai uitvalt. Alles wordt te gelijkmatig en te diffuus gekleurd. Daardoor voldeed dit conservatievocht minder voor de Bursa Fabricii, wier follikels uit dicht opeengepakte, kleine cellen bestaan. Eenigszins te betreuren was het daarom, dat ik veel van het materiaal, dat ik in den zomer van 1886 kon verzamelen, in picrin-zwavelzuur hardde, afgaande op

de uitstekende resultaten, die ik herhaaldelijk daarvan bij conservatie van embryonen had verkregen. Bij het embryologisch gedeelte van dit onderzoek deed het dan ook goede diensten.

Alcohol heb ik dikwijls aangewend in de opklimmende sterkte van 45%, 70%, 90% en wel bijna altijd met uitstekend gevolg; waar ineens sterke alcohol (van 90%) werd gebruikt, was het resultaat veel minder.

De gekleurde doorsneden geven in 't algemeen fraaie, heldere beelden, kernen en cellen, dwars gestreept spierweefsel enz. zijn steeds uitstekend geconserveerd.

Chroomzuur werd in verschillende sterkten slechts enkele malen aangewend.

Sublimaat werd meermalen aangewend en voldeed zeer goed. Deze methode, die van het Zoölogisch Station te Napels is uitgegaan, bestaat hierin, dat het versche object 15—30 minuten in een geconcentreerde oplossing van sublimaat in zeewater wordt gebracht, daarna in zeewater en gedistilleerd water wordt uitgewasschen, om in alcohol geconserveerd te worden. De electie der kleuring is zeer fraai; vooral voor oudere vogelembryonen is deze methode van conservatie zeer aan te bevelen. Doch men verkrijgt niet constant zulke goede resultaten. Niet zoo heel zelden werden de objecten door mij onbekende oorzaken brokkelig en hard; soms hadden in de embryonen alle epithelien van hun substraat losgelaten.

De aldus geharde objecten werden meestal »in toto" gekleurd en wel in: *Picro-carmijn* van Ranvier, *Borax-carmijn*, *Haematoxyline*, *Aluin-cochenille* enz. Borax- en Picro-carmijn voldeden zeer goed en gaven de meeste zekerheid op goeden uitslag der kleuring. Haematoxyline had soms vreemde kuren; was de kleuring echter goed uitgevallen, dan was ze ook *zeer* fraai.

De objecten werden in paraffine ingesmolten en in serien van doorsneden gesneden, 't geen met behulp van de beste instrumenten der nieuwere techniek [1]) niet zwaar viel. De doorsneden moesten, waar 't gold deze nauwkeurig histologisch te onderzoeken, uiterst

---

1) O. a. Caldwell's microtoom, van het Zoologisch Laboratorium alhier.

dun zijn. Voor het fixeeren der linten van doorsneden op 't objectglas werd een mengsel van gelijke deelen collodion en kruidnagelolie aangewend.

Hoe nuttig deze methode van onafgebroken serien van doorsneden is zoowel bij het onderzoek van embryonen als van de organen van wolwassen dieren, zal ook uit de resultaten van dit onderzoek kunnen blijken; enkele punten, waarover nog strijd gevoerd werd, konden hierdoor buiten allen twijfel vastgesteld worden.

Toch behoefden de resultaten, die ik door middel van de bovenvermelde methoden verkregen had, nog de zoo onmisbare contrôle en aanvulling door *beter histologisch* onderzoek, in het bijzonder van versch en van niet in canadabalsem ingesloten weefsel. Deze methoden voor bijzondere doeleinden zullen ter plaatse aangegeven worden. Slechts zij hier nog vermeld, dat *Flemming's Chroom-osmium-azijnzuur-mengsel* zich als een voortreffelijk fixeermiddel ook voor de Bursa Fabricii deed kennen; dat voor het vervaardigen van dunne doorsneden door versch en niet in paraffine ingebed weefsel de ijsmicrotoom uitstekende diensten deed en dat ter isoleering en herkenning der weefselelementen verschillende maceratie- en kleuringsmethoden werden toegepast.

De bij deze verhandeling gevoegde figuren heb ik alle naar mijne praeparaten vervaardigd. De omtrekken werden met een Camera lucida van Zeiss direct naar het praeparaat genomen. Vooral bij de embryologische teekeningen was het dikwijls noodig uit meerdere doorsneden een beeld te reconstrueeren.

Nog verdient vermeld te worden, dat de in de verhandeling opgegeven afmetingen gemeten werden met een oculair-micrometer van Seibert & Kraft.

III.

DE ONTWIKKELING VAN DE CLOACA EN DE BURSA FABRICII TOT DEN 10DEN BROEDDAG.

De Bursa Fabricii en de cloaca der vogels zijn bij hun eerste optreden in het embryo zoo onafscheidelijk verbonden, dat de ontwikkeling van ieder niet wel afzonderlijk kan beschreven worden. Wij zullen dus beide gezamenlijk in den loop harer ontwikkeling volgen, totdat de Bursa Fabricii zich als een zelfstandig orgaan voordoet, om dan dit laatste alleen verder na te gaan.

Een goed inzicht in de verhouding der deelen in het staarteinde van het embryo is eigenlijk alleen te verkrijgen door het vervaardigen van goede sagittale doorsneden, d. i. zulke, die zooveel mogelijk evenwijdig loopen aan het mediane vlak, dat men zich door het embryo denken kan. Dit is werkelijk geen gemakkelijke taak; kan men aan de jongste stadiën ook al vrij goed de richting bepalen, in welke men snijden wil, bezwaarlijk, ja onmogelijk wordt dit, wanneer ook het staarteinde zich van het blastoderm begint af te snoeren en zich daarbij naar rechts draait.

Ik heb door een groot aantal embryonen uit deze ontwikkelingsstadiën reeksen van doorsneden gemaakt en wel is hier bijna altijd de toestand der deelen uit de serie van doorsneden te reconstrueeren, doch werkelijk demonstratieve praeparaten waren zeldzaam: hoe de doorsnede uitviel, hing voor een goed deel van het toeval af. Ook Gasser had hiermede zeer te kampen, getuige

het volgende (No. 49. pag. 298): »Ich musz gestehen, dass nichts »so sehr meiner Technik widerstrebte, als die Anfertigung brauch»barer Längsschnitte von 4—5 Tage. Erst nach ganz unver»hältniszmäszigen Opfern an Zeit und Material gelang es mir, »auch hier die vorhandenen Lücken in der Beobachtungsreihe in »gewünschter Weise auszufüllen." Na den 5en dag gelukte het echter reeds veel beter. Ter contrôle werden ook verscheidene seriën van dwarsche doorsneden vervaardigd.

Om de verhouding der kiembladen onderling en het deel, dat ieder tot de vorming van cloaca en Bursa Fabricii bijdraagt, goed te begrijpen, is het noodig tot een zeer vroeg stadium van ontwikkeling terug te gaan. Wij zullen dus bij onze beschrijving uitgaan van een hoenderembryo van het begin van den tweeden dag der incubatie.

Op een mediane sagittale doorsnede door zulk een embryo (Fig. 1) blijkt het ons, dat in de primitiefstreep de drie kiembladen nog samenhangen, met andere woorden, ze hebben zich daar ter plaatse nog niet gedifferentieerd. De aanleg der medulla en de chorda dorsalis gaan nog direct in het weefsel der primitiefstreep over, zoo ook de drie kiembladen; alleen aan de achterzijde heeft het mesoblast zich reeds gedifferentieerd en zich in hare beide platen gespleten. (Fig. 2 *mes.*).

Weldra verandert de stand van zaken: zooals bekend is toch, treden in den loop van den tweeden dag en in het begin van den derden achter de primitiefstreep twee instulpingen op. De eerste komt van de rugzijde en richt zich van boven naar beneden en voren; ze ligt juist vóór de plaats, waar het mesoblast zich reeds afzonderde en dringt dus uitsluitend in het weefsel der primitiefstreep in (Fig. 2. E). Zoo ook de tweede instulping, die zich van beneden naar boven en achteren richt; ze groeit der eerste te gemoet, doch komt met haar top iets meer naar achteren te liggen. (Fig. 2. A). Deze laatste instulping is de aanleg der Allantois.

Terwijl deze instulpingen optreden en zich vergrooten, begint het achtereinde van het embryo zich langzamerhand af te snoeren en tot een staart uit te groeien. Door het samenwerken dezer pro-

cessen veranderen de verhoudingen in het staarteinde van het embryo geheel en al. Vervolgen we dit in de figuren 2. 3. 4. 5 en 6. dan wordt het ons duidelijk hoe, naarmate de afsnoering van het embrijo en de vorming van een staart voortschrijden, de instulping *E*, die aanvankelijk boven vóór de allantois-instulping *A* lag (Fig. 2), achtereenvolgens daarboven (Fig. 3), daarachter (Fig. 4 en 5) en eindelijk daaronder (Fig. 9) komt te liggen.

De primitiefstreep, die eerst vóór de beide instulpingen gelegen was (Fig. 2) maakt bijna een geheelen cirkelgang: ze ligt in Fig. 4 boven het aanrakingspunt der instulpingen *E* en *A*, in fig. 5 daarachter, in Fig. 6 eindelijk bijna geheel daaronder.

Het achterste punt der primitiefstreep, waar zich reeds zoo vroegtijdig het mesoblast differentieerde, is natuurlijk mede geheel van plaats veranderd ten opzichte zijner aangrenzende deelen. Het komt, zooals al weder uit de genoemde figuren blijkt, vóór de aanrakingsplaats der beide instulpingen te liggen (Fig. 6).

Vestigen wij nu de aandacht op eenige bijzonderheden bij deze veranderingen, dan treft ons het volgende:

Epiblast en hypoblast differentieeren zich in het staarteinde van het embryo meer en meer; met andere woorden, de samenhang der drie kiembladen strekt zich over een steeds geringer wordende uitgebreidheid uit en wordt eindelijk beperkt tot de plaats, waar epiblast en hypoblast elkander in de boven beschrevene instulpingen het meest naderen; daar gaan beide werkelijk nog direct over in het celweefsel der primitiefstreep.

Terwijl de beide instulpingen *E* en *A* zich verlengen en dieper in het weefsel indringen, begint hare epitheliale bekleeding te woekeren, in dikte toe te nemen. In een embryo, dat zich in het stadium van figuur 4 bevindt, doet zich deze epitheelverdikking bij sterker vergrooting voor zooals in Fig. 8 is afgebeeld. Hier raken de beide verdikte epitheliën elkander reeds en versmelten in zekere mate met elkander. (Zie ook fig. 4, 5 en volgende). Daardoor ontstaat in het aanrakingspunt een eenigszins verdikte plaats, die door Gasser en anderen »Cloakenhöcker" wordt genoemd, welke naam misschien in »cloacaal-aanzwelling" te vertalen ware.

Deze cloacaal-aanzwelling doet zich bij het begin van den 4en dag voor als in Fig. 6 is afgebeeld. Hare dikte varieert van 0,048—0,068 mM. Hare afmeting van voren naar achteren bedraagt 0,130 mM. Ze is naar voren scherp begrensd. Hier is trouwens de plaats (vroeger geheel achter de primitiefstreep gelegen), waar reeds in een zeer vroeg stadium het mesoblast geheel afgescheiden optrad. (Fig. 1 en volgende *mes.*)

Ook naar rechts en links is de cloacaal-aanzwelling scherp begrensd; alleen naar achteren is ze nog niet geheel van hare omgeving gescheiden; hier hangen de drie kiembladen nog samen; echter alleen juist in het midden: naar beide zijden is de scheiding tot stand gekomen.

Gaan wij nu nog één stap verder, dan vinden we op het einde van den vierden dag de cloacaal-aanzwelling ook naar achteren scherp begrensd: daarmede is de laatste directe samenhang der drie kiembladen, het laatste overblijfsel der primitiefstreep verloren gegaan.

Daarbij is de aanzwelling in dikte en breedte afgenomen, naarmate haar uitbreiding van voren naar achteren grooter is geworden (Fig. 7 en 9). Haar dikte toch is nergens meer dan 0,040 mM., hare lengte van voren naar achteren bedraagt 0,180 mM. Bij sterke vergrooting (Fig. 9) blijkt het, dat in de cloacaal-aanzwelling het epiblast en het hypoblast van den aanvang af nog eenigszins van elkander gescheiden zijn, tenminste zich niet onderling vermengen. Op het einde van den 4en dag neemt elk der kiembladen in de cloacaal-aanzwelling ongeveer de helft van hare dikte in.

Slaan we nu een blik op de omgeving der cloacaal-aanzwelling, dan zien we, dat de instulping *A.* zich sterk verlengt en zich ontwikkelt tot allantois. Verder heeft nu ook in de geheele achterhelft van het embryo het darmkanaal zich gesloten door het ventraal aan elkander sluiten der hypoblastplooien, aan welke beweging het splanchnische blad van het mesoblast deelnam. Allantois en einddarm komen samen in een holte *cl*, die de cloaca zal worden. Deze holte is oorspronkelijk echter niet het

achterste uiteinde van het darmkanaal. Nog in het begin van den 4den dag zet dit zich een eind weegs naar achteren voort in een smal kanaal, den »postanaaldarm", waarin men een aanduiding heeft te zien van het neurenterisch kanaal, dat bij het hoen wel niet meer tot ontwikkeling komt, doch bij andere vogelspecies, zooals bekend is, werkelijk een korten tijd een open communicatie tusschen darmkanaal en medullairkanaal vormt. Deze smalle uitlooper van de holte van het darmkanaal verdwijnt spoedig; op het einde van den 4den dag is hij feitelijk verdwenen en eindigt de darm blind, zooals in figuur 7 is weergegeven.

Bij het vervolgen der verdere ontwikkeling dezer deelen stuiten wij op een vrij zonderling verschijnsel.

Uitgaande van de plaats, waar de epitheliale bekleeding der cloaca achter in de cloacaal-aanzwelling overgaat, begint het lumen der cloaca in breedte af te nemen; de zijwanden naderen elkander en gelijktijdig begint haar epithelium te woekeren. Van achteren naar voren voortschrijdende, zet zich dit proces zoolang voort tot het geheele achterste gedeelte der cloaca op deze wijze geobliterereerd is.

De Figuren 10, 11 en 12 geven opvolgende stadiën van dit proces te zien. Een eigenaardig verschijnsel doet zich hierbij voor. In het door woekering van epithelium ontstane compacte weefsel zien we een groote menigte lacunen optreden. Of deze lacunen bij de aaneensluiting der zijwanden en de daarmede gepaard gaande celwoekering uitgespaard blijven of wel zich spontaan in het weefsel ontwikkelen, heb ik niet kunnen uitmaken en doet ook weinig ter zake. Het resultaat is in ieder geval het volgende:

In een embryo van 5 dagen bevindt zich aan het einde van de van voren naar achteren belangrijk verkorte cloaca een opstaande plaat van dicht celweefsel (lacunair weefsel, *l. c.*) dat een epithelialen bouw heeft. Deze plaat strekt zich naar boven en naar achteren zoo ver uit, als de cloaca zelf op het einde van den 4den dag zich uitstrekt (vergelijk figuur 12 met fig. 7, 10 en 11) en is daar scherp van het omringende weefsel afgescheiden. Ze bestaat uit kleine, zich sterk kleurende cellen, waartusschen

zich lacunen van verschillende grootte bevinden en wel in zoo grooten getale, dat op vele plaatsen het weefsel tot een netwerk wordt, waarvan de lacunen de mazen zijn. (Figuur 12.)

Naar voren is deze celplaat niet scherp begrensd, doordat de wanden der cloaca, die beide onmiddellijk in het lacunaire weefsel overgaan, elkander daar onder een zeer scherpen hoek raken. Een duidelijke afbeelding daarvan geeft figuur 17, afkomstig van een iets ouder embryo. De dikte van het lacunaire weefsel (van rechts naar links) is zeer gering; ze wisselt af van 0.030 mM.— 0.045 mM. en bereikt deze grootste breedte steeds aan haar achtereinde. Op dwarsche doorsnede is verder nog duidelijk te herkennen, dat het lacunaire weefsel oorspronkelijk uit twee bladen is opgebouwd, die nu samen verkleefd zijn. (Fig. 14 en 17.)

De cloacaal-aanzwelling is in het lacunaire weefsel opgenomen; en hoe kon het anders? De bovenste helft der aanzwelling was de voortzetting van de hypoblastische bekleeding der cloaca. Ze moest dus noodwendig in de samensmelting der zijwanden mede betrokken zijn.

De afmetingen van het lacunaire weefsel (figuur 12) van boven naar beneden zijn 0.336 mM. van voren naar achteren 0.408 mM. De afmetingen der lacunen liggen tusschen 0.008 mM. diameter en 0.112 bij 0.045 mM.

Opmerking verdient het, dat men op sagittale doorsneden, daar waar ze volkomen mediaan zijn, op den zesden en zevenden dag in het lacunaire weefsel niet of ternauwernood de grens tusschen epiblast en hypoblast kan terugvinden. Men zou geneigd zijn te gelooven, dat beide hier geheel en al samen versmolten zijn; doch niet alzoo: op dwarsche en weinig schuinsche doorsneden blijkt het bij zeer sterke vergrooting, dat het epiblast, onmiddellijk naast de mediane aansluiting aan het lacunaire weefsel, zich gewoon of verdikt voordoet, maar dat op de aansluitingsplaats zelve hare elementen als het ware uiteengedrongen zijn, zoodat alleen de oppervlakkigste laag van het epiblast, bestaande uit één enkele laag van platte cellen, zich onder het lacunaire weefsel voortzet. (Zie Fig. 14). Wij komen dus tot het resultaat, *dat de*

plaat van lacunair weefsel, die van het einde van den 5den dag af zich achter aan de cloaca bevindt, *geheel bestaat uit hypoblastische elementen*, *afkomstig van de bekleeding van het achtereinde der cloaca.*

Laat ons thans deze resultaten vergelijken met hetgeen vroegere onderzoekers hieromtrent mededeelden.

Het zou mij veel te ver voeren, ja, een verhandeling op zich zelf vormen, indien ik de geheele literatuur over de primitiefstreep en den eersten aanleg der cloaca zou willen refereeren en critiseeren. Ik heb mij hierbij hoofdzakelijk bepaald tot de uitvoerige, zeer betrouwbare werken van E. Gasser, waarin men een uiteenzetting van de meeningen van anderen vindt en waarmede Gasser, zoover mij bekend is, in deze tot nog toe het laatste woord heeft behouden.

De onderzoekingen van Huschke (20) kunnen hier gevoegelijk stilzwijgend voorbijgegaan worden. Slechts dient hier vermeld te worden, dat Bornhaupt (42) de eerste ontwikkeling der cloaca reeds vrij nauwkeurig beschreef en van het lacunaire weefsel melding maakt. Hij beeldt dit vrij juist af en gelooft ook terecht, dat het afkomstig is van het epitheel van het achtereinde der cloaca. Het juiste ontstaan en de fijnere détails kon hij echter nog niet aangeven.

Gasser beschreef in zijne werken over de primitiefstreep (48) en over de ontwikkeling der cloaca-opening (49) de feiten, die hierbij plaats grijpen zeer nauwkeurig en in de meeste punten stemmen mijne resultaten met de zijne overeen. Slechts in sommige opzichten kan ik hem niet volgen. Hoe, bijvoorbeeld, redeneert Gasser? De »Cloakenhöcker" is de rest van het achterste deel der primitiefstreep. Terwijl daarin in drie richtingen de kiembladen reeds gescheiden optreden, hangen ze naar achteren bij het begin van den 4den dag nog eenigen tijd samen; anders gezegd: de aanzwelling bestaat dan, hoewel ze een epithelialen bouw bezit, niet alleen uit epiblast en hypoblast, maar er zijn ook mesoblastische elementen tusschen gemengd. Wanneer dus (zoo ten minste meen ik hem te moeten begrijpen) op het

einde van den 4den dag de aanzwelling ook naar achteren scherp is begrensd, moet men haar beschouwen als samengesteld uit elementen der drie kiembladen.

Dit is mijns inziens niet juist geredeneerd.

Immers vele primitieve organen hangen gedurende een zekeren tijd met de primitiefstreep (en middellijk dus ook onderling) samen: ze gaan in zekeren zin daar ter plaatse in elkander over. Maar daarom mag men nog niet aannemen, dat, bij voorbeeld, in het achtereinde der chorda ook epiblastische, of in het centraal zenuwstelsel ook hypoblastische elementen voorkomen! Zoo ook is het hier: De cloacaal-aanzwelling is, als overblijfsel der primitiefstreep, het punt waar het allerlaatst het verband der drie kiembladen nog bestaat; daarom echter mogen we nog niet aannemen, dat epiblast en hypoblast daar onderling en met het mesoblast dooreengemengd zijn. Integendeel, juist omdat we hier met het overblijfsel der primitiefstreep te doen hebben, waaruit zich, als 't ware, de verschillende organen differentieeren, mogen we dit zeker *niet* aannemen. We zien dan ook op het einde van den 4den dag de scheiding volledig optreden; daardoor blijkt ons ten duidelijkste, dat een vermenging ook niet heeft plaats gehad.

In de cloacaal-aanzwelling hangen dus werkelijk alleen epiblast en hypoblast samen.

Gasser meent nu verder, dat de cloacaal-aanzwelling zelve, opgebouwd uit niet te onderkennen elementen der drie kiembladen, op den daarop volgenden dag gaat woekeren en uitgroeien tot het ons bekende lacunaire weefsel, terwijl de cloaca zich versmalt.

Ook dit kan ik niet toegeven.

Het valt naar mijne praeparaten niet te betwijfelen, dat werkelijk de wanden der cloaca van achteren naar voren met elkander versmelten en daardoor aan het lacunaire weefsel het aanzijn geven; in de beschrijving van dit proces zijn reeds gronden te over daarvoor bijgebracht. Vergelijkt men bijvoorbeeld de achtergrens der cloaca, zooals ze zich voordoet op het einde van den 4en dag (Fig. 7), met de achtergrens van het lacunaire weefsel op het einde van den 5en dag (Figuur 12), dan ziet men, dat ze vol-

komen dezelfde is gebleven. Daarentegen krijgt men de voorgrens van het lacunaire weefsel, zooals boven reeds vermeld werd, nooit scherp te zien, hetgeen zich laat verklaren door het langzaam tot elkander naderen der zijwanden. Dit alles blijkt trouwens zelfs uit Gasser's eigen afbeeldingen (Fig. 49 Taf. I). Neemt men een zelfstandige vergrooting der cloacaal-aanzwelling aan, dan is er geen reden, waarom de achtergrens van het lacunaire weefsel zoo juist ook aan de achtergrens der cloaca zou beantwoorden, terwijl er dan alle kans was, dat de voorgrens van dit laatste juist scherp begrensd zou zijn. Daarbij komt, dat de figuren (Taf. I, Fig. 2 *a*, 2 *b* enz.), waarin Gasser zijn meening uitgedrukt ziet, uit histologisch oogpunt veel te schematisch zijn, dan dat ze mij tot zijn meening zouden kunnen doen overhellen.

Dat er daarentegen een woekering der epitheliale elementen van den geheelen achterwand der cloaca bestaat in de in Fig. 10 en 11 afgebeelde ontwikkelingsstadiën, wordt feitelijk bewezen door het groote aantal karyokinetische figuren, dat men in iedere doorsnede door het lacunaire weefsel aantreft. Ook de aanblik, dien dit weefsel op dwarsche doorsnede biedt en die ook in Gasser's afbeeldingen vrij goed is weergegeven, wijst er ten duidelijkste op, dat het uit twee platen is opgebouwd en dat de zaak zich zoo toedraagt, als ik ze voorgesteld heb.

Eindelijk, wat betreft het aannemen eener geheele versmelting van epiblast en hypoblast met het mesoblast, waardoor Gasser het lacunaire weefsel als samengesteld uit de drie kiembladen beschouwt: om de bovenvermelde redenen heb ik het mesoblast buiten gesloten en, zooals ook reeds uitvoerig besproken werd, bleek het mij uit mijne praeparaten, dat een vermenging van epiblast en hypoblast ook nooit plaats vindt.

Het was noodig bij dit eerste gedeelte der ontwikkeling eenigszins langdurig stil te staan, omdat, zooals uit het volgende zal blijken, alleen door het rechte inzicht hierin het mogelijk kon worden, te bepalen, van welk kiemblad de Bursa Fabricii afkomstig is en in welke betrekking zij tot de epiblastische cloaca-instulping en tot de cloaca zelve staat.

Keeren wij thans terug tot de verdere ontwikkeling der besproken deelen, dan zien we, dat op den zesden dag de toestand in het algemeen dezelfde blijft; alleen valt op te merken, dat van nu aan het weefsel om de instulping *E* in dikte toeneemt en zich weldra tot een dikken rand om de aanstaande cloaca-opening verheft. (Vergelijk *r r* in Fig. 13, 15, 16 enz.).

Door deze verdikking wordt de instulping *E* steeds dieper; doch niet uitsluitend passief verlengt ze zich, werkelijk begint ze zich ook actief te verlengen en wel in de richting van de achterste grens van het lacunaire weefsel. Ook hierin beginnen we nu veranderingen te bespeuren. Reeds vroeger ontging het ons niet, dat de lacunen, die het meest naar achteren gelegen waren, steeds de grootste waren (Fig. 12). Ook merkten wij boven reeds op, dat daar ter plaatse het lacunaire weefsel ook grooter uitbreiding in de breedte bezat. In het begin van den zevenden ontwikkelingsdag nu wordt dit verschil in grootte zeer aanzienlijk. De achterste lacunen toch nemen belangrijk in omvang toe en een zeker aantal versmelt langzamerhand tot ééne groote holte. (Fig. 13). In het praeparaat, waarna deze afbeelding genomen is, vind ik het vergroote gedeelte van het lacunaire weefsel reeds op 11 doorsneden, terwijl het overige op hoogstens twee of drie doorsneden aanwezig is. De lengte der epiblast-instulping *E* bedraagt in datzelfde embryo 0,475 mM., terwijl de afmeting der achterste lacune is 0,190 mM. bij 0,266 mM. Wij vinden hier de uitwendige cloaca-instulping nog slechts door een dunne membraan van de holten van het lacunaire weefsel gescheiden. Weldra (na den achtsten dag) zal ook deze scheiding verdwijnen en daarmede is de communicatie van de holte van het lacunaire weefsel met de buitenwereld tot stand gekomen: *De aanleg der Bursa Fabricii is aanwezig. Van nu aan toch gaat de holte, aan het achtereinde van het lacunaire weefsel door vergrooting en onderlinge versmelting van lacunen ontstaan, zich naar achteren en boven sterk verlengen;* ze dringt zich tusschen de achterzijde van den einddarm *R* en de voorvlakte der wervelkolom omhoog. Wij zien dit duidelijk uitgedrukt in de figuren 15

en 16, vervaardigd naar praeparaten van embryonen van 8 en 10 dagen.

Op den *tienden dag*, het eindpunt van onze beschouwingen in dit eerste hoofdstuk, vinden wij den toestand aldus: (figuur 16).

Achter den einddarm *R* is een groote met epithelium bekleede ruimte aanwezig; het is de aanleg der Bursa Fabricii (B F). Haar hoogte bedraagt 0,805 mM., haar diameter van voren naar achteren 0,428 mM. Ze communiceert met de buitenwereld (of liever met de Amnionholte) door een uitvoergang, die 1,330 mM. lang is. Het epitheel dezer uitvoergang gaat vóór aan zijn onderste gedeelte over in een dunne plaat van epitheliaal weefsel; dit is de rest van het ons bekende lacunaire weefsel en meet van voren naar achteren 0,285 mM. Dit weefsel verbindt de *uitvoergang* der Bursa Fabricii met de *cloaca*, die een diameter heeft van 0,617 mM. Talrijke langgestrekte lacunen in de beschreven celplaat wijzen er reeds op, dat hier weldra de doorbraak der cloacaopening plaats zal vinden. Rondom den aanleg der Bursa Fabricii heeft zich langzamerhand het indifferente embryonale weefsel tot een omschreven laag van eenigszins fibrillair weefsel gedifferentieerd, evenals dit bijvoorbeeld ook om den darm en andere organen geschiedt.

Zooals uit de wijze van ontstaan der Bursa Fabricii reeds te verwachten was, is een scherpe afscheiding tusschen het epiblastische epitheel en dat, wat van de oorspronkelijke bekleeding der cloaca afkomstig is, niet waar te nemen. Het is echter boven allen twijfel verheven, dat het epitheel der Bursa Fabricii zelve afkomstig is van het lacunaire weefsel en dus hypoblastisch is. De aanwezigheid van lacunen in het weefsel der zich reeds vormende bursa (Fig. 15) en vooral de hieronder te bespreken resultaten van mijn onderzoek bij andere species sluiten de mogelijkheid geheel uit, dat de epiblastische instulping *E* achter langs het lacunaire weefsel in de lengte zou kunnen uitgroeien en zoo de Bursa Fabricii geheel zou kunnen vormen. (Zie o. a. Gasser). In tegendeel: de epiblastische instulping neemt er geen essentieel deel aan; weldra (ongeveer op den 15^{en} dag) zal ze ook met de

holte der definitieve cloaca communiceeren en daarmede is haar verder lot reeds vooruit te zien; ze verwijdt zich sterk en wordt de onderste epiblastische afdeeling der cloaca, het proctodaeum, waarin, zooals reeds lang bekend is, zoowel het darmkanaal als de Bursa Fabricii uitmonden. *Feitelijk brengt dus het epiblast geen bouwstoffen aan voor de vorming der Bursa Fabricii in engeren zin.* Overigens kan ik er hier reeds bijvoegen, dat ook later een scherpe grens tusschen het gebied der eigenlijke bursa en dat der onderste cloaca-afdeeling nooit te trekken is. Meestal toch vindt men op de plaats, waar beide in elkander overgaan, in weefsel, dat reeds op het terrein der cloaca ligt, nog wel eenige follikels, welke laatste als de essentiëele deelen der Bursa Fabricii zijn te beschouwen.

Eindelijk wensch ik hier nog te wijzen op eenige zaken, die niet in direct verband staan tot de bursa.

Allereerst op de eigenaardige veranderingen, die de einddarm ondergaat. Aanvankelijk in het bezit van een wijd lumen (Fig. 7, en 10), wordt ze weldra aan haar onderste gedeelte verstopt door het product eener sterke epitheelwoekering, die daar ter plaatse optreedt (Fig. 11, 13, 15 en 16).

Op den tienden dag begint deze opvulling, die vooral op den achtsten en negenden dag zeer massief was, weder te wijken door het uiteenvallen en gedeeltelijk verdwijnen dezer epitheliale bestanddeelen. Het achterste uiteinde van het darmkanaal komt dus hierin overeen met het voorste; zooals bekend is toch, oblitereert ook het lumen van den oesophagus eenigen tijd in het embryonale leven.

Het tweede, wat ik nog wensch te vermelden, is het volgende: Reeds zeer vroeg treedt, ter weerszijden van het onderste gedeelte van den einddarm, aan het achterste einde der lichaamsholte, een convoluut van draad- of buisvormige woekeringen van het endotheel der lichaamsholte op. Reeds in een embryo van vier dagen zijn deze constant aanwezig en ook bij de andere door mij onderzochte species trof ik ze aan; in de volgende dagen nemen ze aanmerkelijk in grootte toe. In figuur 17 (conv.) zijn ze afgebeeld.

Het endotheel neemt in die convoluta een *epitheliaal* karakter aan. Geenerlei verband met de cloaca of de geslachtswegen heb ik kunnen ontdekken. Ik vermeld ze hier slechts even, omdat mij in de literatuur geen beschrijving daarvan onder de oogen is gekomen; ik had echter geen gelegenheid, naar de natuur en de verdere ontwikkeling dezer organen een nader onderzoek in te stellen. Zouden ze misschien in eenige betrekking staan tot de bij vele Vertebraten voorkomende zgn. Abdominaalporien?

Voor ik overga tot een verdere bespreking der meeningen van vroegere onderzoekers, wensch ik de resultaten te vermelden van het onderzoek bij andere vogelsoorten: hier toch vond ik de bevestiging van de opinie, die ik na het onderzoek van Gallus-embryonen meende te mogen koesteren.

Ik was zoo gelukkig, embryonen machtig te worden van *Sterna cantiaca*, *Larus argentatus*, *Anas tadorna* en *Alauda arvensis*, terwijl uit een andere collectie mij eenige praeparaten van embryonen van *Fringilla domestica* ten dienste stonden.

Bij al deze embryonen kon ik in hoofdzaak volkomen denzelfden gang van zaken constateeren als bij de ontwikkeling van Gallus domesticus. In eenige détails, die grootendeels zeer interessant zijn, wijken de hier in aanmerking komende deelen echter af.

Sterna cantiaca.

Door mij werden onderzocht embryonen van $7^1/_2$ mM., $8^1/_2$ mM., 9, $10^1/_2$, 11, $16^1/_2$, 17, 18 en 25 mM. lengte [1]).

Die ontwikkelingsstadiën, die nog alleen het lacunaire weefsel vertoonden, weken hierin weinig of niet af van hoender-embryonen van 5 à 6 dagen. Figuur 21 is een afbeelding daarvan.

Terwijl de lacunen nu nog weinig in getal zijn, nemen die later sterk in aantal toe; verder is het opvallend, dat het lacunaire weefsel hier meer in de lengte is gestrekt dan bij Gallus; vergelijken we bijvoorbeeld figuur 12 van Gallus met figuur 21, dan zien we, dat het lacunaire weefsel bij Gallus veel meer over

1) Het zij hier vermeld, dat de lengte steeds gemeten werd aan het embryo van den top der kruin naar den staart of rug van het embryo.

den top der instulping *E* is gekromd dan bij Sterna; hier kan men trouwens in dit stadium nog niet van een eigenlijke epiblastische instulping spreken; ze wordt nog slechts gerepresenteerd door een geringe indeuking.

Een belangrijke afwijking vinden we in een iets ouder stadium. Konden we in figuur 21 reeds een bijzonder sterke kromming naar achteren aan het lacunaire weefsel constateeren, in onze embryonen neemt deze steeds meer in lengte toe, zoodat we eindelijk in een embryo van 12 mM. lengte achter aan het lacunaire weefsel een langen smallen uitlooper vinden, die zich naar achteren richt en talrijke lacunen in zich bevat. (Fig. 22). De lengte van deze achterwaartsche voortzetting bedraagt hier 0.285 mM, haar breedte 0.085 mM. De epiblastische instulping *E.* is nog niet diep in de weefsels ingedrongen; haar lengte bedraagt nog slechts 0.209 mM.

Gaan we nog een stap verder, dan vinden we in een embryo van 16 mM. een toestand (Figuur 23), die overeenstemt met hetgeen men in een Gallus-embryo van 7 dagen aantreft (Fig. 13). Hier toch is ook de instulping *E.* nog slechts door een dunne membraan gescheiden van de holte, die zich door samensmelting van lacunen gevormd heeft in den achterwaartschen uitlooper van het lacunaire weefsel. Deze uitlooper heeft zich, zooals bij vergelijking der figuren 22 en 23 blijkt, belangrijk naar achteren en naar boven verlengd. Ze meet nu 0.475 mM. in de lengte, 0.048 mM. in de breedte. De lengte der epiblastische instulping bedraagt 0.408 mM.

Slaan we eindelijk een blik op figuur 24, dan zien we, hoe de zaak zich verhoudt in een embryo van 25 mM. lengte. De communicatie tusschen de instulping *E.* en de holte van het lacunaire weefsel is tot stand gekomen. Uit den achterwaartschen uitlooper van het lacunaire weefsel is de Bursa Fabricii ontstaan; evenals bij Gallus heeft ook hier de doorbraak der cloaca in dit stadium, dat geheel te vergelijken is met een Gallus-embryo van 10 dagen, nog niet plaats gegrepen. De eigenlijke bursa is hier 0.760 mM. lang. 0.1225 mM. breed; haar uitvoergang meet in haar geheele lengte 1.150 mM.

Mocht er na het onderzoek van Gallus-embryonen ook nog eenigen twijfel zijn overgebleven of de Bursa Fabricii werkelijk ontstaat uit het hypoblastische lacunaire weefsel of uit de epiblastische instulping *E.*, die twijfel verdwijnt geheel, waar wij de ontwikkeling der Bursa Fabricii van *Sterna cantiaca* nagaan; hier toch is, zooals reeds voldoende uit de figuren 22 en 23 blijkt, het epiblast geheel van de vorming der bursa uitgesloten; ze ontstaat uitsluitend uit de achterwaartsche voortzetting van het lacunaire weefsel.

Ten overvloede vinden we datzelfde geheel terug in embryonen van

Larus argentatus.

Van dezen zwemvogel heb ik onderzocht embryonen van 13, 14, 15, 21, 23, 27 en 30 mM. lengte.

In zooverre de ontwikkeling der Bursa Fabricii betreft, wijkt Larus in geenen deele af van Sterna cantiaca. Een uitvoerige beschrijving van eerstgenoemde kan dus gevoegelijk achterwege blijven.

Nog van een derde groep van zwemvogels kon ik embryologische gegevens verzamelen, namelijk van

Anas tadorna.

Hiervan werden onderzocht embryonen van 13, 14, 15, 16¾, 17 en 19 mM. lengte.

Hier stuiten we niet op de ontwikkeling van een zoo duidelijk herkenbare achterwaartsche voortzetting van het lacunaire weefsel, zooals bij Larus en Sterna werd gevonden, doch ons treft iets anders.

Reeds in ontwikkelingsstadiën, beantwoordende aan hoenderembryonen van 5—6 dagen, vinden we de lacunen, die aan de achtergrens van het lacunaire weefsel zijn gelegen, bijzonder groot (Fig. 25). Iets later vinden wij, dat een dezer lacunen zich zoodanig uitzet, dat het achterste gedeelte van het lacunaire weefsel bolvormig wordt (Fig. 26) in veel sterker mate, dan dit bij Gallus het geval is. Eindelijk zien we in een stadium (fig. 27), dat overeenkomt met een Gallus-embryo van 7 dagen, dat zich het lacunaire weefsel achteraan tot een groot bolrond lichaam heeft uitgezet, waartegen de epiblastische instulping *E.* aanligt.

De holte, die deze bol in zich bevat, is in het praeparaat van fig. 27 reeds op 23 sagittale doorsneden aan te treffen, terwijl het overige lacunaire weefsel slechts op een paar doorsneden gevonden wordt. In den wand der holte vindt men nog eenige kleine lacunen ingesloten, die nog niet met de groote holte ineensmolten.

De afmetingen van het lacunaire weefsel in het embryo, waarnaar Fig. 25 is geteekend, bedragen 0.665 mM. bij 0.324 mM. In dat van figuur 27 is de lengte van de instulping *E.* 0.575 mM., de gemiddelde diameter van de groote holte 0.240 mM.

Alauda arvensis.

Van deze species heb ik drie embryonen kunnen onderzoeken, nml. één van 4 mM., één van 6.75 mM. en één van 7.75 mM. lengte. De eenige bijzonderheid, die mij in deze embryonen trof, was de relatief zeer groote lengte van de cloacaal-aanzwelling in het jongste embryo van 4 mM. Deze toch is hier 0.275 mM. lang, haar breedte bedroeg 0.038 mM. De beide andere embryonen bezaten ook het lacunaire weefsel. In het embryo van $6^3/_4$ mM. was de lengte van dit weefsel 0.475 mM., haar hoogte gemiddeld 0.085 mM.

Hebben we door deze embryonen een inzicht gekregen in de verhouding van zeer jonge embryonen van de groep der *Passeres*, de praeparaten van een embryo van $11^1/_2$ mM. van *Fringilla domestica* gaven ons een stadium te zien, dat overeenkomt met een hoenderembryo van 10 dagen. Hier toch vinden we de Bursa Fabricii geheel aangelegd, in open communicatie met de amnionholte, terwijl de cloaca zich nog niet naar buiten geopend heeft.

Het resultaat van de metingen aan dit embryo was: De lengte der eigenlijke bursa was 0.665 mM., die der geheele uitvoergang $\pm$ 0.750 mM., de breedte der bursa 0.038 mM.

Aan het einde van het beschrijvende gedeelte van dit eerste hoofdstuk gekomen, wensch ik nog met een enkel woord terug te komen op de vrij spaarzame literatuur over het eerste optreden der Bursa Fabricii.

De vraag, op welken dag de Bursa Fabricii ontstaat in het embryo, is door vroegere auteurs op verschillende wijze beantwoord.

Huschke (20) stelde het eerste optreden der Bursa Fabricii op den 5den dag; hij hield dus naar alle waarschijnlijkheid het lacunaire weefsel, dat op den 5den dag ontstaat, reeds voor de Bursa Fabricii zelve; dit komt mij te waarschijnlijker voor door de wijze, waarop hij overigens de ontwikkeling der bursa beschrijft. (Zie in het overzicht der literatuur onder n°. 20).

Bornhaupt (42) meent, dat men eerst op den 9den of 10den dag van de aanwezigheid der Bursa Fabricii mag spreken.

Gasser (49) eindelijk stelt het optreden der bursa op den zevenden dag; dan is er echter nog een dunne membraan aanwezig, die de epiblastische instulping en de holte van het lacunaire weefsel van elkander scheidt. Gasser zag deze over het hoofd en stelt daardoor het optreden der bursa te vroeg. Eerst *op het einde van den achtsten dag* verdwijnt deze afscheiding, en eerst dan mag men dus, mijns inziens, de aanwezigheid der Bursa Fabricii aannemen. (Zie ook boven, pag. 48).

Wat de ontwikkeling der Bursa Fabricii zelve aangaat, zoo heeft Bornhaupt, (zooals uit het literatuur-overzicht blijkt) reeds zeer juist haar ontstaan beschreven; hij kon echter de verhouding der kiembladen en het lacunaire weefsel, door de nog vrij gebrekkige microscopische techniek, nog niet in alle détails nagaan; hij *vermoedde* dus, meer dan dat hij zeker kon aantoonen, dat de Bursa Fabricii zich uit het lacunaire weefsel ontwikkelde.

Kölliker schrijft de vorming der bursa toe aan de epiblastische cloaca-instulping. Op pag. 211 van zijn: »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere" zegt hij: »Ich bemerke daher, auf Gasser und Bornhaupt verweisend, nur »dass soviel feststeht, dass der äussere Theil der Cloake sammt »der Bursa Fabricii von aussen her, also unter Betheiligung des »Ectoderma, sich entwickelt und vom 6—7 Tage bis zum 15n als »selbstständige, vom Darme getrennte Einstülpung besteht".

Gasser beweert ook, dat de ectodermale instulping, door zich naar boven en achteren sterk te verlengen, de Bursa Fabricii vormt, hoewel hij moet erkennen, dat de verlenging der instulping eenigszins op kosten van het lacunaire weefsel plaats grijpt.

Retterer komt zonder zeer nauwkeurig onderzoek ook tot het resultaat, dat de Bursa Fabricii ontstaat door de verlenging der ectodermale cloaca-instulping.

Ook Gadow houdt de bursa voor een derivaat van het Proctodaeum.

Ik kan tegenover deze uitspraken de positieve resultaten mijner onderzoekingen stellen en herhaal dat, mocht men ook bij Gallus domesticus al kunnen twijfelen omtrent de afkomst der Bursa Fabricii, de ontwikkeling van dit orgaan bij de groep der zwemvogsls ons ten klaarste bewijst, dat *de bursa is van hypoblastische natuur* en ontstaat alleen uit het lacunaire weefsel.

Ten slotte vragen wij ons af, welke is de phylogenetische beteekenis der Bursa Fabricii; met welke organen van andere gewervelde dieren is ze vergelijkbaar; wat kunnen we uit hare ontwikkeling omtrent hare natuur vaststellen?

Gaan we na, met welke organen vroegere onderzoekers de bursa Fabricii homoloog achtten, dan stuiten wij op zeer uiteenloopende meeningen.

Fabricius ab Aqua Pendente, de ontdekker van het orgaan, hield het voor een *receptaculum seminis*. Perrault en anderen vergeleken het met de *anaalklieren* van sommige mammalia (carnivora); Schneider meende, dat in de Bursa Fabricii de eieren een tijdlang opgenomen werden, om daar rijp te worden. Berthold hield ze voor de *pisblaas* der vogels, zoo ook Treviranus, terwijl Carus in de bursa een gemetamorphoseerd *respiratieorgaan* ziet. Huschke noemt haar een *primordiaalnier*. Grant houdt de bursa voor homoloog met *Cowper's klieren* bij de mammalia; Martin St. Ange ziet in de *glandula prostata* een homologon der Bursa Fabricii. Ahlwick houdt haar voor een *zweetklier*; Leijdig voor een *lymphklier*, enz. enz.

Uit de in dit hoofdstuk gegeven ontwikkelingsgeschiedenis der Bursa Fabricii blijkt genoegzaam, dat geen van deze homologiën houdbaar is. Zoover mij bekend is, is er in de rij der gewervelde dieren geen orgaan aan de cloaca aan te wijzen, dat in ontwik-

keling eenigszins met de Bursa Fabricii te vergelijken zou zijn. Wat ik in de literatuur over de ontwikkeling der cloaca bij andere Vertebraten heb kunnen vinden, leerde mij, dat daarbij tot nog toe geen enkel verschijnsel is waargenomen, dat aan de ontwikkeling der bursa bij vogels herinnert. Alleen kwam het mij bij lezing van het jongste artikel van Gadow (57) mogelijk voor, dat de »anal sacks" der *Chelonia*, die uit het urodaeum ontstaan, eenigszins vergelijkbaar zouden zijn met de Bursa Fabricii. Dit zou de ontwikkelingsgeschiedenis dier organen moeten leeren.

Analyseeren wij de feiten van de ontwikkeling der bursa dan komen wij tot het resultaat, dat, voordat de definitieve anaalopening doorbreekt, er zich een verbinding vormt tusschen het epiblast en een van het achtereinde der cloaca afkomstige holte, welke verbinding gelegen is *achter* de definitieve plaats van doorbraak der cloaca.

Geenerlei verband met de geslachtsorganen, nieren of allantois is aanwezig; we moeten dus alle homologiën, die op een dergelijk verband berusten, ter zijde stellen.

Aanvankelijk meende ik hier te doen te hebben met een ververbinding van het epiblast met den postanaaldarm en geloofde de Bursa Fabricii te mogen beschouwen als de aanduiding van een *primitieven anus*, die van functie veranderd was, nadat er zich later meer naar voren een secundaire anus ontwikkeld had. Ik meende deze hypothese reeds eenigszins bevestigd te zien door het vinden van de boven beschrevene smalle, achterwaartsche voortzetting van het lacunaire weefsel bij *Larus* en *Sterna*, die dan direct zou zijn ontstaan uit den postanaaldarm. Edoch, bij nader onderzoek bleek mij dit alles onhoudbaar. De eigenlijke postanaaldarm verdwijnt zoowel bij het hoen als bij andere species geheel en al, vóór dat het lacunaire weefsel optreedt; en de achterwaartsche voortzetting van dit weefsel bij de zwemvogels ontstaat, zooals boven beschreven is, niet uit den postanaaldarm, maar door een secundaire achterwaartsche uitgroeiing van het lacunaire weefsel.

Ziedaar dus weder »die Ochse am Berge".

De verschijnselen, die bij de ontwikkeling der bursa plaats grijpen, hebben volstrekt geen overeenkomst met den aanleg van de groote klieren van het darmkanaal; ook daaraan valt redelijkerwijze niet te denken.

Het feit, dat het lumen van het achterste gedeelte der cloaca eerst oblitereert, terwijl daarna eerst een deel daarvan een groote holte gaat vormen, om met de cloaca-instulping te gaan communiceeren, schijnt mij er wel op te wijzen, dat we hier met een secundair verschijnsel te doen hebben, en er geen belangrijke primitieve beteekenis aan toe te kennen is. Hoe het zij, alvorens er een onderzoek naar de ontwikkeling der cloaca van aanverwante Vertebraten is verricht, dat daarbij talrijke groepen omvat, kan men over de beteekenis van de verschijnselen, die bij de eerste ontwikkeling der Bursa Fabricii plaats grijpen, geen gegronde hypothese uitspreken.

IV.

DE ONTWIKKELING DER BURSA FABRICII

VAN DEN 11DEN BROEDDAG TOT AAN HET EINDE DER ONTWIKKELING IN HET EI.

In dit hoofdstuk wensch ik allereerst een overzicht te geven van de verdere ontwikkeling der Bursa Fabricii in haar geheel, in verband met de veranderingen, die de cloaca ondergaat gedurende den groei van het hoender-embryo, om daarna uitvoeriger de ontwikkeling van de follikels der bursa te bespreken; daarop volgt het resultaat van het onderzoek bij andere vogelsoorten, terwijl ten slotte de resultaten van vroegere onderzoekingen besproken worden.

Wij herinneren ons, dat de Bursa Fabricii in een hoender-embryo van tien dagen is aangelegd als een zakvormig orgaan van 0.805 mM. lengte en 0.428 breedte. (Zie vorig hoofdstuk, figuur 16). Inwendig is ze bekleed met een epithelium van 0.008 mM. dikte, dat, zooals we zagen, van hypoblastischen oorsprong is.

Reeds in dit stadium van ontwikkeling konden we opmerken, dat de wand der bursa niet overal meer even dik is, maar hier en daar verheffingen vertoont, terwijl het epithelium op enkele plaatsen kleine instulpingen gaat vormen. Naarmate nu de bursa zich vergroot en hooger tusschen rectum en wervelkolom opstijgt, nemen zoowel de verdikkingen van den wand als de epithelium-instulpingen in omvang en aantal sterk toe. Dit is het gevolg van den sterken groei van het weefsel en het epithelium, en weldra zien we daardoor talrijke onregelmatige plooien zich op de

binnenvlakte der bursa verheffen. Deze plooien hebben dit bij het hoen gemeen, dat ze alle verloopen van den fundus der bursa naar het ostium, ongeveer evenwijdig aan de lengte-as van het orgaan.

Reeds in een embryo van 11 dagen zijn deze plooien als zoodanig te herkennen. Ze nemen voortdurend in aantal en omvang toe, zooals blijkt uit de figuren 18—20.

De Bursa Fabricii zelve vergroot zich belangrijk.

In een embryo van 11 dagen is ze 1.472 mM. lang en 0.57 mM. dik (van voren naar achteren gemeten op sagittale doorsneden). Dezelfde afmetingen zijn voor oudere hoenderembryonen de volgende:

In een embryo van	12	dagen	1.49	mM. en 0.76 mM.
» » » »	13	» (fig. 31)	1.805	mM. en 1.33 mM.
» » » »	14	»	2.47	mM. en 1.05 mM.
» » » »	17	» (fig. 32. 34)	3.6	mM. en 1.43 mM.
» » » »	19	»	3.82	mM. en 1.14 mM.

Terwijl de lengte van het orgaan steeds toeneemt, zien we, dat de dikte daarmede geen gelijken tred houdt; sinds den 14den dag doet zich de bursa van voren naar achteren meer afgeplat voor. Dit is een gevolg van de grootere drukking in de buikholte, doordat een gedeelte van den dooierzak door de buikspieren omsloten en in de buikholte opgenomen wordt. Daardoor is de bursa in den allerlaatsten tijd der ontwikkeling in het ei zeer plat, zooals ook eenigszins blijkt uit figuur 36, die een dwarsche doorsnede voorstelt door de bursa van een 17 dagen oud embryo. De breedte van het orgaan in de richting van rechts naar links wordt door het platdrukken veel grooter. In een embryo van 15 dagen bedraagt ze 2.10 mM., in dat van 17 dagen (fig. 36) 3,135 mM.

Gedurende den groei der Bursa Fabricii heeft deze zich van een eigen wand voorzien en zijn er tal van ronde organen in opgetreden: de zoogenaamde »Follikels", die in een zoodanig aantal zich ontwikkelen, dat ze aan het einde der embryonale ontwikkeling den geheelen wand der bursa opvullen en mede aanleiding geven tot de vorming der reeds boven besproken overlangsche

plooien. In een embryo van 17 dagen (fig. 36) konden we reeds zeven groote en talrijke kleinere plooien tellen; aan het einde der embryonale ontwikkeling zijn er vijftien en meer aanwezig.

In de figuren 18, 19 en 20 heb ik getracht de verhouding van de Bursa Fabricii tot de cloaca weer te geven. Aanvankelijk communiceert alleen de Bursa Fabricii met de holte *E*, die niets anders is dan de oorspronkelijke epiblastische cloaca-instulping *E* (zie vorig hoofdstuk), die zich lateraalwaarts aanzienlijk verbreed heeft. Ongeveer op den 15den dag der ontwikkeling breekt het lumen van het darmkanaal door en ook dit mondt nu uit in dezelfde holte *E* [1]).

Deze holte gaat zich van nu aan sterk verwijden, vooral in een achterwaartsche richting. Dit wordt bevorderd, doordat de achterste lip van de uitwendige opening der cloaca een vrij breeden rand naar binnen omslaat (fig. 18—20 *r*), waardoor zich in den achterwand een soort van divertikel vormt, (»la poche post-anale"). Thans is de holte *E* haar definitieven toestand ingetreden en we herkennen in haar de onderste, epiblastische afdeeling (kamer) van de cloaca, het Proctodaeum [2]) (Pd.) der volwassen vogels. Het gedeelte van het darmkanaal, waarin de steel der allantois uitmondde (fig. 18—20 *A*), wordt de middelste afdeeling der cloaca, het Urodaeum (Ud.), terwijl het daarboven gelegen laatste gedeelte van het rectum (R.) zich tot de bovenste afdeeling der cloaca, het Coprodaeum (Cd.), verwijdt.

Hadden we dus aanvankelijk (op den 15den dag) een toestand, waarvan wij konden zeggen: *het darmcanaal mondt uit in de epiblastische uitvoergang der Bursa Fabricii:* door de verwijding van de laagste deelen van het darmkanaal en van die uitvoergang moeten we thans zeggen: *de Bursa Fabricii mondt uit in het proctodaeum* (fig. 20).

In den achterwand van het proctodaeum en in het bovenste nauwe gedeelte daarvan, de definitieve uitvoergang der bursa,

1) De bijzonderheden van dit proces worden hier niet vermeld. Ik kan daarvoor verwijzen naar de werken van Gasser, Retterer, enz.

2) Zie naar aanleiding dezer namen het overzicht der literatuur onder n°. 57 (pag. 35.

ontwikkelen zich talrijke buisvormige klieren. Deze hebben een geheel anderen bouw en ontwikkeling als de epitheelinstulpingen in de mucosa der Bursa Fabricii en mogen daarmede niet verward worden.

Wij zijn thans genaderd tot de beschrijving der histologische veranderingen, die optreden in de weefsels, waaruit de Bursa Fabricii is opgebouwd.

Allereerst komen hierbij in aanmerking de reeds meergenoemde »follikels". Zooals uit het overzicht der literatuur blijkt, hebben zich de verschillende onderzoekers over deze follikels zeer uiteenloopende meeningen gevormd. Ook hier zal het blijken, dat de nauwkeurige kennis van de ontwikkeling der organen een groote factor is voor het goede inzicht in den bouw en de beteekenis dier organen.

Het epithelium, dat de binnenvlakte der Bursa Fabricii bekleedt, is opgebouwd uit twee tot drie cellen-lagen, waarvan de cellen vrij regelmatig naast elkander liggen, doch nog geen eigenlijk cylinderepithelium vormen. Op den tienden dag en volgende dagen heeft het een gemiddelde dikte van 0.008 mM.

In een embryo van twaalf dagen vinden we in dit epithelium talrijke kleine verdikte plaatsen. Een dergelijke verdikte plaats geeft op verticale doorsnede een beeld als figuur 28. De toename in dikte geschiedt aan de onderzijde van het epitheel en schrijdt ook verder voort in een op de oppervlakte van het epitheel lood rechte richting. De ondergrens blijft steeds duidelijk zichtbaar, zooals in figuur 28 en volgende is weergegeven. Deze epitheelverdikkingen (f. k.) zijn de eerste aanleg der follikels; STIEDA noemde ze dan ook »*Follikelkeime.*"

De follikelkiemen, nu, nemen in den loop der ontwikkeling meer en meer in omvang toe, daarbij dieper en dieper in het subepitheliale weefsel indringend, niet ongelijk aan de wijze, waarop de haarfollikels in de huid zich ontwikkelen.

Ze nemen een bolronde gedaante aan en in een embryo van 15 dagen hebben vele reeds een diameter van 0,032 mM. Ze doen zich dan op doorsnede voor als in figuur 30 en 31.

Reeds in dit ontwikkelingsstadium kunnen we opmerken, dat de regelmatige rangschikking der kernen, die in het epitheel zelf steeds duidelijker wordt, in het middelste gedeelte der follikelkiem eenigszins verloren gaat.

Verder treft het ons, dat het subepitheliale weefsel daar, waar een follikelkiem er op rust, een geringe verandering ondergaat; uit de meer regelmatige rangschikking der kernen blijkt, dat de cellen zich daar ter plaatse eenigszins tegen de follikelkiem aanleggen, meer dan dit op de niet verdikte plaatsen van het epitheel het geval is. Naarmate de follikelkiem in grootte toeneemt, differentieert zich het subepitheliale weefsel daaromheen ook meer en meer, zoodat men eindelijk van een afzonderlijke laag kan spreken, die de follikelkiem omgeeft en het dikst is aan den fundus van den follikel [1]).

Hoe dit in zijn werk gaat, is in de figuren 30—35 afgebeeld. Terwijl het aantal der cellen, die direct om de follikelkiem liggen, sterk toeneemt, zien wij dat weldra een duidelijke grens dit gedeelte van het omringende weefsel afscheidt. Het orgaan, dat nu ontstaan is door de samenkomst van de epitheliale follikelkiem en de buitenste laag, die zich uit het subepitheliale weefsel differentieerde, noemen we een *follikel* [2]).

Wat ik aan canadabalsem-praeparaten van embryonen omtrent den histologischen bouw dezer follikels kon vaststellen, komt op het volgende neder:

Reeds in het ontwikkelingsstadium, dat afgebeeld is in figuur 33 en ontleend is aan een embryo van 17 dagen, hebben de cellen in het midden van de centrale massa van den follikel (de

---

1) Gemakshalve gebruik ik hier den naam van „*fundus*" voor dat gedeelte van den follikel, dat het meest verwijderd is van de oppervlakte van het epitheel, het diepste gedeelte; de naam „*top*" duidt dat gedeelte der centrale follikelmassa aan, dat vrij aan de holte der bursa ligt. (Fig. 32—34 t)

2) Hoewel dit orgaan niet te vergelijken is met een lymphatischen follikel, behoud ik echter den naam van *follikel*, om niet een geheel nieuwe nomenclatuur in te voeren.

oorspronkelijke follikelkiem) haar epitheliaal karakter grootendeels verloren. De cellen liggen niet meer zoo vast aaneengesloten en hangen door protoplasmatische uitloopers met elkander samen.

Bij de verdere ontwikkeling van den follikel, wordt dit steeds duidelijker zichtbaar; daardoor vertoont de centrale follikelmassa eindelijk een opeengepakte massa van cellen, die zeer doet denken aan het zoogenaamde lymphoïde weefsel van lymphklieren, solitaire follikels, enz. Slechts in de buitenste laag der centrale follikelmassa, waar ze grenst aan de buitenste laag van den follikel, blijven de cellen eenigzins haar epitheliaal karakter behouden; zooals ook in fig. 32—35 *p* is afgebeeld, hebben deze cellen een cuboïden vorm en liggen ze regelmatig naast elkander gerangschikt. Deze laag van cubische cellen zet zich direct voort in de onderste cellenlaag van het epithelium der bursa.

De cellen aan den top van den follikel ondergaan ook een verandering. Reeds in figuur 32 valt het ons namelijk op, dat de bovenste cellen van de centrale follikelmassa een meer geprononceerd epitheliaal karakter bezitten. Deze eigenaardigheid neemt, naarmate de follikel in ontwikkeling vooruitgaat, zeer toe (figuur 33 en 34). Daarbij welft zich de top eenigermate, zoodat hij in de bursa van een kuiken, dat juist uit het ei is gekropen (fig. 34), een soort van kleine papilla vormt, die in het lumen der bursa proëmineert. Terwijl dit plaats grijpt, komt de geheele follikel echter iets dieper onder de oppervlakte van het epitheel te liggen door den sterken groei van het omringende weefsel. Het gevolg daarvan is, dat we aan het einde der ontwikkeling in het ei den top des follikels vinden in een kleine verdieping van het epitheel, gedeeltelijk zelfs bedekt daardoor (figuur 34). De samenhang van het epitheel met de centrale follikelmassa blijft niettemin dezelfde.

Zooals reeds boven gezegd is, is de centrale follikelmassa steeds door een scherpe grenslijn gescheiden van de haar omgevende *periphere follikelmassa*. Deze grens is *steeds* te vinden op alle doorsneden, die den follikel in gunstige richting treffen. De periphere follikelmassa zelve bestaat eveneens uit cellen, die klein en zeer dicht opeengepakt zijn en iets op lymphoide follikelcellen gelij-

ken, evenals de middelste cellen der centrale massa, waarvan ze dan ook microscopisch niet te onderscheiden zijn. Hier en daar ziet men bindweefselachtige vezelen door die cellenmassa verloopen, die onderling een fijn netwerk schijnen te vormen. Reeds vroeg treden bloedvaten in deze laag in en vormen er een net van capillaria.

Aanvankelijk is de periphere follikelmassa door een niet zeer duidelijke, maar langzamerhand scherper voor den dag komende grenslijn gescheiden van het weefsel, waarin de follikels zijn ingebed (het *stroma* der auteurs) en dat zich, aanvankelijk het gewone embryonale weefsel, langzamerhand tot vezelachtig bindweefsel met talrijke spoelcellen heeft gedifferentiëerd. Dit bindweefsel neemt slechts zeer weinig volumen in de bursa in en vormt eindelijk niet veel meer dan tusschenschotten tusschen de follikels. Het aantal dezer follikels neemt intusschen enorm toe; in de bursa van een negentien dagen oud hoenderembryo trof ik nog follikelkiemen aan in de eerste stadiën van ontwikkeling. Aan het einde van de embryonale ontwikkeling vullen ze reeds bijna de geheele massa van de bursa op en geven aanleiding tot het ontstaan van de reeds meer genoemde overlangsche plooien, die zich in de holte der Bursa Fabricii verheffen.

Het epithelium, dat den geheelen binnenwand en al deze plooien bekleedt, verliest ook meer en meer zijn embryonaal karakter en doet zich aan het einde van de ontwikkeling in het ei in zijn definitieven toestand voor; het is dan opgebouwd uit meerdere cellenlagen, waarvan de bovenste uit cylindercellen, de andere uit meer ronde cellen bestaan (Fig 34). Op vele plaatsen vormt het epithelium kleine buisvormige, blinde instulpingen, die zeker voor een deel haar ontstaan te danken hebben aan de onregelmatige verdikking van den wand der bursa door de toename der follikels, maar ook zonder twijfel voor een deel aan den sterken actieven groei van het epithelium zelf.

Bij het nauwkeurig doorzien van volledige seriën doorsneden door bursae in verschillende stadiën van ontwikkeling blijkt, *dat voortdurend, ook aan het einde der embryonale ontwikkeling, de*

centrale massa van alle follikels direct blijft samenhangen met het epithelium, op de wijze als dit in figuur 34 is afgebeeld, *hetzij aan de oppervlakte der plooien, hetzij in de diepte der blinde epitheel-instulpingen.* Dit feit zal nader in dit hoofdstuk en ook later nog besproken worden; ik leg er daarom reeds hier nadruk op: want werkelijk is er bij het nagaan van opvolgende doorsneden niet één follikel te vinden, wiens directe samenhang met het epitheel niet kan worden aangetoond.

Eindelijk moeten wij nog een blik slaan op de wijze, waarop zich de Bursa Fabricii van een eigen spierwand voorziet. Hiervan heb ik het volgende kunnen constateeren:

Reeds zeer vroeg vormt zich — zooals wij vroeger zagen — om het epithelium der in wording zijnde Bursa Fabricii een laag van dichter embryonaal weefsel. Deze laag differentieert zich meer en meer en op den dertienden dag der embryonale ontwikkeling vinden we aan haar buitenzijde een uiterst dun laagje gladde spiervezelen, dat zich daar uit de embryonale elementen vormt. Deze vezelen loopen circulair om de bursa (in een vlak loodrecht op haar lengte-as), doch reeds leggen zich eenige weinige vezelen ook in andere richtingen. Dit dunne laagje spiervezelen verdikt zich in den loop der verdere ontwikkeling tot een duidelijken spierrok, die in een embryo van 17 dagen een gemiddelde dikte van 0.032 m M. heeft. Later vertoont hij zich niet meer overal even dik: gewoonlijk is aan de (naar den achterwand der cloaca gerichte) voorzijde de spierrok zeer dun, op eenige plaatsen aan de achterzijde veel dikker, doordat zich daar ter plaatse vezelen, die tot den wand der cloaca behooren, bij die der bursa voegen. Dit is verschillend bij verschillende geslachten en later zal hier nader op gewezen worden.

De vezelen van den spierrok der bursa verloopen aan het einde der embryonale ontwikkeling in alle richtingen, elkander bundelsgewijs kruisend.

Bij andere groepen van vogels heb ik, wat de verdere ontwikkeling der Bursa Fabricii betreft, de hier volgende gegevens kunnen verzamelen en wel aan embryonen van *Perdix cinerea*,

Larus argentatus, *Sterna cantiaca*, *Anas tadorna*, *Fringella sp*, en *Rhea Americana*.

Bij al deze genera, alleen Rhea uitgezonderd, was de verhouding der Bursa tot de cloaca volkomen dezelfde als bij Gallus domesticus; de histologische bouw van het epitheel, van het bindweefsel en van den spierrok en ook de ontwikkeling der follikels kwamen in allen deele overeen met het bij het hoen gevondene. Steeds was ook aan alle follikels de directe samenhang van de centrale massa met het epithelium aan te toonen. Alleen bij Rhea werden, zooals hier onder blijken zal, zeer afwijkende toestanden aangetroffen.

Perdix cinerea.

Onderzocht werden vier embryonen, afkomstig uit één nest en in hetzelfde stadium van ontwikkeling verkeerend. De bursae werden alle op verschillende wijze gehard, namelijk in alcohol, sublimaat, chroomzuur 1% en Kleinenberg's picrinzwavelzuur.

De embryonen waren reeds zeer ver ontwikkeld en blijkbaar op het punt van uit het ei te komen: de rest van den dooierzak was reeds geheel in de buikholte opgenomen.

De bursae dezer embryonen wijken in geen opzicht af van die van Gallus-embryonen van ongeveer 19 dagen. Slechts zijn alle afmetingen kleiner. Haar lengte bedraagt 2.85 mM, de dikte slechts 0.715 mM.

Talrijke plooien bevinden zich op den binnenwand der bursa. Reeds is een groot aantal follikels gevormd, die zich evenzoo voordoen als de in figuur 33 afgebeelde follikels van hoenderembryonen.

Een spierrok is ook aanwezig, doch slechts als een zeer dunne membraan.

Larus argentatus.

Twee verschillende ontwikkelingsstadiën kon ik onderzoeken: één embryo, dat naar mij voorkwam, in ontwikkeling gelijk te stellen was met een hoender embryo van 17 dagen en één dat reeds op het punt van uitkomen was.

De bursa van het eerste embryo werd in dwarscoupes gesne-

den. Haar dikte bleek te bedragen 1.47 mM., haar breedte 3.1 mM. Opmerkelijk is het, dat de dorsale wand der bursa in dit stadium een veel grootere dikte heeft dan de vóórwand; terwijl de eerste op doorsnede 0.903 mM. mat, was de laatste slechts 0.309 mM. dik.

Terwijl we bij de tot nog toe besproken groep van vogels steeds een groot aantal overlangsche plooien in de bursa vonden, treffen we hier een toestand aan, die daar in zekeren zin het tegenovergestelde van is. Hier toch heeft de wand een aanzienlijke dikte (zooals ook uit de bovenstaande cijfers blijkt) en wordt doorboord door tal van vertakte kanalen (e. g.), die alle met epithelium zijn bekleed. Op doorsnede verkrijgt men den indruk, alsof zich in den wand der bursa talrijke kleine, onregelmatige, afgesloten holten bevinden; vervolgt men echter deze holten in een serie van opeenvolgende doorsneden, dan ziet men, dat het slechts de doorsneden zijn van even zoovele kleine gangen, die zich tot grootere vereenigen en eindelijk in de holte der bursa uitmonden.

In het epithelium, dat deze gangen bekleedt, treft men talrijke sterk verdikte plaatsen aan. Deze epitheelverdikkingen zijn niet anders dan de follikelkiemen, die we in de Bursa Fabricii van het hoen hebben leeren kennen. Ze wijken van deze ook in bouw volstrekt niet af en doen zich voor als de in fig. 28—32 afgebeelde follikelkiemen van Gallus embryonen.

De spierrok dezer Bursa is, vooral aan de dorsale zijde, vrij dik; dikker ten minste, dan ze in hoenderembryonen ooit zijn zal.

In het tweede, oudere embryo droeg alles de kenmerken van verdere ontwikkeling. De Bursa Fabricii, die in dwarsche en sagittale coupes gesneden werd, had de volgende afmetingen: lengte 7 mM., breedte 5.60 mM., dikte 2.10 mM. (zie figuur 39).

Het verschil in dikte van vóór- en achterwand is hier grootendeels verloren gegaan en alleen bewaard in het onderste gedeelte, waar de bursa langzamerhand in haar uitvoergang overgaat. De uitvoergang zelf is vrij lang; (1.81 mM).

Zoowel de epitheelgangen, als de follikels zijn, in vergelijking met het eerste embryo, in grootte toegenomen. Vele follikels heb-

ben reeds een diameter van 0,123 mM. en komen in bouw overeen met den in figuur 33 afgebeelden follikel van een hoenderembryo.

Sterna cantiaca.

Van deze vogelsoort heb ik één embryo kunnen onderzoeken, dat op het punt van uitkomen was.

De Bursa Fabricii van dit embryo is 4,5 mM. lang, 2,75 mM. breed en 2,04 mM. dik. In allen deele komt haar bouw volkomen overeen met hetgeen we bij *Larus*-embryonen vonden: een uitvoerige beschrijving kan daarom achterwege blijven. Slechts valt op te merken, dat de holte der bursa ook relatief veel kleiner is dan bij Larus, zoo ook de gangen, die den wand der bursa doorboren, misschien door de aanwezigheid van een zeer groot aantal follikels, die ook reeds verder ontwikkeld en grooter zijn dan de in figuur 39 afgebeelde follikels van het Larus-embryo. Slechts daar, waar een follikel met het epitheel van een der gangen samenhangt, is deze laatste eenigszins verwijd, wat trouwens ook bij Larus het geval is.

Anas tadorna.

Onderzocht werden twee embryonen; één, waar nog een groote dooierzak werd aangetroffen en één, dat reeds dicht bij het einde der embryonale ontwikkeling was.

De bursa van het eerste embryo herinnert in alles aan die van een hoenderembryo van 11 dagen. Ze is 1.615 mM. lang en 0.523 mM. dik. De plooien, die zich weldra op de binnenvlakte zullen verheffen, zijn nog slechts als kleine verdikkingen van den wand aangelegd, waartusschen het epithelium indringt. Van follikelkiemen is nog geen spoor te ontdekken. Ook de doorbraak van de cloaca naar buiten heeft nog niet plaats gevonden.

Het tweede embryo had een flink ontwikkelde Bursa Fabricii. Ze was 8.5 mM. lang en slechts 2.30 mM. breed en 1.71 mM. dik. Ze heeft dus reeds den vorm, die, gelijk we in het volgende hoofdstuk zullen zien, eigenaardig is aan de familie der *Lamellirostres*, namelijk een langgerekten cylindervorm. Een andere eigenaardigheid van deze groep, het voorkomen van twee

groote, overlangsche plooien aan den achterwand der bursa, vond ik hier niet terug; talrijke plooien verheffen zich aan de binnenzijde; ze zijn zeer onregelmatig en doorboord door vele epitheelinstulpingen, zoodat het geheel geacht kan worden een tusschenvorm te zijn tusschen de bursa van het hoen met haar vele, vrij regelmatige plooien en die der Laridae met haar dikken wand, doorboord door sterk vertakte epitheelgangen. In het volgende hoofdstuk zal hier nader op teruggekomen worden.

De follikels zijn nog slechts in betrekkelijk klein aantal voorhanden; de meest ontwikkelde verkeeren in het in fig. 33 afgebeelde stadium. In bouw verschillen ze ook werkelijk niet van die van het hoen. De spierrok is weinig ontwikkeld en niet overal even dik.

Fringilla sp.

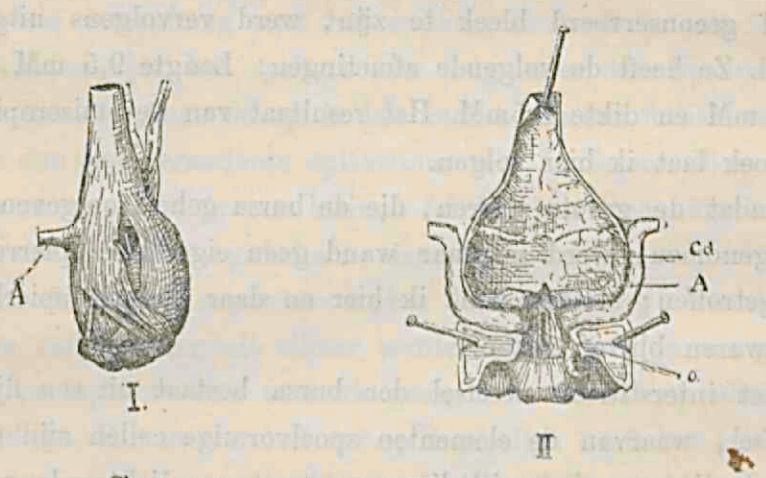
Onder eenige eieren van een mij onbekende Fringilla-soort was er één, dat een levend embryo van 24 mM. bevatte. Uit het onderzoek der Bursa Fabricii van dit embryo bleek, dat ze 1.04 mM. lang is; 0.523 mM. is haar grootste dikte. Ze is peervormig, zeer smal toeloopend naar den 0.33 mM. langen, zeer nauwen uitvoergang. De wand is betrekkelijk zeer dik, waardoor de holte der bursa gering wordt (0.104 mM. breedte). De wand is geheel opgepropt met reeds vrij ver ontwikkelde follikels van 0.13 mM. diepte bij 0.095 mM. breedte. De meest peripheer gelegen follikels hangen met het epithelium samen door zeer fijne epitheelinstulpingen, waarvan het lumen, door de overvulling van den wand met follikels, meestal uiterst klein is.

Rhea Americana.

Ik was zoo gelukkig, de Bursa Fabricii te kunnen onderzoeken van een embryo van Rhea [1]), dat van de kruin tot de stuit, over den rug gemeten, 24 cM. lang was. Ik zal den bouw hiervan uitvoerig moeten behandelen, omdat juist het al of niet voorkomen der bursa en haar structuur bij de struisachtige vogels een questieus punt is in de literatuur over de Bursa Fabricii.

1) Tot anatomisch onderzoek welwillend afgestaan door Prof. Max Weber te Amsterdam.

Bij het uitprepareeren van de cloaca uit het lichaam van het embryo was het aanvankelijk, alsof er geen bursa aanwezig was, doch bij nader onderzoek bleek ze niet, zooals bij de andere vogels, vrij tusschen cloaca en sacrum in de buikholte te liggen, maar geheel te zijn bedekt door breede overlangsche spierbundels, die een deel uitmaken van de musculatuur van cloaca en rectum.



Cloaca van een embryo van Rhea Americana.
I. Van terzijde. II. Van voren opengeknipt en uitgespreid.

De hierbij gevoegde figuur I is een schets, waarop de cloaca in natuurlijke grootte, van terzijde gezien, is afgebeeld. A is de afgesneden steel der allantois. Aan weerszijden treden het vas deferens en de ureter tusschen het zeer gecompliceerde spierstelsel der cloaca door naar buiten. Een dorsaalwaarts gerichte verdikking van het geheel wijst op de aanwezigheid van de Bursa Fabricii daar ter plaatse onder de spiermassa. Boven deze verdikte plaats dringen mediaan een paar bloedvaten en zenuwen naar binnen.

De cloaca werd in 't midden der voorzijde opengesneden, zoodat de sneevlakte door de geheele lengte van den allantoïssteel viel. Figuur II is een afbeelding van deze opengesneden cloaca. Evenals bij alle andere vogels bestaat ze uit drie afdeelingen; de bovenste (Cd) is eenvoudig een verwijding van het onderste uiteinde van het rectum, het coprodaeum: de middelste is dat deel van de cloaca, waarin de allantois uitmondt, het uro-

daeum; de onderste eindelijk, het epiblastische proctodaeum, vormt een divertikel in den achterwand der cloaca. In deze onderste afdeeling mondt ook hier de Bursa Fabricii uit met een spleetvormige opening met eenigszins hobbelige randen (o), waardoor men dadelijk in de holte der bursa komt: een eigenlijke uitvoergang is niet voorhanden.

De Bursa Fabricii, die evenals het geheele embryo, uitstekend geconserveerd bleek te zijn, werd vervolgens uitgeprepareerd. Ze heeft de volgende afmetingen: Lengte 9,5 mM, breedte 7.9 mM en dikte 3,5mM. Het resultaat van het miscropisch onderzoek laat ik hier volgen.

Nadat de groote spieren, die de bursa geheel omgeven, waren weggenomen, werd in haar wand geen eigenlijke spierrok meer aangetroffen; slechts vond ik hier en daar kleinere spierbundels, die waren blijven zitten.

Het interstitieele weefsel der bursa bestaat uit een fijn bindweefsel, waarvan de elementen spoelvormige cellen zijn (Fig. 38 sp. c.), die, waar het epithelium er op rust, een dichtere laag vormen.

De plooien, die zich in de holte der bursa verheffen, hebben den vorm van zeer dunne steeltjes en lamellen, die een hoogte bereiken van ten hoogste 1,15 mM.

De geheele binnenwand is bekleed met een epithelium, dat uit meerdere cellenlagen is opgebouwd.

Een zeer afwijkenden aanblik biedt een doorsnede door deze bursa echter, doordat de follikels niet ingebed zijn in den wand, maar uitpuilen in de holte der bursa en als fungusvormige, gesteelde organen op den binnenwand zitten. (Figuur 37). Op doorsnede doet dit denken aan een tros van gesteelde vruchten.

Aanvankelijk aarzelde ik, aan deze organen den naam van follikel te geven, maar de overeenkomst met de follikels bij andere vogels is te groot, dan dat we hier aan iets anders zouden kunnen denken. Gaan we nauwkeurig de structuur dezer follikels na, dan vinden we het volgende:

De ontwikkeling der follikels heeft hier blijkbaar in omgekeerde richting plaats gehad: de epitheelverdikkingen zijn niet

in het subepitheliale weefsel ingedrongen, maar zijn in het lumen der bursa gaan proëmineeren. Daardoor ligt het epitheliale gedeelte van den follikel, dat elders de centrale follikelmassa vormt, bij Rhea aan de buitenzijde, terwijl het bindweefselachtige gedeelte, dat bij de andere vogels de periphere follikelmassa was, hier het midden van den follikel inneemt. Beide elementen zijn ook hier steeds door een scherpe grenslijn van elkander gescheiden (figuur 38).

De directe samenhang met het epitheel is steeds in alle follikels te vinden, ja, het springt hier nog meer dan bij andere vogels in het oog, hoe de epitheliale massa van een follikel niets anders is dan het veranderde epithelium zelf. In figuur 38 is een verticale doorsnede door een kleinen follikel van Rhea afgebeeld en men ziet, hoe het epithelium, daar waar het een follikel bekleedt, in dikte toeneemt: er treden lacunen in op, waardoor de enkele cellen meer uit elkaar worden gedrongen en eenigermate een protoplasmatisch netwerk gaan vormen, dat op adenoid weefsel gelijkt. Het meerendeel der epitheelcellen heeft het epitheliale karakter verloren, en gelijkt eenigzins op lymphoïde cellen: Ze kenmerken zich onder anderen, doordat de kern zich donkerder laat kleuren. De buitenlaag van de epitheliale massa wordt steeds gevormd door platte veelhoekige epitheelcellen, die een soort plavei-epitheel vormen. (figuur. 38. pl.).

Zooals reeds boven gezegd werd, is er steeds een scherpe grens te vinden tusschen dit epitheliale gedeelte en de binnenste follikelmassa, die hier de periphere laag der andere vogels representeert. Terwijl die periphere laag echter steeds in oudere stadiën door een scherpe grens van het omgevende interstitieele bindweefsel werd gescheiden, gaan hier beide geleidelijk in elkander over. Een gedeelte van het subepitheliale weefsel namelijk dringt vergezeld van eenige bloedvaatstakjes door den nauweren steel in den follikel. Daar verliest het zich langzamerhand in een opeenhooping van cellen, die ook een lymphoïd karakter dragen en volkomen gelijken op de epitheloïde cellen van de binnenste follikelmassa. In figuur 38 heb ik getracht deze histologische détails weer te geven.

Het blijkt uit het bovenstaande, dat de follikels bij Rhea in werkelijkheid uit dezelfde elementen zijn opgebouwd als bij de andere vogels: men heeft ze, als 't ware, slechts weder naar binnen om te stulpen, om een orgaan te verkrijgen, volkomen vergelijkbaar met de follikels der overige door ons beschrevene Bursae Fabricii. Dit feit is, als de proef op de som, tevens het bewijs van de juistheid onzer beschouwingen over den bouw der der follikels bij andere vogels.

Toch deed zich nog één vraag bij mij voor. Wij vinden zoowel in het epitheliale als in het uit het subepitheliale weefsel gedifferentieerde gedeelte van den follikel, steeds een groote massa cellen, die eenigszins het uiterlijk van lymphoïde cellen hebben en volkomen op elkaar gelijken. Is het nu ook mogelijk, dat al deze cellen één oorsprong hebben? Met andere woorden: zijn de donkere cellen in de epitheliale follikelmassa gedifferentieerde epitheelcellen of zijn ze misschien in het subepitheliale weefsel ontstaan en vandaar uit in het epithelium ingedrongen?

Werkelijk pleit het gelijke voorkomen van beide wel eenigszins voor deze laatste meening. Toch mogen wij hiertoe niet besluiten. De grens tusschen beide elementen, die zich op niet te peripheer uitgevallen doorsneden steeds als een onafgebroken scherpe lijn voordoet, zou nog geen afdoend bezwaar zijn: ik herinner slechts aan het uittreden van lymphcellen uit de op doorsnede toch ook scherp begrensde capillaria, door epithelia enz. Het bewijs echter, dat werkelijk alle cellen der epitheliale massa gedifferentieerde epitheelcellen zijn, wordt mijns inziens geleverd door het feit, dat bij alle andere vogels, die in dit hoofdstuk beschreven zijn, de schijnbaar lymphoïde cellen het eerst optreden *in het midden van de follikelkiem*, *waarvan de buitenste laag cellen nog lang een meer epitheliaal karakter blijft behouden.* (zie fig. 32—35). Het is dus niet denkbaar, dat hier deze cellen uit de omgeving zouden zijn ingedrongen. Wij mogen dit dus ook bij Rhea niet aannemen.

De literatuur, waarmede wij in dit hoofdstuk hebben rekening te houden, bepaalt zich tot de verhandelingen van Bornhaupt

(42), Stieda (46) en Retterer (50), welke allen de ontwikkeling der Bursa Fabricii in hun onderzoek opnamen, zooals uit het aan 't begin dezer verhandeling gegeven literatuur-overzicht is gebleken.

Bornhaupt, die, zooals in het vorige hoofdstuk bleek, een zeer juist inzicht had in de eerste ontwikkeling der Bursa Fabricii, beschrijft ook de verdere ontwikkeling van dit orgaan in hoofdzaak zeer naar waarheid. Slechts laat hij de follikelkiemen eerst op den vijftienden dag als kleine »Knötchen" in het epithelium optreden: wij hebben gezien, dat de eerste follikelkiemen reeds in een embryo van twaalf dagen te vinden zijn. Zeer juist meende Bornhaupt, dat de follikels aan één pool verbonden bleven met het epitheel, doch hij wist nog niet, dat ieder follikel uit twee verschillende elementen wordt opgebouwd.

Stieda bevestigt, zooals we gezien hebben, in het algemeen de resultaten van Bornhaupt en geeft daarenboven een nauwkeurige beschrijving van de ontwikkeling der follikelkiemen, waaruit hij de bewijzen put voor zijn meening, dat de follikels niet als Peijer's- of lymphatische follikels mogen beschouwd worden.

Bij inzage van 't geen in het literatuur-overzicht daarover voorkomt, zal blijken, dat het resultaat van mijn onderzoek dat van Stieda op de meeste punten bevestigt. Deze onderzoeker komt echter tot de conclusie, dat aan het einde der embryonale ontwikkeling nog slechts enkele follikels met het epithelium samenhangen, de meeste zich geheel daarvan afgesnoerd hebben. Had hij seriën van doorsneden kunnen bestudeeren, zonder twijfel zou het dezen kundigen onderzoeker niet ontgaan zijn, dat werkelijk alle follikels met het epithelium blijven samenhangen. Een kleine aanmerking op Stieda's figuren is nog, dat de grenslijn (op zijn tweede figuur uit de ontwikkeling van de follikelkiem) tusschen de follikelkiem en het epithelium, waarin ze zich bevindt, in werkelijkheid niet bestaat; bij sterkere vergrooting blijken de epitheliumcellen daar ter plaatse slechts eenigszins dichter opeen gepakt, waardoor de kernen zich wat langer en smaller voordoen (Fig 31—34). Zoodoende krijgt het epithelium daar een

iets donkerder aanzien. Ook is de bouw van het epithelium niet zoo schematisch, als Stieda dien afbeeldt.

Ten slotte rest ons nog de bespreking van RETTERER's verhandeling. Deze onderzoeker komt tot resultaten, geheel strijdig met die van Stieda en ook van mijne onderzoekingen: ik zal zijne zeer uitvoerige behandeling van het onderwerp niet in alle détails weerleggen: slechts wil ik wijzen op hetgeen mijns inziens in hoofdzaak tegen zijne voorstelling is in te brengen.

Hij beweert dat de follikels ontstaan als verdikkingen van het epithelium, *die zich alle reeds na drie of vier dagen afsnoeren van het epitheel en waarin aan alle zijden het omringende weefsel ingroeit, 't welk zoodoende een bindweefselnet vormt, dat zich tusschen de epitheliale elementen zoowel van de centrale als van de periphere follikelmassa bevindt.*

Dat Retterer tot deze meening kwam, is mijns inziens grootendeels te verklaren uit het feit, dat hij niet alleen geen seriën van doorsneden maakte, maar zich geheel bepaalde tot oude en vrij gebrekkige methoden van onderzoek. Zijne figuren dragen daar ook in hooge mate de sporen van. Men beschouwe bijvoorbeeld zijn fig. XVII pl. XIX, en lette op den bouw van het epitheel en van de follikelkiem, op de ongelijksoortigheid der daarin voorkomende elementen, op den spitsen vorm der follikelkiem, en men zal tot de overtuiging komen, dat dit geen goede verticale doorsnede door een zeer jongen follikel kan voorstellen, doch misschien een scheeve, tangentiale doorsnede door een ouder stadium. Op alle figuren van Retterer zijn dergelijke aanmerkingen te maken, niet het minst op die, welke duidelijk moeten maken, hoe het bindweefsel in de epitheliale elementen ingroeit en daarin een netwerk vormt (Fig XIX e.a.). Ik neem van deze voorstelling dan ook niets aan: in het volgende hoofdstuk zal worden aangetoond, dat van een fijn bindweefselnet in de centrale follikelmassa geen sprake kan zijn; op blz. 74 heb ik de questie van het al of niet bestaan eener onderlinge uitwisseling van de verschillende elementen in den follikel reeds besproken, en we zagen dat, zoo men bij Rhea Americana ook al een dergelijke

uitwisseling zou willen aannemen, men de op lymphoïde cellen gelijkende elementen van het epitheliale gedeelte dan zou moeten beschouwen als afkomstig van het subepitheliale weefsel; maar geen oogenblik zou men dit kunnen aannemen van de werkelijk eenigszins een netwerk vormende overige cellen van de epitheliale follikelmassa. En wat betreft de bewering, dat de follikels zich na drie dagen van het epithelium afsnoeren, diene het volgende: Waar hij op één doorsnede (als in zijn fig. XVI. pl. XVIII) den samenhang van vele follikels met het epithelium niet *ziet*, besluit hij dadelijk, dat die dan ook niet meer *bestaat*, spreekt verder over» *follicules clos*," beschrijft hoe de afsnoering plaats grijpt en bestrijdt Stieda, die beweerde dikwijls ook later nog follikels aangetroffen te hebben, die nog niet van het epitheel afgesnoerd waren.

Ik behoef hiervoor eenvoudig naar de eerste de beste mijner seriën van doorsneden te verwijzen, om het tegendeel te kunnen volhouden. Overigens is hierover in den loop van deze literatuurbespreking reeds genoeg gezegd en ook in het volgende hoofdstuk hoop ik hierop nog terug te komen.

In overeenstemming met zijn meening, dat alle follikels zich reeds spoedig afsnoeren, beschouwt Retterer de epitheelgangen in den wand der Bursa Fabricii ook als eenvoudige blinde instulpingen, die in geenerlei verband met de follikels staan, hoogstens de peripherie des follikels even raken.

Met een enkel woord wil hier ook nog de verhandeling van Alesi (44) memoreeren, voor zooverre betreft zijne beschrijving van de Bursa Fabricii van Rhea Americana.

Hij zag aan een volwassen exemplaar ook de eigenaardigheid, dat de follikels trosvormig op steeltjes bij elkander zitten. Alesi's afbeelding van dezen toestand (l.c. fig. 11) komt vrij wel overeen met mijn figuur 37. Waar hij echter de fijnere structuur der bursa beschrijft, kan ik hem niet volgen; hij ziet de laag van subepitheliaal bindweefsel aan voor een laag van elastische vezelen (membrana elastica) en meent ook, dat de follikels bij Rhea volkomen gelijk zijn aan die van andere vogels. Wel beschrijft

hij de bursa van een volwassen exemplaar, maar ik geloof, op grond van 't geen we bij een reeds ver ontwikkeld embryo zagen, te mogen besluiten, dat deze onderzoeker den waren aard der follikels enz. niet herkend heeft en dat ook in zijn exemplaar de bouw van het orgaan was, zooals ik dien in dit hoofdstuk heb aangegeven.

IV.

DE POSTEMBRYONALE ONTWIKKELING EN DE VOLWASSEN BURSA.

Wij hebben in de vorige hoofdstukken gezien, hoe zich de de Bursa Fabricii bij de vogels ontwikkelt.

Aan het einde der embryonale ontwikkeling is ze een zakvormig orgaan, dat achter in het proctodaeum uitmondt en uit de volgende deelen bestaat. Een *tunica serosa*, (de meer of minder volledige bekleeding met de serosa der lichaamsholte), een *tunica muscularis* (uit gladde spiervezelen bestaande) en een *mucosa*, met epithelium bekleed en in zich bevattende een groot aantal zoogenaamde follikels, die veel overeenkomst bezitten met lymphoïde follikels, doch reeds door hunne ontwikkeling toonden daarmede volstrekt niet identisch te zijn.

Thans gaan wij over tot de beschrijving der Bursa Fabricii in hare verdere ontwikkeling in den jongen vogel en in volwassen staat.

Zooals in de inleiding reeds werd opgemerkt en ook in het historisch overzicht herhaaldelijk vermeld werd, bestaat de Bursa Fabricii bij de meeste vogels slechts korten tijd. Het gevolg hiervan was dan ook, dat ik in vele vogels òf in het geheel geen bursa vond, òf nog slechts een rest daarvan. Alle deze gevallen wensch ik in het laatste hoofdstuk nog nader te bespreken. In dit hoofdstuk vinden dus alleen die gevallen een plaats, waar ik een bursa aantrof, die nog geen spoor van atrophie of degeneratie vertoonden.

Na een systematischen opgave van de resultaten van mijn onderzoek bij de verschillende groepen van vogels volgt een beschouwing over de elementen der Bursa Fabricii afzonderlijk, in verband met de bestaande literatuur over het onderwerp.

Gallus domesticus.

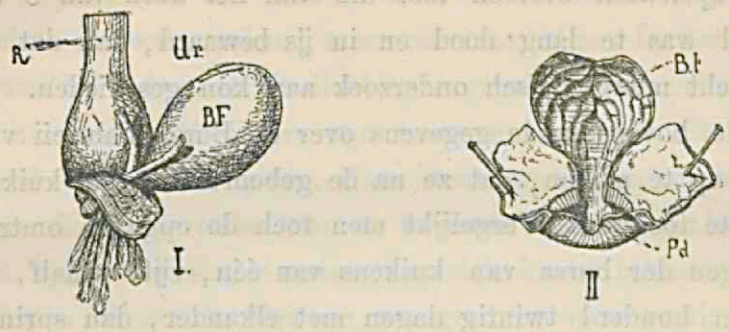
Onderzocht werden hoenders van 5 *dagen*, 12 *dagen*, 8 *weken*, en 4 *maanden* en eenige exemplaren van 2 en 3 maanden die voor meer histologisch onderzoek werden gebruikt.

De *Bursa Fabricii* van het kuiken van 5 dagen kwam reeds in het vorige hoofdstuk ter sprake; ook werd daar reeds verwezen naar figuur 20, waarop de verhouding van het orgaan en zijn uitvoergang tot de cloaca is weergegeven. Deze bursa was 5.75 mM. lang, 3.20 mM. dik en eveneens ruim 3 mM. breed. Ze communiceert met de cloaca door een vrij lange en ruime uitvoergang. Op de binnenvlakte verheffen zich talrijke plooien; in de mucosa bevinden zich de follikels, die denzelfden bouw bezitten als de op pag. 64 e. v. beschreven follikels van een juist uitkomend kuiken. Ze zijn echter in grootte toegenomen: de grootste meten 0.145 bij 0.190 mM. Ook hier doet zich de periphere follikelmassa donkerder voor dan de met het epithelium samenhangende centrale massa; beide zijn steeds door een duidelijke grenslijn van elkander gescheiden. Tusschen de follikels vinden we een weinig bindweefsel.

De spierrok der bursa is vrij sterk ontwikkeld. Ze is 0.07 mM. —0.04 mM. dik; de vezelen loopen tamelijk onregelmatig door elkander, kruisen elkander bundelsgewijze. Toch is op dwarsche doorsnede gemakkkelijk te herkennen, dat de buitenste laag door transversale, de binnenste hoofdzakelijk door longitudinale vezelen wordt gevormd.

In het *kuiken van* 12 *dagen* vond ik de bursa als een eivormige zak, 9.5 mM. lang, 6 mM. breed en 4 mM. dik. De hier in den tekst bijgevoegde figuren vertoonen: I, de bursa met de cloaca, van terzijde gezien; ze mondt tusschen de ureteren in de

cloaca uit; II, de cloaca met de bursa van voren opengeknipt en uitgebreid: hierdoor worden de talrijke plooien zichtbaar, die zich



„Bursa Fabricii van Gallus domesticus (12 dagen oud)".

tot 1 mM. hoogte op de mucosa verheffen. In de vrij wijde uitvoergang zijn geen plooien aanwezig.

De follikels hebben een diameter van 0.21—0.35 mM., met de bursa zijn ze dus ook in grootte toegenomen.

In een jong *hoen van* 8 *weken* is de bursa nog meer peervormig, 17 mM. lang en ongeveer 24 mM. in omtrek. Op de mucosa verheffen zich veertien lange plooien, die allen evenwijdig verloopen van den fundus naar het ostium der bursa; de meeste bereiken een hoogte van 4 mM. en een dikte van $2^1/_2$ mM.

Figuur 43 is een afbeelding van een dwarsche doorsnede door zulk een plooi. De follikels hebben zich bij hunnen groei tegenelkander afgeplat en zijn van rond, veelhoekig geworden. Vergelijkt men de follikels van deze volwassen bursa met figuur 34 dan blijkt, dat de structuur eigenlijk geheel dezelfde is gebleven; de top van den follikel is echter niet even zooveel in grootte toegenomen, zoodat ze nu in verhouding tot den geheelen follikel veel kleiner van omvang is. De samenhang van de centrale massa met het epithelium is volkomen dezelfde gebleven. Waar de follikels iets dieper in de mucosa liggen, vinden we kleine epitheelinstulpingen, die dien samenhang mogelijk maken.

Het epithelium heeft een dikte van 0.024 mM.

De spierrok meet op doorsnede gemiddeld 0.26 mM.; ook hier is de binnenste, dikkere laag opgebouwd uit longitudinale, de buitenste, dunnere laag uit transversale vezelen.

In een kip van 4 *maanden* vond ik de bursa nog grooter dan de vorige; ze was ongeveer 3 cM. lang. Microscopisch kwam ze in alle opzichten overeen met die van het hoen van 8 weken; de vogel was te lang dood en in ijs bewaard, dan dat er nog met vrucht microscopisch onderzoek aan kon geschieden.

Uit de bovenstaande gegevens over de Bursa Fabricii van het hoen is op te maken, dat ze na de geboorte van het kuiken zeer in grootte toeneemt. Vergelijkt men toch de opgaven omtrent de afmetengen der bursa van kuikens van één, vijf, twaalf, vijf en dertig en honderd twintig dagen met elkander, dan springt dit feit zeer duidelijk in het oog.

Anas domestica.

De Bursa Fabricii van een eendenkuiken van 6 dagen heeft een lengte van 11 mM. en een diameter van $3^1/_2$ mM; is volkomen cylindrisch en bezit een ruime uitvoergang. Aan den achterwand der bursa verheffen zich twee slijmvliesplooien die, zooals op figuur 44 te zien is, bijna het geheele lumen der bursa opvullen; ze verloopen evenwijdig over de geheele lengte der bursa. De follikels liggen zoowel langs den wand als in de plooien regelmatig naast elkander gerangschikt, hangen alle op de bekende wijze met het epithelium samen en hebben eenigszins een fleschvorm: de grootste meten 0.3 mM. in de lengte, 0.14 mM. in de breedte.

De spierrok is zeer dun; haar dikte bedraagt iets meer dan 0.016 mM.; de spiervezelen loopen hoofdzakelijk transversaal.

De bouw der bursa van een *volwassen eend* is volkomen dezelfde als die van het bovenbeschreven eendenkuiken. Slechts zijn alle deelen veel grooter. De bursa zelve is 25 mM. lang en heeft een diameter van 6 mM: Ook hier hebben we den cylindervorm. De beide plooien van de mucosa zijn 3.5 mM. hoog en 1.5 mM. breed.

De follikels zijn gemiddeld 0.53 mM. lang, 0.24 mM. breed; de centrale massa van de follikels gaat direct over in het epithelium der bursa; de wijze, waarop dit plaats vindt, is afgebeeld in figuur 46, een verticale doorsnede door den top van een follikel voorstellende. Wij zien hier hoe het epithelium, dat 0.04 mM dik

is, bestaat uit twee lagen, waarvan de bovenste uit cylindercellen is opgebouwd. De onderste cellenlaag gaat direct over in de buitenste laag van de centrale follikelmassa: deze laag bestaat uit kleine, aaneengeslotene, meer cubische cellen. De centrale follikelmassa zelve bestaat uit dicht opeengepakte cellen, die van fijne anastomoseerende uitloopers zijn voorzien en er het uiterlijk van lymphoïd weefsel aan geven. Haar sterk promineerende top is zeer gedifferentieerd: de cellen van de bovenste lagen dragen het karakter van cylindercellen, waartusschen zich kleine lacunen schijnen te bevinden; daaronder ligt een menigte meer spoelvormige, vlakke cellen welke langzaam overgaan in het weefsel der centrale follikelmassa, zooals figuur 46 dit aangeeft. De periphere follikelmassa omsluit het epitheliale gedeelte niet zoo geheel en al als bij andere vogels; ze begint eerst iets lager. (figuur 46. p. m.)

De spierwand der bursa is 0.057 mM. dik en bestaat hoofdzakelijk uit transversale vezelen; slechts hier en daar verloopen eenige longitudinale bundels.

Ik heb getracht deze Bursa Fabricii van uit de aorta abdominalis op te spuiten met een carmijn-gelatine massa, doch moet bekennen, dat de injectie niet fraai geslaagd is. Toch zijn op doorsnede in de meeste follikels eenige gevulde capillaria aantetreffen: deze bevinden zich alle in de periphere follikelmassa; geen enkel zag ik tot in de epitheliale centrale massa dringen.

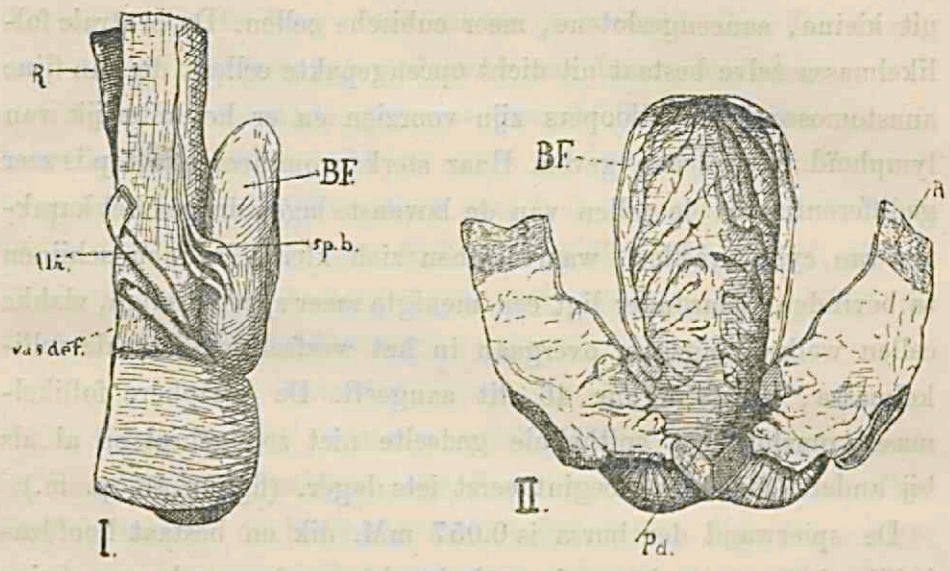
Fuligula rufina.

Ik kon de bursa van twee pas uitgekomen kuikens onderzoeken; ongelukkigerwijze was de toestand van conservatie, waarin beide bij ontvangst verkeerden, met het oog op microscopisch onderzoek zeer onvoldoende. Op doorsnede was evenwel nog wel te herkennen, dat deze beide bursae (7 mM lang en 0,9 m. M. dik en 2 mM. breed) denzelfden bouw bezitten als die van Anas. Slechts zijn de beide overlangsche plooien van de mucosa hier aan hare basis in verhouding veel smaller dan bij Anas.

Cygnus atratus.

Het exemplaar dat ik onderzocht was drie maanden oud en bezat een flink ontwikkelde Bursa Fabricii. De lengte van dit

orgaan bedroeg 3.10 c.M. de breedte onderaan 13 m.M. bovenaan (aan den fundus) 10 m.M., de dikte 7.1 mM.



„Bursa Fabricii van Cygnus atratus (3 maanden oud)."

De hierbijgaande figuren zijn afbeeldingen dezer bursa in natuurlijke grootte: I. van ter zijde gezien, II. van voren opengeknipt.

In de eerste afbeelding is ook de eigenaardigheid afgebeeld, dat drie (aan de andere zijde twee) spierbundels zich uit den spierwand van het rectum naar de zijvlakte der bursa begeven en zich daar verspreiden in den spierwand der bursa (sp. b.) Deze laatste heeft een aanzienlijke dikte, namelijk van 0.12—0.2 mM. en bestaat uit meerdere lagen, die tamelijk los samenhangen. De binnenste lagen bevatten hoofdzakelijk overlangsche vezelen; die van de buitenste lagen verloopen in alle richtingen.

Uit de tweede figuur (II.) blijkt, dat we hier niet zooals bij Anas te doen hebben met twee overlangsche plooien aan den achterwand der bursa, maar met een zeer groot aantal daarvan. Deze plooien loopen van den fundus en van een soort van raphe in het midden van den achterwand schuins naar voren en beneden. Zij geven op doorsnede een beeld, dat veel overeenkomst vertoont met figuur 43 van het hoen. Alleen is de vorm en de rang-

schikking der follikels hier minder regelmatig en treffen we meer epitheel-instulpingen in de mucosa aan, doordat de follikels in meerdere lagen boven elkander liggen. Alle folikkels hangen met het epithelium samen op de wijze als bij Anas het geval is; slechts is de top veel minder conisch; ze steekt minder in het lumen der bursa uit.

De diameter der follikels bedraagt 0.24—0.4 mM.

Vanellus cristatus.

De Bursa Fabricii van een bijna volwassen exemplaar bezat een ovaalronden vorm en een vrij groote consistentie. De lengte van het orgaan bedroeg 10.5 mM. de breedte 8 mM., de dikte 5 mM. De uitvoergang, die ook hier achter in de cloaca uitmondt, was vliezig, 2 mM. lang en 0,45 mM. breed. Aan de buitenzijde kon men reeds de follikels onderscheiden, die in groepjes bij elkander schenen te zitten.

Op dwarsche doorsnede blijkt de voorwand der bursa 1.25 mM. de achterwand 2.75 mM. dik te zijn.

De spierrok is uiterst dun en onregelmatig; slechts hier en daar treft men eenige bundels aan.

De mucosa is zeer dik en vertoont eenige oneffenheden, die den naam van plooien niet verdienen. Daarentegen is ze in alle richtingen doorboord door tallooze met epithelium bekleede vertakte kanalen, die uit de holte der bursa de mucosa indringen. Het epithelium dezer kanalen gaat direct over in de centrale massa van alle follikels. Deze laatste bezitten een diameter van 0.34—0.57 mM. en zijn in een ontzettend groot aantal in de mucosa opeengepakt. De centrale massa der follikels hangt nog over een betrekkelijk groote uitgestrektheid met het epithelium samen; de top des follikels wordt daardoor vrij breed, maar verheft zich slechts zeer weinig; ook draagt hier slechts een enkele laag cellen aan den top een duidelijk epitheliaal karakter. Het geheel beantwoordt vrij wel aan het in figuur *c.* (plaat III) gegeven schema.

In den achterwand der bursa komen de follikels veel lager in den achterwand der uitvoergang dan in den voorwand, een eigenaardigheid, die bij de meeste vogels voorkomt.

Het bindweefsel tusschen de follikels is slechts zeer weinig ontwikkeld.

De bursa van een tweede jonger exemplaar werd in Flemming's vloeistof gehard en gaf vele histologische détails te zien, die verder in dit hoofdstuk (pag. 98 e. v.) zullen ter sprake komen.

Totanus calidris.

Van dezen vogel onderzocht ik een volwassen exemplaar, welks bursa eenigzins peervormig is. Haar lengte bedraagt 11.5 mM. haar breedte 9.5 mM., de dikte 6 mM. Ook aan deze bursa zijn vooral aan de vóórzijde de groepen van follikels duidelijk met het bloote oog te herkennen.

Op doorsnede vindt men de wanden der bursa buitengewoon dik; haar holte is daardoor tot een nauwe spleet gereduceerd, doch zendt talrijke nauwe, met epithelium bekleede uitloopers in de dikke mucosa. De follikels, die hier niet zoo dicht opeengepakt liggen als bij Vanellus, maar toch ook in zeer grooten getale aanwezig zijn, hebben een diameter van 0.427—0.475 mM. Ook hier is de top zeer breed en weinig promineerend. De periphere follikelmassa vormt hier slechts een zeer smalle laag om het epitheliale gedeelte van den follikel.

De spierrok der bursa is van weinig beteekenis, ze bestaat hoofdzakelijk uit transversale vezelen en is ongeveer 0.038 mM. dik.

In tegenstelling met Vanellus vindt men hier vrij veel los bindweefsel tusschen de follikels.

Columba domestica.

In een jeugdige volwassen duif trof ik een Bursa Fabricii aan van langwerpigen, bijna cylindrischen vorm, 11 mM. lang, 5 m M. breed en 4.5 mM. dik.

De voorwand der bursa is 1 mM. dik, ze bevat slechts één laag van vrij nauw aaneensluitende follikels, de achterwand is in het midden 3 mM. dik en bevat een veel grooter aantal follikels in zich. De samenhang van de centrale follikelmassa met het epithelium der bursa wordt ook hier weder mogelijk gemaakt, door talrijke epitheelgangen, die aanvankelijk tamelijk wijd, spoedig smaller worden en zich in alle richtingen vertakken. (zie figuur 40.)

De follikels zijn groot; de top vertoont slechts één laag epitheliale cellen en promineert weinig in het lumen der epitheelgang, die zich aan haar einde bij den follikel weder eenigszins verwijdt. De periphere follikelmassa is in verhouding tot de centrale massa zeer dun: de grens tusschen beide is niet zoo regelmatig en scherp als bij andere vogels het geval is; toch is ze overal duidelijk te constateeren.

Het epithelium is zeer dun en bestaat ook hier uit twee lagen van cellen, waarvan de bovenste laag uit cylindercellen bestaat, de onderste uit meer ronde en cubische cellen.

De spierwand is hier slechts vertegenwoordigd door talrijke onregelmatig verloopende spierbundels. Ook het interstitieele weefsel is zeer ongelijk tusschen de follikels verspreid.

In de epitheelgangen der mucosa vond ik op doorsnede een groot aantal kristallen van verschillenden vorm. Zij schenen mij geheel overeen te komen met de verschillende vormen van *acidum uricum* en zijn dus waarschijnlijk met de urine uit de cloaca in de holte der bursa geperst.

Platycercus eximius.

Aan de cloaca van een exemplaar, dat mij geconserveerd werd toegezonden [1]), vond ik een zeer kleine bursa, die echter nog volstrekt geen teekenen van atrophie of degeneratie vertoonde. Op dwarsche doorsnede bedraagt haar grootste diameter slechts 2 mM.

Een nauwe uitvoergang brengt de communicatie tot stand tusschen de cloaca en de holte der bursa, waarin zich eenige lage oneffenheden vertoonen.

Weinige korte, vrij wijde epitheel-instulpingen dringen in de mucosa der bursa in. De follikels, die zeer goed geconserveerd bleken te zijn, hebben een diameter van gemiddeld 0.285 mM.; het epithelium is slechts 0.012 mM. dik. Het bestaan van den directen overgang van het epithelium in de centrale massa der follikels is ook hier niet twijfelachtig.

---

1) Dr. A. C. Oudemans Jzn. stond mij welwillend eenig materiaal, afkomstig uit de Haagsche diergaarde, voor mijn onderzoek af.

Het laagst vindt men de follikels ook hier in den achterwand der uitvoergang.

De spierrok is zeer weinig ontwikkeld.

Corvus corona.

De bursa van een jongen vogel was 14 mM. lang, 5.5 mM. dik; haar grootste breedte (aan den fundus) bedraagt 10 mM. De uitvoergang was 5 mM. lang en 1,75 mM. breed. Zooals ook bij de meeste andere vogelsoorten, vindt men aan de achterzijde van den uitvoergang een plat ligament, dat naar beneden toe breeder wordt en overgaat in het sterke onderhuidsche en intermusculaire bindweefsel aan de achterzijde der cloaca. Daardoor wordt de bursa zelve eenigermate in het bekken bevestigd.

Bij opening der bursa bleek deze geheel en al opgevuld te zijn met kleine parasieten, die zich bij nader onderzoek als tot het geslacht *Distomum* behoorend deden kennen. Telkens stuit men in de van deze bursa gemaakte reeks van doorsneden ook op de doorsneden van enkele achtergeblevene Distoma.

Nadat de parasieten zooveel mogelijk waren verwijderd leverde de binnenvlakte der bursa een eigenaardigen aanblik op. Terwijl de vóórwand zeer dun is, bezit de achterwand een aanzienlijke dikte, doch heeft eenigszins het voorkomen van een zeef, door talrijke ronde of ovale indeukingen, *crypten*, die gemiddeld 1.30 mM. diep zijn en ongeveer even wijd. Van deze crypten uit dringen nog vele epitheelgangen in de mucosa in.

De follikels hebben gemiddeld een diameter van 0.47 mM. Ofschoon het dier reeds eenigen tijd dood was, voor het geconserveerd kon worden en daardoor de conservatietoestand niet bijzonder goed was, zoo was toch aan de doorsneden nog zonder eenigen twijfel de directe samenhang van het epithelium met de centrale massa van *alle* follikels te constateeren. De top der follikels is vrij breed, ze promineert echter weinig.

Ook hier dalen de follikels veel dieper in den achterwand der lange uitvoergang, dan in den vóórwand.

De spierwand der bursa is niet sterk ontwikkeld; de bundels

hangen tamelijk los samen en verloopen hoofdzakelijk in longitudinale richting.

Sturnus vulgaris.

Bij een jong, bijna volwassen exemplaar trof ik een bursa aan, die bij een lengte van 5.5 mM. een breedte van 4 mM. en een dikte van 3 mM. had. Haar wanden zijn in verhouding zeer dik, waardoor er slechts een klein lumen overblijft. Hierin bevond zich een kleine Distomum. De achterwand is het dikst; de uitvoergang is kort en nauw.

Talrijke epitheel-instulpingen, die zich zeer sterk boomvormig vertakken, dringen door tot in de diepste lagen van de mucosa, die opgevuld is met dicht aan elkander sluitende follikels. Deze hebben gemiddeld een diameter van 0.18 mM. De top van iederen follikel is smal maar hoog en tamelijk scherp toeloopend, daarbij aan de basis eenigszins samengesnoerd. De cellen van den top dragen zeer duidelijk het karakter van cylinder-epitheelcellen.

De follikels zijn van elkander gescheiden door tamelijk ontwikkelde bindweefselschotten.

Ook de spierwand is flink ontwikkeld, ze is ongeveer 0.085 mM. dik, aan de zijden dunner dan achteraan in het midden. Aan de buitenzijde loopen voornamelijk longitudinale vezelen.

Luscinia luscinia.

Twee jonge vogels heb ik in alcohol geconserveerd ontvangen; de toestand van conservatie, waarin ze verkeerden, bleek slechts zeer middelmatig te zijn.

De Bursae Fabricii waren langgerekt, bijna cylindervormig; de eene had een lengte van 3.5 mM. en een breedte van 1.5 mM., de tweede was 5 mM. lang en 2 mM. breed.

De bouw dezer bursae komt in alle opzichten volkomen overeen met die van Sturnus. Een uitvoerige beschrijving kan hier dus gevoegelijk achterwege blijven. Slechts dient opgemerkt te worden, dat de periphere massa hier in verhouding tot de centrale massa slechts een zeer dunne laag is.

De spierwand bestaat hoofdzakelijk uit transversale vezelen.

De follikels der kleinste bursa hebben gemiddeld een diame-

ter van 0.09 mM., die van de grootste meten gemiddeld 0.16 mM.

Alauda arvensis.

Onderzocht werden twee zeer jonge exemplaren, met name één van 6 cM. lengte en één van 8 cM.

De peervormige bursa van de eerste was $4^1/_2$ mM. lang, haar grootste breedte bedroeg $2^1/_2$ mM.

Eigenlijke plooien der mucosa zijn niet aanwezig, daarentegen dringen talrijke epitheelgangen in de mucosa in, waarmede de follikels direct samenhangen. Deze follikels hebben een diameter van gemiddeld 0.24 mM.; hun top proëmineert sterk in het lumen der bursa of der epitheelgangen, is vrij spits en bestaat uit fraaie cylinderepitheelcellen.

De spierwand is zeer dun.

De bursa van den tweeden vogel was 8 mM. lang en mat aan den fundus 3.5 mM., meer bij het ostium 2.5 mM. in de breedte. Ook hier was de uitwendige vorm langwerpig peervormig. De bouw der mucosa is geheel dezelfde als die bij het bovenbeschrevene jongere exemplaar. De uiterst dunne spierwand bevat hoofdzakelijk transversale vezelen. Evenals in de kleinere bursa is hier slechts zeer weinig interstitieel bindweefsel aanwezig.

De achterwand der bursa is dikker dan de voorwand; de follikels hebben gemiddeld een diameter van 0.29 mM.

Fringilla domestica en

Fringilla coelebs.

Van de bovengenoemde Fringillidae heb ik eenige exemplaren kunnen onderzoeken. De fijnere structuur dezer bursae komt in hoofdzaak overeen met die van de bursa van Alauda.

De afmetingen der bursae waren de volgende:

Fringilla domestica jong, doch volwassen exemplaar. Bursa peervormig, 5 mM. lang, grootste breedte 3.5 mM., kleinste breedte 2 mM.

Fringilla coelebs. Twee zeer jonge, nog grootendeels kale vogeltjes uit één nest. De bursa was 5.5 mM. lang, 2 mM. breed en evenzoo dik.

Strix flammea.

De Bursa Fabricii van een volwassen kerkuil is een zakvormig orgaan, 10 mM. lang en 6 mM. breed.

Op doorsnede deed zich deze fraai geconserveerde bursa dadelijk geheel anders voor als die van andere vogels, doordat we hier te doen hebben met een geval als de in het vorige hoofdstuk beschreven bursa van Rhea Americana: de follikels zijn, als 't ware, uitgestulpt; ze liggen niet *in* de mucosa, maar verheffen zich daar *op* als papillen.

De voorwand der bursa is zeer dun en vertoont geen plooien of dergelijke; de achterwand daarentegen is 2—3 mM. dik. Van de oppervlakte der mucosa dringen wijde crypten of alveolen tot in de diepte der mucosa in; omgekeerd zou men ook kunnen spreken van een netwerk van dunne plooien, die zich op de mucosa verheffen, elkander telkens rakende en kruisende. Op den wand der crypten verheffen zich nu de follikels die, aan hun basis meer of minder afgesnoerd, geheel den bouw vertoonen van de follikels van Rhea; de buitenste laag is de directe voortzetting van het epithelium, dat zijn epitheliaal voorkomen geheel en al verliest, uitgezonderd de buitenste cellenlaag, die uit cubische epitheliumcellen bestaat. Het overige epitheliale weefsel doet zich voor als een uiterst fijn netwerk, gevormd door de van lange uitloopers voorziene gewijzigde epitheelcellen zelve. Van bindweefsel is geen spoor aanwezig. Dit alles is afgebeeld in figuur 45, vervaardigd naar een uiterst dunne verticale doorsnede door een follikel, die de hoogte van 0.171 mM. bereikt en een diameter bezit van 0.237 mM. aan zijn basis, van 0.285 mM. in zijn grootste breedte.

De binnenste massa van den follikel is identisch met de periphere follikelmassa der andere vogels; ze gaat direct over in het sub-epitheliale bindweefsel, bestaat uit eene belangrijke ophooping van cellen, en bevat talrijke bloedvaten, waarvan men de doorsneden ziet, waarvan ik echter geen enkele ooit in het epitheliale gedeelte der bursa zag dringen.

De beide heterogene elementen der follikels zijn ook hier altijd scherp van elkander gescheiden. Niet altijd is de grens even dui-

delijk waarneembaar, maar dat ze er is, wordt o. a. ook bewezen door het feit dat, waar hier of daar in de serie van doorsneden een follikel eenigzins beschadigd is, het epitheliale gedeelte altijd langs een scherpe lijn van het substraat is afgelicht.

De spierwand dezer bursa bestaat uit talrijke bundels, die elkander in alle richtingen kruisen; haar dikte is niet overal dezelfde; ze is het dikst in het midden van den achterwand.

Astur palumbarius.

In een volwassen exemplaar vond ik een Bursa Fabricii van 11 mM. lengte, 10 mM. breedte, 6 mM. dikte. Ze bevat een groote holte, die door een ruimen uitvoergang met de cloaca communiceert.

De bouw der bursa met hare crypten en follikels komt in hoofdzaak overeen met die van Strix flammea. De follikels zijn ook hier niet in het weefsel der bursa ingebed, maar toch ook niet zoo sterk van de oppervlakte der mucosa afgesnoerd als bij Strix. Een schematische voorstelling dezer follikels is schema *d*, plaat III; hieruit is ook de verhouding van het epitheliale tot het overige gedeelte des follikels af te leiden. De epitheliale laag heeft een dikte van ongeveer $^1/_3$—$^1/_4$ der dikte van den geheelen follikel.

De follikels zelve zijn in buitengewoon grooten getale aanwezig; ze zijn onregelmatig van gedaante en verschillen onderling zeer in grootte; ook nadert de eene follikel meer dan de andere tot den toestand, dien we bij Strix aantroffen (schema *e*).

De spierwand is zeer dun en bestaat hoofdzakelijk uit transversale vezelen.

Astur nisus.

Van deze species heb ik zeven bursae, die mij in alcohol geconserveerd werden toegezonden, kunnen onderzoeken. Ze waren niet alle even groot en waren 8—15 mM. lang, 5—7 mM. breed, 3—4 mM. dik.

Twee stuks werden gedeeltelijk in serien van coupes gesneden: bij beide was de achterwand aanzienlijk dikker dan de voorwand.

De bouw dezer bursae komt geheel overeen met hetgeen we

bij Astur palumbarius zagen. De follikels zijn echter kleiner en aan hun basis meer saamgesnoerd.

In deze bursae waren de bloedvaten door een of andere oorzaak bijzonder sterk met bloed gevuld gebleven: op doorsnede zag men dan ook tallooze capillaria en ook grootere vaten gevuld met bloedlichaampjes; nooit zag ik echter capillaria in het epitheliale gedeelte van den follikel dringen, terwijl ze in het daaronder gelegene weefsel juist zeer menigvuldig voorkomen, evenals bij Strix (zie ook figuur 45).

Van een eigenlijken spierrok der bursa kan hier niet gesproken worden: slechts hier en daar treft men kleine verspreide bundels aan.

Buteo vulgaris.

De bursa van Buteo heeft in vorm veel overeenkomst met den menschelijken uterus. Drie exemplaren heb ik onderzocht te weten:
1°. 18 mM. lang 11 mM. breed 6 mM. dik. De achterwand is dikker dan de voorwand. Ook van buiten zijn de follikels duidelijk te herkennen.
2°. 20 mM. lang 8 mM. breed 4 mM. dik. De wanden dezer bursa waren dunner en slapper dan die van de eerste.
3°. 17 mM. lang 8 mM. breed 4 mM. dik met zeer dunne wanden.

De fijnere bouw dezer bursae komt in hoofdzaak ook weder geheel overeen met die der bovenbeschrevene vertegenwoordigers der familie der *Accipitrinae*. Slechts zijn hier de follikels niet alleen kleiner, maar ook in veel geringeren getale aanwezig: ze staan op de oppervlakte der mucosa verder van elkander af, dan bij de andere bovenbeschrevene soorten. Ook zijn ze aan hun basis reeds bijna zoo sterk saamgesnoerd als bij Strix het geval is. De laag van epitheliaal weefsel is hier in verhouding tot de dikte van den geheelen follikel dikker dan bij de andere Accipitrinae.

Een vrij aanzienlijke spierwand omgeeft de mucosa; de spiervezelen loopen voornamelijk in transversale richting.

In de volgende regelen heb ik getracht een OVERZICHT te geven van de resultaten van het onderzoek omtrent den bouw der

Bursa Fabricii, in verband met de reeds daarover bestaande literatuur.

Slaan wij allereerst een blik op den uitwendigen *vorm* der Bursa, dan vinden wij haar veelal *eivormig*, (o. a. bij de hoenders), zeer dikwijls *peervormig* of ongeveer in de gedaante van een menschelijken uterus, dat is breed aan den fundus en naar het ostium toe smaller wordend. Karakteristiek voor de Anatidae is de lange *cylindrische* bursa, die ik bij eenige species kon constateeren, en die onder anderen reeds zeer juist werd beschreven en afgebeeld in 1810 door TANNENBERG (9). Daar waar de omhulsels der bursa dun zijn, kan men gewoonlijk aan de buitenzijde reeds duidelijk de follikels herkennen.

Veel merkwaardigs valt er overigens niet van den vorm der bursa te vermelden en ik kan ten overvloede verwijzen naar de verhandelingen van BARKOW, BERTHOLD, MARTIN ST. ANGE, ALESI, FORBES, vooral van laatstgenoemde, die veel meer species konden onderzoeken dan ik, en wier resultaten in het bij deze verhandeling gevoegde historische overzicht zijn neergelegd.

De *grootte* der Bursa Fabricii is van allerlei omstandigheden afhankelijk; ze wisselt vooreerst af bij de verschillende groepen der vogels, maar naar het schijnt komen er ook individueele verschillen voor. Stieda bijvoorbeeld spreekt van den invloed van het ras en van de voeding bij hoenders. Eindelijk hebben wij gezien in welke mate de grootte van het orgaan afhankelijk is van den leeftijd van den vogel. Daardoor is het niet mogelijk een vast cijfer voor de grootte der bursa aan te geven en verklaart het zich, dat in de literatuur in dit opzicht vrij veel tegenspraak wordt aangetroffen.

De *holte* der bursa staat in een omgekeerde verhouding tot de dikte harer wanden. Zij staat in open communicatie met het proctodaeum door een uitvoergang, die uitmondt midden in den achterwand der cloaca, beneden en tusschen de openingen der ureteren. Het ostium in de cloaca is nu eens rond, dan weder spleetvormig en meestal omgeven door een kleinen verdikten rand.

De lengte van de uitvoergang verschilt zeer bij de verschillende

groepen van vogels. Soms ontbreekt ze eigenlijk geheel (*Rhea*, *Strix*) en staat de holte der bursa eenvoudig door een wijde opening direct in communicatie met de cloaca; soms bereikt ze echter een vrij aanzienlijke lengte, bijvoorbeeld bij *Corvus* en ook bij *Gallus*; volgens Forbes onder anderen bijzonder sterk bij de *Cuculidae*; eindelijk vinden we allerlei tusschenvormen tusschen deze beide uitersten.

In de meeste gevallen vond ik aan de achterzijde van de uitvoergang het in dit hoofdstuk bij *Corvus corona* beschreven platte ligament dat, naar beneden breed uitloopend, overgaat in de peesplaten van den huid en van de spieren achter aan de opening der cloaca. Ik vond het zeer duidelijk aanwezig bij *Gallus*, *Columba*, *Totanus*, *Corvus* en anderen. In de literatuur heb ik dit ligament niet vermeld gevonden.

Bij de bespreking der samenstellende weefsels van de Bursa Fabricii geloof ik het best te doen door de methode van Retterer te volgen en achtereenvolgens te behandelen de *tunica serosa*, de *tunica muscularis* en de *mucosa* met hare follikels.

De *Tunica serosa*, die als zoodanig o. a. door Alesi en door Retterer werd beschreven, wijkt in niets af van de gewone sereuze bekleeding van alle andere organen in de buikholte.

Ze is echter niet altijd aanwezig, daar in vele gevallen het peritoneum niet zoo diep tusschen de bekkenorganen indaalt, dat de bursa geheel daarmede bekleed wordt: de bursa ligt dan ook niet vrij in de buikholte. Ook komt het wel voor dat er wel is een »excavatio recto-bursalis" maar geen »excavatio bursococcygea"; zoodat de bursa alleen aan haar vóórvlakte een sereus bekleedsel heeft.

Tunica muscularis. Over het al of niet aanwezig zijn van spiervezelen in den wand der Bursa Fabricii heeft langen tijd verschil van gevoelen bestaan tusschen de vroegere schrijvers.

Terwijl vóór 1871 de tunica muscularis slechts ter loops wordt aangeroerd door eenige schrijvers, opperde in dat jaar Gallén (43) de meening, dat het omhulsel der Bursa Fabricii bij het hoen zou bestaan uit twee lagen van »*vezelachtig weefsel*". De vezelen

van de binnenste, dunnere laag liepen longitudinaal, die van de buitenste, dikkere transversaal om de bursa. Na maceratie bleken deze te bestaan uit vezelachtig bindweefsel, waarin vele bindweefsellichaampjes en een klein aantal onregelmatig verloopende gladde spiervezelen voorkwamen.

Alesi (44) ontkent eenvoudig het bestaan van alle spierweefsel in den wand der bursa; hij ziet alles aan voor elastisch weefsel (»membrana elastica" of »strato elastico"). Ook Stieda (46) volgt hem hierin na.

Retterer (50) bewees echter in aansluiting aan de beweringen van Geoffroy St. Hilaire, Berthold en Wagner, dat er wel degelijk een meer of minder ontwikkelde spierrok aan de bursa te herkennen is en gaf den bouw en de afmetingen hiervan bij eenige species nauwkeurig aan.

In dit opzicht sluit ik mij geheel bij Retterer aan. Ik vond, zooals in het beschrijvende gedeelte van dit hoofdstuk is gebleken, de tunica muscularis bijna altijd aanwezig.

In het vorige hoofdstuk hebben wij reeds haar ontwikkeling bij het hoen nagegaan, waar ze ongeveer op den dertienden broeddag optreedt; het eerst worden talrijke transversale vezelen aangelegd.

Voor de aanwezigheid van spiervezelen pleiten ook de bewegingen en de samentrekking, die ik herhaaldelijk aan de bursa waarnam, wanneer ze oogenblikkelijk uit het pas gedoode dier werd uitgepraepareerd.

Daar waar de muscularis zeer dun is, bestaat ze meestal uit transversaal om de bursa loopende vezelen (*Anas*, *Totanus*, *Platycercus*, *Luscinia*, *Fringilla*, *Astur*, enz.). Bereikt ze een grootere dikte, dan is ze samengesteld òf uit talrijke onregelmatig elkander kruisende bundels (bijvoorb. bij *Columba*, *Corvus*, *Strix*) òf ze bestaat uit twee duidelijk herkenbare lagen. In het laatste geval komt weder dit verschil voor: òf de buitenste vezelen loopen transversaal, de binnenste longitudinaal, òf het omgekeerde vindt plaats. Het eerste treft men aan bij de *Gallinae*, bij *Cygnus*, bij eenige *Passeres*; het laatste bijvoorbeeld bij *Sturnus*, verder volgens Retterer ook bij *Uria troïle*.

Het kan geen verwondering baren, dat vele onderzoekers den spierrok over het hoofd hebben gezien, daar zijn elementen, de gladde spiervezelen, dikwijls moeielijk te herkennen zijn. Gallén bijvoorbeeld beeldt op een dwarsche doorsnede de muscularis volkomen juist af, maar meende, zoo als wij zagen, vezelachtig bindweefsel vóór zich te hebben, terwijl het in werkelijkheid grootendeels spierweefsel was.

Op de volgende eigenaardigheid moet hier ook nog gewezen worden:

Bij *Rhea Americana* is de verhouding der Bursa Fabricii tot hare omgeving eenigszins anders, doordat ze hier niet vrij in de buikholte of onder het peritoneum ligt, maar geheel omsloten en bedekt wordt door breede overlangsche spieren, die tot de musculatuur van het rectum en de cloaca behooren. (Zie de in den tekst geplaatste figuur I op pag. 71).

Bij *Cygnus atratus* trof ik aan weerszijden der bursa eenige platte spierbundels aan, die, van boven van het rectum komend, zich aan den zijwand der bursa aanhechten en daarin overgaan. Zie pag. 84 figuur I. *sp. b.*). Iets dergelijks is door Alesi beschreven voor de bursa van *Gallus*, doch hij spreekt daar van *ligamenten*, die op deze wijze van het rectum naar de bursa loopen. In verband daarmede, dat Alesi ook in de bursa zelve de ware natuur der spiervezelen over het hoofd zag, houd ik het voor waarschijnlijk dat het spierbundels geweest zijn, die hij voor ligamenten aanzag; ook zijn afbeelding pleit hiervoor.

De toestand bij *Cygnus* en *Gallus* nu schijnt mij toe een tusschenvorm te zijn tusschen 't geen wij bij Rhea zagen en den toestand, waarin de bursae der meeste andere vogels verkeeren. Hierdoor komt ook de eigenaardigheid van *Rhea* ons niet als zoo afwijkend voor en kunnen wij aannemen, dat hier slechts een quantitatief verschil in de mate van omsluiting der bursa door de lange spieren der cloaca optreedt. Of één der beide uitersten genetisch ouder is, kan ik natuurlijk niet beslissen.

De *mucosa*. De volgende bestanddeelen der mucosa moeten hier achtereenvolgens besproken worden:

Het *interstitiëele bindweefsel.*

Het *epithelium.*

De *follikels.*

Het interstitiëele bindweefsel is in bijna alle bursae weinig ontwikkeld, het bestaat uit adenoid en fibrillair bindweefsel en vormt meer of minder dunne tusschenschotten tusschen de follikels, terwijl het zich aan de peripherie, onder de muscularis, meestal tot een dichtere laag vereenigt. Daar, waar groote plooien zich op de mucosa verheffen, gaat een iets dikker bindweefselschot midden in iedere plooi in, van daar uit weder secundair kleinere schotten tusschen de follikels. Gewoonlijk verdicht het interstitiëele bindweefsel zich ook een weinig, waar het als substraat voor het epithelium dient.

Door die onderzoekers, die de Bursa Fabricii histologisch onderzochten, is het bindweefsel der mucosa evenzoo beschreven. Slechts spreekt Alesi weder van een »membranella elastica", waar hij het substraat van het epithelium beschrijft. Retterer meent verder, dat in dit subepitheliale weefsel op regelmatige afstanden lage papillen voorkomen, die een eindweegs in het epithelium dringen (ongeveer als in de opperhuid het geval is) en die vaatlissen voeren. Van iets dergelijks hebben noch vroegere onderzoekers, noch ik ooit iets kunnen ontdekken. Retterer's figuur XII, waarop die papillen zijn afgebeeld, overtuigt mij ook nog niet van hare aanwezigheid (zie ook hieronder over deze figuur).

Het *epithelium*, dat de mucosa bekleedt, bestaat uit twee of drie lagen van cellen.

Een nader histologisch onderzoek naar den fijneren bouw van het epithelium werd verricht aan bursae van *Gallus* en van *Vanellus.*

Om de epitheelcellen te isoleeren werd gebruik gemaakt van een sterke oplossing van bijtende potasch (39%) en van de zoogenaamde »Drittelalcohol" (één derde spiritus, twee derden gedistelleerd water). Door toepassing dezer methoden kon ik den vorm der afzonderlijke epitheelcellen bestudeeren en vond die, zooals ze in figuur 42 zijn afgebeeld: lange cylindercellen, waarvan de ker-

nen niet alle op dezelfde hoogte geplaatst zijn en daardoor aan epithelia, die na kernkleuring in canadabalsem zijn ingesloten, het aanzien van laagsgewijs gebouwd epithelium geven. Een diepe laag wordt gevormd door meer ronde cellen.

In strijd met mijn oorspronkelijke meening, dat het epithelium geen bekercellen bevatte, kon ik die naderhand ten duidelijkste aantoonen in de epithelia van de in Flemming's vloeistof geharde bursae; in figuur 41 is een bekercel van het hoen afgebeeld (bij 1040 malige vergrooting), die juist gefixeerd werd in het moment van slijmafscheiding. Terwijl zich in het praeparaat, waarnaar deze figuur werd vervaardigd, over de geheele oppervlakte van het epithelium een zeer dun laagje mucus heeft uitgebreid, ziet men hier uit de bekercel een klein propje mucus uitpuilen. De figuren 47 en 48 geven slijmcellen te zien uit een bursa van *Vanellus cristatus*, eveneens in Flemming's vloeistof gehard. Beziet men het epithelium van boven op, dan bemerkt men, dat deze slijmcellen er zich op vrij regelmatige afstanden in bevinden, terwijl ze zich bij zeer sterke vergrooting (1040×lin.) voordoen als in figuur 48, als 't ware overwelfd door vier der aangrenzende epitheelcellen, die dikwijls in hun aanrakingspunt midden boven de bekercel een zeer fijn gaatje openlaten. Op loodrechte doorsnede vertoont zich het epithelium met zijne slijmcellen bij Vanellus zooals het in figuur 47 is afgebeeld.

Aan epithelium, dat in Flemming's vocht was geconserveerd, was ook zeer duidelijk aan te toonen dat het rust op een »membrana propria" bestaande uit platte cellen voorzien van platte kernen. In doorsneden, die eveneens in Flemming's vocht gehard en in *Spiller's purple* gekleurd waren bleek, dat hier en daar lymphcellen dwars door het epithelium zich een weg naar de oppervlakte banen. De lymphcellen zijn herkenbaar aan de donker gekleurde, vaak gefragmenteerde kernen en bevinden zich op verschillende hoogte in het epithelium. Op vele plaatsen nam ik tusschen de cylindercellen kleine met kleurstof gevulde kanaaltjes waar; misschien zijn deze te beschouwen als de overgebleven resten van de wegen, die de lymphcellen zich

bij hun doortocht tusschen de epitheelcellen gebaand hadden.

In de meergemelde epitheelinstulpingen wordt het epithelium dunner, ja soms bestaat het in de diepte dier instulpingen slechts uit een laag van cuboïde cellen, waaronder slechts weinige meer ronde cellen. (*Alauda*, *Platycercus*, enz.)

Gallén beschrijft den bouw van het epithelium reeds vrij juist, doch zijn afbeelding daarvan is nog vrij gebrekkig, hetgeen niet te verwonderen is, in aanmerking genomen de toen nog zeer onvoldoende hulpmiddelen der miscroscopische techniek.

Alesi meende, dat het epithelium eenvoudig bestond uit zeer lange (hooge) cylindercellen, »che essendo disporte in un solo »strato, formano un epithelio di aspetto semplice e non stratifi»cato." Hij beeldt ook iets dergelijks af, dat echter al zeer weinig met de werkelijkheid overeenkomt; van kernen is bij voorbeeld niets te zien!

Stieda sluit zich bij Gallén aan, doch Retterer geeft een andere meening te kennen. Het epithelium, dat de holte der bursa bekleedt, zou bestaan uit talrijke cellenlagen, waarin verschillende soorten van cellen zouden voorkomen. Bij zijne vrij onduidelijke beschrijving voegt hij zijn figuur XII, waarop wel 7 cellenlagen in het epithelium zijn aangegeven, waarvan de bovenste een plavei-epithelium vormen, en waarin ronde, ovale en vierkante cellen met zeer groote en uiterst kleine kernen, een gekorrelden of een helderen inhoud geteekend zijn. Het geheel vormt een epithelium van de vreemdste soort. (Voor het embryonale epithelium in R.'s figuur XVII en XVIII zie vorig hoofdstuk pag. 76). Hoeveel moeite ik mij ook gegeven heb, iets dergelijks heb ik, evenmin als de andere onderzoekers, ooit in mijn praeparaten kunnen vinden; ook door aan te nemen dat de figuur naar een zeer schuinsche doorsnede door het epitheel was vervaardigd, kan ik mij haar nog niet verklaren. Retterer wijkt trouwens door zijn onvoldoende methoden van onderzoek in vele opzichten van andere onderzoekers af. (Zie ook 't embryologisch gedeelte).

De *follikels* der Bursa Fabricii zijn sinds langen tijd het on-

derwerp geweest van tal van onderzoekingen. Het resultaat van mijn onderzoek is het volgende:

De *centrale follikelmassa* doet zich steeds voor als een massa van dicht opeengepakte kleine cellen, waarvan de directe samenhang met het epithelium der bursa steeds is aan te toonen.

Bij nauwkeurig histologisch onderzoek blijkt, dat de follikelcellen onderling door zeer fijne uitloopers samenhangen. Van een net van bindweefselvezelen is geen spoor aanwezig.

Om tot dit resultaat te komen was het noodig zeer vele verschillende methoden van histologisch onderzoek toe te passen; want op doorsneden van in toto gekleurde en in paraffine ingesmolten objecten kon ik door de kleinheid en het opeengepakte der elementen geen helder inzicht in de structuur van den follikel verkrijgen, hoe uiterst dun die doorsneden ook waren. Beter slaagde ik bij het onderzoek van bursae van *Gallus* en van *Vanellus*, die in Flemming's vocht gehard waren.

Met behulp van een ijsmicrotoom werden dunne doorsneden vervaardigd en deze werden uitgepenseeld en uitgespoeld. Hierbij bleef na die uitspoeling werkelijk in de centrale follikelmassa een uiterst fijn, dicht netwerk over, dat gevormd werd door de samenhangende follikelcellen en in niets overeenkwam met het bindweefselnet van lymphklieren. Vergelijken wij deze beide namelijk [1]), dan zien wij dat het bindweefselnet van een lymphklier gevormd wordt door vrij grove, duidelijk uit fijne fibrillen bestaande vezelen, die een zoodanige consistentie hebben, dat ze aan de randen van gedeeltelijk uitgespoelde doorsneden een eindweegs uitsteken. Hoe men ook een lymphklier conserveert, steeds is het net te constateeren. Hier en daar vindt men de bekende ovale, bleeke kernen van het bindweefsel. Bij toevoeging van kaliloog zwelt het geheele net dadelijk op en verdwijnt. Geheel anders is het in de centrale follikelmassa der Bursa Fabricii. De draadjes van het net zijn veel fijner en doorzichtiger dan die van bindweefsel

1) Ter contrôle werden doorsneden op dezelfde wijze vervaardigd en uitgespoeld van ware lymphklieren, die in Flemming's vloeistof gehard of in $\frac{1}{3}$ alcohol gemacereerd waren.

en zijn uiterst teer, zoodat men met buitengewone zorg de uitgespoelde doorsneden moet behandelen, om iets van het netwerk te zien; aan in alcohol of andere reagentia geharde objecten is er niets van waar te nemen; de follikelmassa valt daar geheel in klompjes van cellen uiteen. Slechts na harding in Müller's vocht was ook iets van een fijn netwerk te zien. De kernen zijn hier niet die van bindweefselcellen, maar de kleine ronde kernen van de follikelcellen zelve. Het bewijs eindelijk van de protoplasmatische natuur van het netwerk der follikelmassa werd geleverd door uitgespoelde doorsneden door een bursa, die gedurende twee dagen in $\frac{1}{3}$ alcohol was gemacereerd. Hier toch ziet men in het protoplasma der cellen en in de draadjes, die ze onderling verbinden, die fijne korreltjes, die zich alleen in werkelijk protoplasma vertoonen en nooit in bindweefsel voorkomen. De afbeelding van dit netwerk in figuur 49, bij ruim 1000malige vergrooting zal, naar ik meen, ook ieder overtuigen, dat wij hier niet met een bindweefselnet maar met een protoplasmatisch net te doen hebben. Ten stelligste moet ik dan ook tegenover de meening van Retterer volhouden, *dat in de centrale follikelmassa geen bindweefselvezelen aanwezig zijn.*

De bouw van den follikeltop en van de overgangsplaats van het epithelium in de centrale massa was eveneens nauwkeuriger te bestudeeren aan bursae, die in Flemming's vocht gehard waren.

Ik heb getracht in figuur 50 een afbeelding te geven van een verticale doorsnede door den follikeltop van een aldus geconserveerde bursa van *Gallus domesticus*. De meeste topcellen zijn tamelijk sterk opgezwollen en gelijken geheel op de slijmsecerneerende bekercellen, die in het epithelium verspreid liggen en vooral in grooteren getale vlak bij den follikeltop daarin voorkomen. In deze cellen is ook steeds een propje van eene zeer fijn korrelige massa te vinden, waarschijnlijk mucus, die zich nog in de cel bevindt. Somwijlen meende ik ook lacunen tusschen de topcellen op te merken, doch bijna altijd bleek bij nader onderzoek door de aanwezigheid van een kern de lacune in werke-

lijkheid eene opgezwollen cel te zijn. De topcellen gaan dieper in de centrale follikelmassa geleidelijk in de gewone follikelcellen over, zooals ik ook in figuur 50 getracht heb weer te geven.

De *periphere follikelmassa* gelijkt, zooals reeds meermalen werd opgemerkt, zeer op de centrale; ze is hiervan echter allereerst onderscheiden door hare mesoblastische afkomst; verder kleurt ze zich sterker dan de centrale massa, hare elementen zijn dichter opeengepakt en zijn blijkbaar in veel inniger samenhang, want in uitgespoelde doorsneden, waarin de centrale massa geheel uiteenviel, bleef steeds de periphere massa in haar geheel. Ze bevat talrijke fijne capillaria en ook enkele fijne bindweefselvezelen, die uit de tusschenschotten in de periphere massa indringen. Het bestaan van een zoo sterk ontwikkeld bindweefselnet als Retterer beschrijft meen ik echter te moeten ontkennen. Hoezeer ik ook de verschillende aangegeven methoden van onderzoek toepaste, nooit heb ik meer dan enkele vezelen kunnen ontdekken.

Centrale en periphere follikelmassa worden gescheiden door dezelfde *membrana propria*, die ook het epithelium van het subepitheliale weefsel scheidt. Ze is eenvoudig een voortzetting daarvan en bestaat ook hier uit de bekende platte cellen met platte kernen.

De follikels der bursa bestaan, zooals wij gezien hebben, uit twee heterogene bestanddeelen, en wel één dat gedifferentiëerd is uit het mesoblastische, embryonale weefsel, en één dat van hypoblastische epitheliale afkomst is. Bij alle vogels vormt het eerste de buitenste, zich donkerder kleurende laag (de periphere follikelmassa), behalve bij de roofvogels en Rhea, waar deze massa besloten ligt binnen het epitheliale gedeelte. Hier is, zooals wij zagen, de epitheliale massa aan de buitenzijde van den, als het ware, binnenste buiten gekeerden follikel gelegen en gaat ook hier geleidelijk in het epithelium der bursa over.

De schemata *a. b. c. d. e.* op plaat III geven den samenhang met het epithelium aan en de verhouding der beide heterogene bestanddeelen van den follikel onderling. Deze schemata spreken in verband met het bovengezegde, genoegzaam voor zich zelf.

Blijkbaar zijn al deze verschillende vormen van follikels slechts modificaties van één zelfde bouwplan. Tusschenvormen tusschen deze schemata kan men in grooten getale aantreffen. Dat één der uitersten genetisch de oorspronkelijke vorm zou zijn, komt mij niet waarschijnlijk voor; wij vinden bijvoorbeeld de follikels, gebouwd naar de schemata *d.* en *e.* bij *Rhea* en bij de *Raptatores*, vogelgroepen, die toch wel het allerminst met elkander in nauw genetisch verband staan.

In de volgende tabel is aangegeven, welke der door mij onderzochte species aan de verschillende schemata beantwoorden:

Schema *a.* Embryonen en zeer jonge vogels, ook bij *Gallus*, *Cygnus*, *Corvus*.
—— *b.* *Anatidae*, *Platycercus*, *Sturnus*, *Luscinia*, *Alauda*, *Fringilla*.
—— *c.* *Vanellus*, *Totanus*, *Columba*.
—— *d.* *Astur*, *Buteo*.
—— *e.* *Rhea*, *Strix*, *Buteo*.

Het feit, dat de centrale follikelmassa steeds in alle volwassen bursae met het epithelium in directen samenhang blijft, de eigenaardige vormen, die daarbij voorkomen, de bouw van het epithelium van den follikeltop en van de follikels der roofvogels en van Rhea zijn geheel nieuwe resultaten. Slechts moet ik hierbij deze restrictie maken, dat Gallén den bouw der follikels van Anas tot op zekere hoogte juist weergaf, dat Stieda beweerde dat de samenhang van de centrale follikelmassa met het epithelium nog bij enkele follikels van een twee maanden oud hoenderkuiken bestond, en dat Alesi de follikels van Rhea reeds beschreef als »zittende op steeltjes" (»acinelli, attaccati per un picciuolo tenuissimo alla parete interna della borsa"), maar de eigenlijke structuur dezer »acinelli" niet herkende.

Wij hebben dus hier in de follikels van de Bursa Fabricii een interessant voorbeeld, *hoe epithelium zich kan vervormen in schijnbaar lymphoïd weefsel.*

»Schijnbaar lymphoïd" noem ik dit weefsel, omdat naar mijne overtuiging noch de periphere noch de centrale follikelmassa iets met lymphe te maken hebben; de follikels mogen dan ook allerminst gelijk gesteld worden met die van lymphklieren of met Peijer's of solitaire follikels, waarmede ze niets gemeen hebben dan, op den eersten aanblik, het uiterlijk. Terwijl de centrale massa alleen reeds door haar afkomst toont geen lymphatisch weefsel te zijn, is er ook mijns inziens niet één goede grond aan te voeren om de periphere laag daarvoor te mogen houden: de cellen, dit gaf ook Retterer toe, zijn volstrekt geen lymphcellen; van lymphvaten, lymphruimten of ophoopingen van lymphcellen is niets te bespeuren. Retterer bewees door zijne inspuitingen, dat de lymphspleten niet in de follikel dringen. Ook een algemeene infiltratie van het interstitiëele weefsel met lymphcellen, zooals men in de lymphklieren waarneemt, komt niet voor; integendeel, de follikels zijn altijd scherp begrensd en van elkander gescheiden door dunne bindweefselschotten, waarin de bloedvaten verloopen. Stieda heeft dus blijkbaar terecht, in navolging van Bornhaupt en Gallén, aan de follikels der Bursa Fabricii alle overeenkomst met Peijer's follikels ontzegd.

Ten overvloede haalt deze schrijver ook nog als bewijs voor zijne stelling het ontbreken van bloedvaten in de epitheliale follikelmassa aan. Van alle overige onderzoekers houdt alleen Retterer staande, dat ze er wel in voorkomen. Ik zelf heb dit nooit waargenomen en ben ook van het tegendeel overtuigd. Het komt mij zeer waarschijnlijk voor, dat Retterer's figuur XXI, waarin hij die bloedvaten afbeeldt, vervaardigd is naar een doorsnede, zóó tangentiaal door den follikel gaande, dat de centrale massa niet getroffen was, te meer omdat de grens der centrale massa ook niet is aangegeven.

Wat overigens Retterer's resultaten aangaat, het zal na al hetgeen in dit en in het vorige hoofdstuk over den bouw der follikels gezegd is, wel geen betoog meer behoeven dat R.'s voorstelling der follikels als »follicules clos" ten eenen male bezijden de waarheid is.

Evenmin als bloedvaten trof ik in de centrale follikelmassa het door Retterer beschreven bindweefselnet aan. 't Geen hij afbeeldt houdt ik voor het overblijvende van de los samenhangende epitheloide cellen. Overigens is de vraag of bindweefselelementen in de centrale massa voorkomen reeds op verschillende gronden ontkennend beantwoord op pag. 74 en 76 van het vorige hoofdstuk. Wel geloof ik met Retterer, dat de enkele bindweefselvezeltjes der periphere follikelmassa direct samenhangen met het bindweefselachtig stroma, dat de follikels omgeeft; ofschoon ik het nooit in die mate gezien heb, als Retterer dit afbeeldt.

Ons rest nog te bespreken, op welke wijze het mogelijk wordt, dat alle follikels der bursa in samenhang met het epithelium kunnen blijven, terwijl ze in veel te grooten getale in de mucosa opgehoopt zijn, dan dat ze alle in één laag onder het epithelium zouden kunnen gerangschikt liggen.

Wij zagen reeds in het vorige hoofdstuk, hoe daaraan wordt tegemoet gekomen door plooien op de mucosa of door epitheelinstulpingen, die in de mucosa indringen.

In de figuren *A*. *B*. *C*. en *D*. (plaat IV) is op verticale doorsnede schematisch voorgesteld op welke verschillende wijzen de mucosa is gebouwd, om alle follikels in samenhang met het epithelium te doen blijven.

A. is een schematische voorstelling van het optreden van plooien op de mucosa. Daardoor wordt haar oppervlakte vele malen vergroot, zoodat de follikels allen in één laag daaronder kunnen liggen.

B. Ook hier treffen we nog plooien op de mucosa aan, maar niet zoodanig ontwikkeld, dat alle follikels aan de oppervlakte kunnen komen te liggen. Talrijke ondiepe, onregelmatige epitheelinstulpingen komen daaraan tegemoet.

C. We vinden hier een geheel ontwikkeld stel van vrij regelmatig zich vertakkende epitheelkanalen, die van uit de zeer kleine holte der bursa doordringen tot aan de follikels, die in de diepste lagen der mucosa liggen. Plooien ontbreken.

Eigenaardig is het feit, dat bij deze vorm van mucosa de follikels, die aan de oppervlakte der mucosa liggen, niet samenhangen met het epithelium aan de oppervlakte der mucosa, maar met dat der epitheelinstulpingen; meestal liggen ze dan met den fundus naar de oppervlakte der mucosa gekeerd en met den top naar beneden. Deze verhouding is onder anderen ook te vinden op figuur 39, vervaardigd naar een doorsnede door de bursa van Larus.

D. is de verhouding der mucosa bij die vogels, waar we naar buiten omgestulpte follikels aantreffen. Men kan hier spreken òf van hooge, dunne, elkander telkens rakende plooien op de mucosa, òf van diepe en wijde crypten of alveolen, die in de mucosa indringen. Hier vindt men de follikels ook alleen op de wanden dier alveolen; ze verheffen zich niet vrij in de holte der bursa.

Overgangen tusschen A. B. en C. treft men in allerlei vormen aan.

Deze verschillende vormen der mucosa moeten, mijns inziens, verklaard worden als te zijn ontstaan, doordat de mucosa een grooter oppervlak moest verkrijgen bij het toenemende aantal follikels, die allen met het epithelium der mucosa in samenhang bleven.

Vroegere onderzoekers hebben reeds veel van den bouw der mucosa herkend, al was het dan ook niet volledig. Bijna allen maken melding van plooien op de mucosa, die dan ook juist sterk ontwikkeld voorkomen bij het meest algemeene object voor onderzoek: *Gallus domesticus*. Barkow spreekt van kleine openingetjes en uithollingen op de oppervlakte der mucosa; zoo ook Stannius. Cuvier maakt melding van kleine holten in de mucosa, die door kanaaltjes onderling in verband staan en met een fijn openingetje op de oppervlakte der mucosa uitmonden. Martin St. Ange vindt in de mucosa tal van korrels (»granules"), die door fijne kanaaltjes met de holte der bursa in verband staan; Ahlwik ziet hierin buisvormige klieren. Alesi, Gallén en Stieda troffen geen openingen in de oppervlakte der mucosa aan. Retterer ech-

ter beeldt de epitheelgangen van *Uria troïle* zeer juist af, doch ziet daarbij over het hoofd, dat de centrale massa der follikels nog met het epithelium dier kanalen in samenhang blijft, hoewel hij dit zelf ook eenigszins afbeeldt.

Naar mijne praeparaten te oordeelen beantwoordt de bouw der mucosa aan:

Schema *A.* bij *Gallus*, *Perdix* (Embryo) *Anas*, *Fuligula*, *Cygnus*.
—— *B.* bij *Anas tadorna* (Embryo), *Platycercus*, *Corvus*, *Alauda*, *Luscinia* en *Fringilla*; De laatste 3 geslachten staan reeds meer tusschen *B.* en *C.* in
—— *C.* bij *Larus argentatus* (Embryo), *Sterna cantiaca* (Embryo), *Vanellus*, *Totanus*, *Columba*, *Sturnus* en volgens *Retterer* bij *Uria troïle*.
—— *D.* bij *Rhea Americana* en bij de *Rapaces*.

Volledigheidshalve moet hier er nog op gewezen worden, dat bij bijna alle groepen van vogels de achterwand der bursa aanzienlijk dikker is of meer en grootere plooien bezit dan de vóórwand, doordat daar veel meer follikels zijn opgehoopt. Ook dalen steeds de follikels dieper in den achterwand van de uitvoergang der bursa, dan in haar voorwand.

V.

DEGENERATIE EN ATROPHIE DER BURSA FABRICII.

Zooals reeds herhaaldelijk werd vermeld, blijft de Bursa Fabricii bij de meeste groepen der vogels slechts korten tijd in haar volwassen staat bestaan en is ze spoedig onderworpen aan een proces van degeneratie en atrophie.

Ik heb met betrekking tot dit proces slechts weinige gegevens kunnen verzamelen: wilde men er een volledig inzicht in verkrijgen, dan zou dit een uitvoerig afzonderlijk onderzoek vereischen, waarbij langdurige observaties aan een uitgebreid materiaal zouden moeten worden gemaakt; hiertoe ontbrak mij de tijd en ook de gelegenheid. Ik moet mij dus bepalen, tot het vermelden der resultaten, verkregen bij het onderzoek der hier volgende vogelsoorten:

Gallus domesticus.

1. In twee kippen van acht maanden vond ik de bursae slechts 1.6 cM. lang. Naar evenredigheid waren de plooien ook kleiner geworden. De spierwand bleek echter veel dikker te zijn geworden.

De bouw der follikels was volkomen dezelfde gebleven, slechts waren ze ook kleiner geworden en werden ze door veel meer bindweefsel van elkander gescheiden.

De samenhang met het epithelium bestond nog.

2. In een haan van 10 maanden vond ik de bursa reeds gere-

duceerd tot de helft van hare grootte; ze bestond uit een rond zeer vast lichaam met een nauwe holte: de uitvoergang was bijna geobliteereerd, doch nog niet geheel gesloten.

Op doorsnede levert deze bursa een allerzonderlingst beeld. De spierwand is sterk verdikt. Daarbij heeft er in de mucosa een zeer sterke woekering van bindweefsel plaats gehad, zoodat men overal, vooral onder het epithelium van de oppervlakte der mucosa, dikke lagen bindweefsel aantreft. Het kwam mij voor, dat ook de wanden der bloedvaten meer of minder verdikt waren. Het epithelium is aan de oppervlakte der mucosa sterk gedegenereerd, op de meeste plaatsen geheel verdwenen. (Het object heb ik dadelijk na het dooden van den vogel in alcohol geconserveerd. Er mag hier dus niet gedacht worden aan een slechte conservatietoestand der bursa). Daar, waar het nog aanwezig is zijn de cellen meestal verschrompeld; doch op enkele plaatsen zag het er normaal uit en scheen het wel of er eenige epitheel-woekering plaats vond, waardoor kleine uitbochtingen en plooien van het epithelium tot stand waren gekomen; deze kunnen echter ook het gevolg zijn van de verkleining van het substraat onder 't epithelium. In de mucosa zelve treffen wij een groote menigte holten aan. Deze blijken op een onafgebroken reeks van doorsneden niet anders te zijn als de ons bekende epitheel-instulpingen, die zich kolossaal verwijd hebben en hier en daar zijn versmolten. Zoeken wij echter naar de plaats, waar deze verwijde epitheelgangen op de oppervlakte der mucosa uitmonden, dan vinden wij ze daar ter plaatse sterk vernauwd, ja soms geheel gesloten, naar het schijnt, door den invloed der groote bindweefselmassa's, die men daar aantreft; het epithelium dezer verwijde kanalen is bijna overal gedegenereerd. Hier en daar is het geheel verdwenen, op andere plaatsen heeft het van zijn substraat losgelaten, dan weder hangen de atrophische cellen onderling slechts zeer los samen. Waar het epithelium nog gezond schijnt, is het uit lage cubische of platte cellen opgebouwd. Dit alles doet sterk denken aan een proces, dat in de pathologische anatomie den naam van »vorming van retentiecysten" draagt. Het is het gevolg van de ophooping van

vloeistof in een of andere ruimte bij te geringe of geheel opgehouden afvoer dier vloeistof. Iets dergelijks schijnt ook hier voor te komen. Misschien heeft door de vernauwing van de uitloozingsopening der epitheelkanalen veel vloeistof zich daarin opgehoopt, de wanden doen uitzetten en de epitheelcellen doen degenereeren. Daar, waar de gespannen wanden van twee of meer verwijde kanaaltjes elkander raakten, zijn deze door de drukking geheel geatrophieerd en verdwenen.

Ook de toestand, waarin de follikels verkeeren, wijst op een verhoogde drukking in de epitheelgangen. De top des follikels puilt niet meer daarin uit, maar is ingedrukt, de follikels zijn van boven als 't ware in de breedte uitgetrokken en, waar dit proces sterk is voortgegaan, vindt men den follikel op doorsnede als een sikkel- of halve-maanvormig lichaam langs de holte der epitheelinstulping liggen. De structuur der follikels is ook reeds bijna overal verloren gegaan; in velen ziet men echter nog de grens tusschen centrale en periphere follikelmassa.

De verhouding der deelen in deze mucosa, die zoo sprekend op retentie-cysten gelijkt, is een vrij krachtig argument voor het aannemen van een secretie 't zij in den follikel, 't zij in 't epithelium, 't zij in beide, want zonder secretie van vloeistof kan men natuurlijk geen ophooping van vloeistof en geen retentiecysten verkrijgen. Ik heb echter niet kunnen uitmaken of we hier met een pathologisch geval te doen hebben of met het normale degeneratieproces der bursa.

3. Een hoen van 13 maanden bleek als rest der bursa een klein zakvormig aanhangsel aan den achterwand van het proctodaeum te bezitten; het was 4 mM. lang en 3 mM. breed. Op doorsnede vindt men een zeer dikken spierwand, aan de binnenzijde bekleed met een epithelium dat voorzien was van talrijke onregelmatige plooien en instulpingen. In het sub-epitheliale weefsel bevinden zich, behalve een groot aantal vaatkronkels, als laatste overblijfsel der follikels hier en daar kogelronde ophoopingen van donker gekleurde cellen, waarin overigens de structuur van den follikel niet meer te herkennen is.

De kleine holte van dit lichaam stond nog in open communicatie met de cloaca.

4. Bij een hoen van 18 maanden vond ik nog slechts een kleine, 1 mM. lange uitstulping van den achterwand der cloaca; in den wand bevonden zich bijzonder veel vaten, maar geen overblijfselen van follikels.

Fulix (*s. Anas*) *nigra.*

De Bursa Fabricii van een volwassen exemplaar was nog 20 mM. lang, doch slechts 2—3 mM. breed; ze had dus nog den cylindrischen vorm der Anatidae.

De opening der bursa in den achterwand der cloaca was spleetvormig.

Op doorsnede blijkt de eigenaardige bouw der bursa geheel verloren te zijn gegaan. De binnenste bekleeding bestaat uit dik epithelium met vele onregelmatige plooien. Het sub-epitheliale weefsel is zeer rijk aan donker gekleurde cellen, misschien een overblijfsel van de follikel-cellen. Een dikke spierwand omgeeft het geheel.

Larus canus.

Larus marinus.

Sterna hirundo.

Van deze drie species onderzocht ik exemplaren, doch kon geen spoor van een bursa meer ontdekken.

Haematopus ostralegus.

Bij de twee exemplaren, die ik van deze soort kon onderzoeken, vond ik een kleine achterwaartsche uitstulping, in den achterwand van het proctodaeum als laatste rest van de Bursa Fabricii. In beide goed geconserveerde objecten vond ik op doorsnede op het epithelium een groote menigte onregelmatige plooien en talrijke ondiepe instulpingen. In het epithelium en het subepitheliale weefsel lagen nog vele follikels waarvan sommigen hun structuur nog tot zekere hoogte vertoonden, de meesten echter slechts ophoopingen waren van dicht opeengepakte, donker gekleurde cellen.

Platalea leucorodia.

De rest der bursa, die ik hier aantrof, was ± 8 mM. lang en 4½ mM. breed, naar het einde spits toeloopend. Ook hier was ze niet meer dan een achterwaartsche uitstulping van het proctodaeum. Het epithelium, dat de binnenvlakte bekleedt, heeft een onregelmatige oppervlakte. Hier en daar vindt men nog overblijfselen van follikels, ook al weder in den vorm van dichte ophoopingen van follikelcellen.

Picus major.

Ook hier vond ik slechts een kleine uitstulping van den achterwand der cloaca. Het sub-epitheliale weefsel scheen hier op sommige plaatsen als geinfiltreerd met cellen, die zeer veel geleken op follikelcellen.

Fringilla domestica.

Bij een volwassen exemplaar vond ik geen enkele rest meer van de Bursa Fabricii.

Sturnus vulgaris.

De kleine bursa van een volwassen exemplaar was bekleed met epithelium. In de dunne wand was geen spoor van follikels meer te vinden.

Astur nisus.

Een kleine bursa met zeer dunne wanden werd hier aangetroffen. Op het epithelium verhieven zich kleine onregelmatige plooien. In het sub-epitheliale weefsel lagen hier en daar nog de gewone resten der follikels.

Zooals uit het bovenstaande blijkt, zijn mijne gegevens omtrent de atrophie der bursa van weinig beteekenis. Met een enkel woord zij echter nog gememoreerd, wat vroegere schrijvers hierover dachten.

Tannenberg was de eerste, die opmerkte, dat de bursa bij oudere vogels kleiner wordt. Verder maakten Blumenbach, Barkow, Berthold, Martin St. Ange, Ahlwik, Alesi, Forbes en Retterer eenige waarnemingen daaromtrent bekend. Ahlwik bijv. meende, dat door de sluiting der uitvoergang er een ophooping van vocht ontstond in de bursa en haar wanden door dien druk zouden gaan

atrophieeren. Hierbij dient echter opgemerkt te worden, dat de uitvoergang der bursa volstrekt niet altijd oblitereert.

Volgens Alesi zou het optreden der ons bekende epitheelinstulpingen het begin der degeneratie zijn. (zie hist. overzicht pag. 41). Terecht wordt dit reeds door Retterer (l. c. pag. 446—447) bestreden, die er op wijst, dat die epitheelinstulpingen reeds in jonge vogels, ja, bij sommige groepen reeds in het embryo optreden. Forbes geeft eenvoudig het resultaat van zijn ook bij oude vogels verricht onderzoek, (zie hist. overzicht pag. 24 e. v.), en komt daardoor tot zijne op pag. 26, sub 2 aangegeven conclusie. Retterer eindelijk wijdt een hoofdstuk aan de atrophie der bursa (zie hist. overzicht pag. 31). Ik zelf heb te weinig onderzocht in deze richting, dan dat ik hier een oordeel over het werk van vroegere onderzoekers zou mogen uitspreken. Wel kan ik veel van wat Retterer verdedigt, met mijne praeparaten overeenbrengen, maar ook veel is mij in zijn verklaring nog niet duidelijk.

Ook over de vraag, of het verdwijnen der bursa in verband staat met het eierleggen, heb ik mij geen oordeel kunnen vormen.

Aan het einde dezer verhandeling gekomen, moeten wij nog met een enkel woord bespreken, wat wij uit den bouw der Bursa Fabricii kunnen besluiten omtrent hare functie en hare homologie. In 't algemeen is het resultaat in dit opzicht negatief geweest, d. w. z. er is gebleken, dat de meeste theorieën hieromtrent moeten worden verworpen.

Wat de functie der bursa aangaat; daarvan is ons niets gebleken. Uit het op pag. 105 gezegde volgt genoegzaam, dat de bursa *geen lymphklier* is. Verder weet ik geen voorbeeld, dat mij de vrijheid zou geven om de follikels als *ware klieren* te beschouwen, zooals sommige schrijvers deden. Het epithelium is *geen klierepithelium* en het orgaan heeft ook *niets met geslachtsfunctie of excretie* te maken, daar het reeds in het eerste tijdperk van 't geslachtsleven verdwijnt. Het eenige wat op een geringe slijm-

secretie wijst, is de aanwezigheid van niet zeer talrijke bekercellen in het epithelium. Een ander secretum als een weinig slijm vond ik nooit in de bursa. Ook het voorkomen van urinezuurkristallen tot in het diepste van de epitheelgangen bij Columba pleit sterk tegen een flinke secretie in de mucosa; die kristallen zouden dan toch wel opgelost en weggespoeld zijn.

Is dus de functie van dit orgaan en zijn beteekenis in het organisme van den vogel ons ten eenenmale onbekend, niet gunstiger is het resultaat bij het zoeken naar een homologon of naar de genetische beteekenis van de Bursa Fabricii. Op pag. 56 e. v. werd reeds uitvoerig betoogd, dat de ontwikkelingsgeschiedenis van het orgaan alle bestaande theorieën omtrent homologe organen omverwerpt. Ook de wijze van ontwikkeling der follikels staat, naar mijn weten, alleen, tenzij men haar wil vergelijken met die van de glandula thyreoidea en van den thymus, die ook uit het (hypoblastische) epithelium ontstaan, en men, lettende op het spoedige verdwijnen van den thymus, dit orgaan met de Bursa Fabricii vergelijkt, zooals Stieda doet. In ieder geval kan dit dan toch niet meer zijn dan een vergelijking »in gewissem Sinne" (zoo als Stieda op pag. 309 zelf zegt). Van een homologie is natuurlijk geen sprake. Retterer wil een vergelijking met de *amygdala* der zoogdieren doorvoeren. Ook deze vergelijking gaat niet op, al heeft de amandel dan ook follikels en epitheelinstulpingen; want volgens de onderzoekingen van Stöhr, Robin en vele anderen zijn de amygdala zonder twijfel lymphatische organen, en wij hebben gezien, dat de bursa daarmede niets gemeen heeft. Het eenige orgaan, waarmede het misschien eenigszins te vergelijken ware, is de anaalzak der Chelonia, van welk orgaan echter de bouw en de ontwikkelingsgeschiedenis geheel onbekend zijn.

Misschien zal een later onderzoek van de vele raadselachtige en zoogenaamde lymphatische organen nog te eeniger tijd een orgaan vinden, dat met de Bursa Fabricii overeenkomt, thans is het nog niet mogelijk er een aan te wijzen.

TITELS

DER IN DEZE VERHANDELING AANGEHAALDE WERKEN.

1. **Hieronymus Fabricius ab Aquapendente.** Opera omnia anatomica et physiologica. 1687. Cap. 1 et Cap III et VIII pag. 20. Fig. 3. F.
2. **Harvey.** Exercitationes de generatione animalium 1737. Exc. V pag. 14.
3. **Regner de Graaf.** Opera Omnia 1677. Cap. XIII pag. 315—317. Tab. 17 en 18.
4. **Morgagni.** Adversaria anatomica quarta. 1740. Animadv. XXIX pag. 53.
5. **Peyer.** Miscellanea curiosa etc. 1682. pag. 205.
6. **Perrault.** Mémoires de l'acad. des sciences. 1666—1699. Tom. III pag. 310.
7. **Schneider.** Vermischte Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie 1784. pag. 140.
8. **Blumenbach.** Handbuch der vergleichenden Anatomie 1805. pag. 170 & 470.
9. **Tannenberg.** Abhandlung über die männlichen Zeugungstheile der Vögel. Göttingen 1810 pag. 35. Tab. III. fig. 2.
10. **Tiedemann.** Anatomie und Naturgeschichte der Vögel 1810. Bd. I pag. 465.
11. **Spangenberg.** Disquisitio circa partes genitales foemineas avium 1813. Pag. 10.
12. **E. Geoffroy St. Hilaire.** Philosophie anatomique des monstruosités humaines. Des organes génito-urinaires. 1822.
13. **Barkow.** Meckel's Archiv für Anatomie und Physiologie 1829. Heft 4. pag. 433. Tab. IX—X.
14. **Meckel.** System der vergleichenden Anatomie 1829. pag. 416.
15. **Berthold.** Nova acta physico-medica academiae caesarae Leopoldino-Carolinae. Tom. 14. 1829. Bonn. pag. 903—918.
16. **Treviranus.** Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bd. I 1831. pag. 341.
17. **C. G. Carus.** Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. 1834. pag. 487—821.
18. **Wagner.** Lehrbuch der Zootomie. 1843. Th. I pag. 140.
19. **K. E. von Baer.** Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische etc. 1835. pag. 44.
20. **Huschke.** De Bursae Fabricii origine. Jena 1838.
21. **Grant,** Umrisse der vergleichenden Anatomie. 1842. pag. 492—762.
22. **Mayer.** L'institut. Journal universel des sciences et des sociétés savantes en France et à l'étranger. Tome X 1842. pag. 231.
23. **Stannuis.** Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1846. pag. 338.
24. **Cuvier.** Leçons d'Anatomie comparée. 1846. pag. 278.
25. **Martin St. Ange.** De l'Appareil réproducteur des animaux vertébrés. (Mémoires de l'acad. des Sciences, Savants étrangers. 1856. tome XIV).
26. **Ahlwik.** Historisch-kritische Darstellung der verschiedenen Castrationsmethoden bei Hühnern, 1860. Dorpat. pag. 30.

27. **Leydig.** Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. pag. 321 en 324.
28. **Milne-Edwards.** Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Tome VI. pag. 364. 1860.
29. **Voigt.** Lehrbuch der Zoologie. Bd. II. pag. 41. 1853.
30. **Gurlt.** Anatomie der Hausvögel. 1849. pag. 44.
31. **C. Vogt.** Zoologische Briefe. 1851. Bd. II. pag. 314.
32. **Bergmann und Leuckart.** Vergleichende Anatomie und Physiologie. 1852. pag. 198.
33. **Van der Hoeven.** Handbuch der Zoologie 1852—1856. pag. 342.
34. **Rodsewitsch.** Een russische verhandeling. 1854.
35. **Kolb.** Grundriss der vergleichenden Anatomie, 1884. pag. 309.
36. **Leisering.** Atlas der Anatomie des Pferdes und der übrigen Hausthiere. 1861. pag. 163. Tab. 43. Fig. V.
37. **Thorell.** Zoologiens grunder Sednare afdelningen. Stokholm. 1861. pag. 169.
38. **Troschel.** Handbuch der Zoologie. 1864. pag. 81.
39. **von Oefele.** Das Hühnervolk und die Pflichten seiner Gebieter. 1865. pag. 280.
40. **Owen.** On the anatomy of Vertebrates. 1866. pag. 174.
41. **Harting.** Leerboek van de grondbeginseien der Dierkunde, II Deel 1867. pag. 385.
42. **Bornhaupt.** Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenital-systems beim Hühnchen. 1867. pag. 14, 16, 32 und 37.
43. **Gallén.** Ueber die Bursa Fabricii. 1871. Dorpat.
44. **Vinc. Alesi.** Sulla borsa di Fabricio negli uccelli. Atti della Società Italiana di Scienze naturali. 1875. pag. 133—169.
45. **W. A. Forbes.** On the Bursa Fabricii in Birds. Proc. of. the Zool. Society in London 1877 n°. XX p. 304—318.
46. **L. Stieda.** Ueber den Bau und die Entwicklung der Bursa Fabricii. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. 34. 1880.
47. **E. Gasser.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Frankfurt 1874.
48. ——— Der Primitiefstreifen bei Vogelembryonen. (Huhn und Gans). In den Schriften der naturw. Gesellschaft in Marburg. Bd. II. Cassel. 1879.
49. ——— Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv für Anat. und Physiologie, Anat. Abth. 1880.
50. **Retterer.** Contribution à l'Etude du Cloaque et de la bourse de Fabricius chez les oiseaux. Journal de l'Anat. et de la Physiologie. 21e année. 1885. pag. 369.
51. **Carus und Gerstaecker.** Handbuch der Zoologie. Leipzig 1868.
52. **Gegenbaur.** Gründzuge der vergleichenden Anatomie. 1870.
53. **Fr. Müller.** Lehrbuch der Anatomie der Haussäugethiere. Wien 1871.
54. **R. Wiedersheim.** Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1883.
55. **F. M. Balfour.** A treatise on comparativ Embryology. London 1881.
56. **A. Kölliker.** Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.
57. **H. Gadow.** Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota; in Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 178. B. pag. 5. 1887.

VERKLARING DER PLATEN.

ep. = epiblast.
mes. = mesoblast.
hyp. = hypoblast.
pr. = primitiefstreep.
md. = medulla spinalis.
ch. = chorda dorsalis.
E. = Epiblast-instulping.
A. = Allantois.
a.p. = amnionplooi.
p.a. = postanaaldarm.
R. = Rectum.
c.a. = cloacaal-aanzwelling.
l.w. = lacunair weefsel.
r.r. = randen der cloaca-opening.

B. F. = Bursa Fabricii.
Cd. = Coprodaeum.
Ud. = Urodaeum.
Pd. = Proctodaeum.
f.k. = follikelkiem.
c.m. = centrale follikelmassa.
p.m. = periphere " "
f. = follikels.
e.g. = epitheelgangen.
e. = epithelium der bursa.
sp. = spierrok " "
h. = holte " "
ur. = ureter.
cap. = capillaria.

PLAAT I.

Alle figuren, behalve fig. 14, zijn vervaardigd naar mediane, sagittale doorsneden door hoenderembryonen.

Figuur 1. Naar een embryo begin van den 2en dag.
" 2. " " " midden " " 2en dag.
" 3. " " " einde " " 2en dag.
" 4. " " " begin " " 3en dag.
" 5. " " " van den 3en dag.
" 6. " " " begin 4en dag.
" 7. " " " einde 4en dag.
" 8. " " " 3en dag, aanrakingspunt van epiblast en hypoblast, sterker vergroot.
" 9. " " " als fig. 7. cloaca aanzwelling sterker vergroot.
" 10. Cloaca van een embryo begin 5en dag. cloaca.
" 11. " " " " van den 5en dag.
" 12. Lacunair weefsel van een embryo van het einde van den 5en dag.
" 13. Cloaca van een embryo van 7 dagen.
" 14. Dwarsche doorsnede door het lacunaire weefsel van een embryo als figuur 13, ongeveer gegaan in de richting der stippellijn x—y in fig. 13.
" 15. Cloaca van een embryo van 8 dagen.
" 16. " " " " " 10 dagen.

PLAAT II.

Figuur 17. Frontale doorsnede door de cloaca en omgevende deelen van een embryo van 6 dagen. *conv.* zie pag. 50.
" 18. Sagittale mediane doorsnede door de cloaca en Bursa Fabricii van een hoenderembryo van 13 dagen.
" 19. Idem van een hoenderembryo van 17 dagen.
" 20. Idem van een hoenderkuiken van 5 dagen.
" 21. Sagittale mediane doorsnede door het achtereinde van een embryo van *Sterna cantiaca*, van 12 mM. lengte.
" 22. Idem van een embryo van *Sterna cantiaca* 16 mM.
" 23. " " " " " " " 18 mM.
" 24. " " " " " " " 25 mM.
" 25. " " " " " *Anas tadorna* van 14 mM.
" 26. " " " " " " " " $15\frac{3}{4}$ mM.
" 27. " " " " " " " " 17 mM.

PLAAT III.

Figuur 28—34. Verticale doorsneden door opvolgende ontwikkelingsstadien van follikelkiemen uit embryonen van *Gallus domesticus*.
" 35. Dwarsche doorsnede door een follikelkiem van een hoenderembryo (ontwikkelings-stadium van fig. 32).
" 36. Dwarsche doorsnede door de Bursa Fabricii van een hoenderembryo van 17 dagen.
" 37. Gedeelte van een dwarsche doorsnede door de Bursa Fabricii van een embryo van *Rhea Americana* van 25 cM. lengte.
" 38. Verticale doorsnede door een kleinen follikel uit het embryo van *Rhea Americana*.
sp. c. = spoelvormige cellen, *pl.* = plavei-epithelium.
" 39. Gedeelte van een doorsnede door de Bursa Fabricii van een embryo van *Larus argentatus*.
" 40. Gedeelte van een dwarsche doorsnede door de Bursa Fabricii van *Columba domestica*.
" 41. Epithelium met bekercel uit de Bursa Fabricii van *Gallus domesticus*. (Gehard in Flemming's vocht, gekleurd met Spiller's purple).
" 42. In kaliloog gemacereerd epithelium uit de Bursa Fabricii van *Gallus domesticus*.
" *a—e*. Schematische voorstellingen van den verschillenden bouw van de follikels der Bursa Fabricii (zie pag. 104).

PLAAT IV.

Figuur 43. Verticale doorsnede door een plooi uit de Bursa Fabricii van *Gallus domesticus* (oud 8 weken).
" 44. Dwarsche doorsnede door de Bursa Fabricii van *Anas domestica* (oud $6\frac{1}{2}$ dag).
" 45. Verticale doorsnede door een follikel uit de Bursa Fabricii van *Strix flammea*.
" 46. Idem door den follikeltop van *Anas domestica* (volwassen exemplaar).

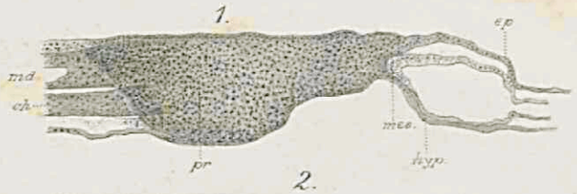
Figuur 47. Idem door het epithelium met bekercel van *Vanellus cristatus* (geconserveerd in Flemming's vocht).

„ 48. Hetzelfde epithelium als fig. 47, van bovenop gezien.

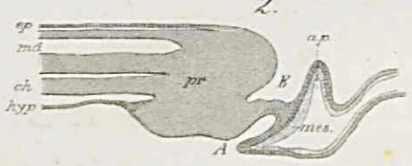
„ 49. Net van cellen uit de centrale follikelmassa van *Gallus domesticus*, na maceratie in $\frac{1}{3}$ alcohol.

„ 50. Verticale doorsnede door den follikeltop van *Gallus domesticus* (geconserveerd in Flemming's vocht).

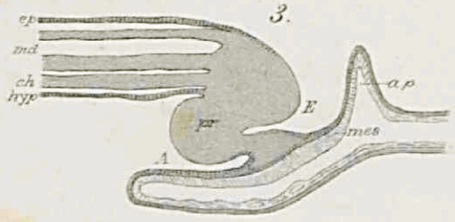
Figuren A—D. Schematische voorstellingen van den bouw der mucosa bij verschillende groepen van vogels (zie pag. 106 e. v.).



1.



2.



3.



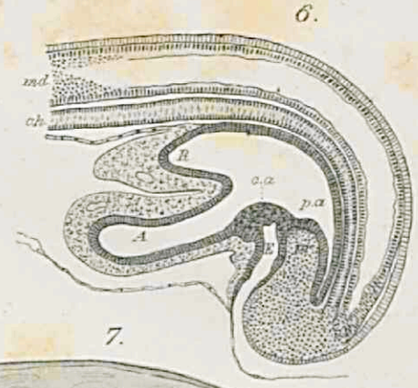
4.



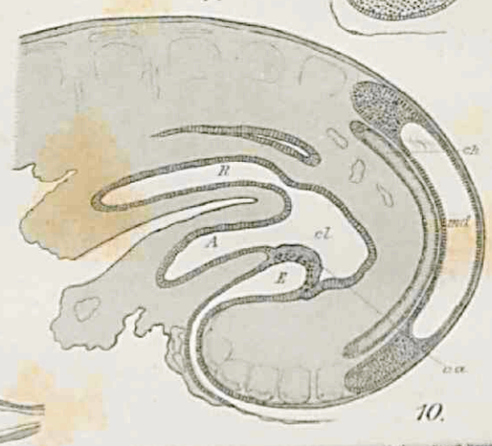
5.



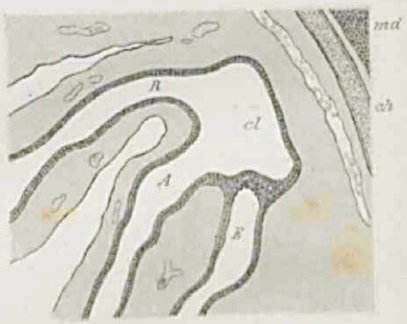
8.



6.



7.



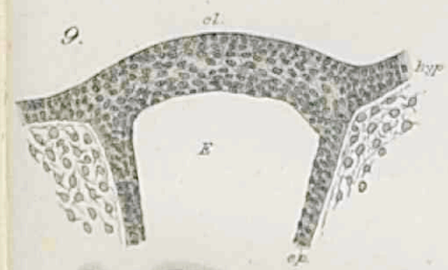
10.



11.



12.



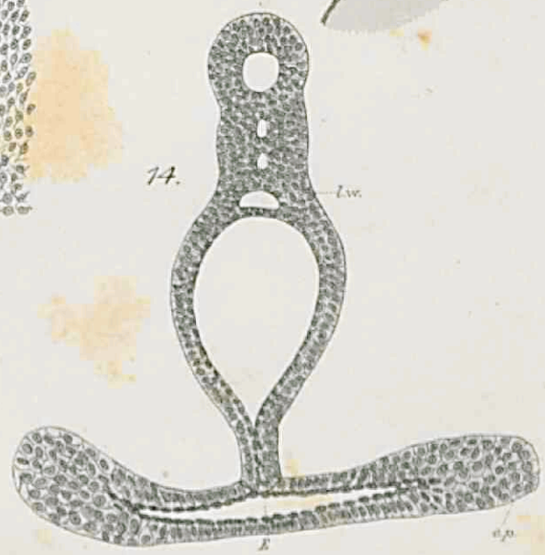
9.



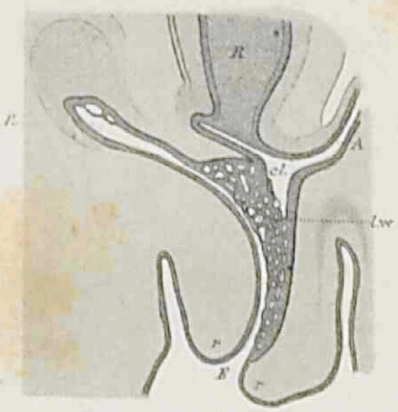
16.



13.



14.



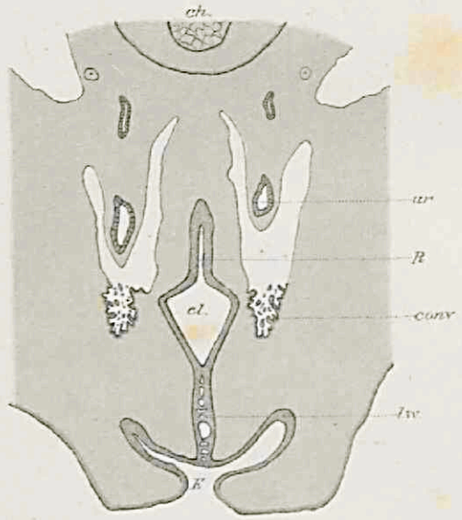
15.

K.F.Wenckebach del.

P.W.M.Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.

17.



18.



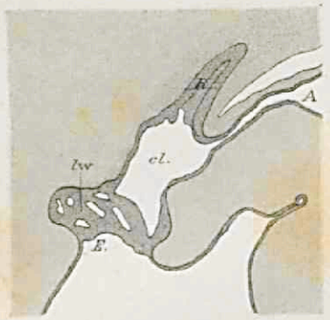


20.

19.



21.



22.



23.



25.



24.



26.



27.



K.F.Wenckebach del.

P.W.M.Trap impr.

A. J.J.Wendel lith.

28.



29.



30.



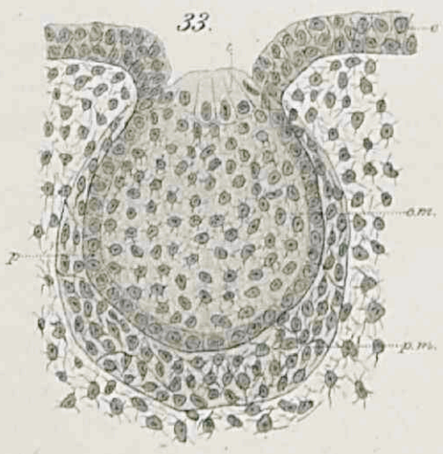
31.



32.



33.



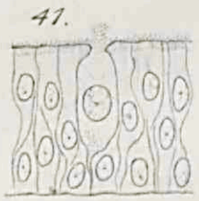
34.



35.



41.



42.



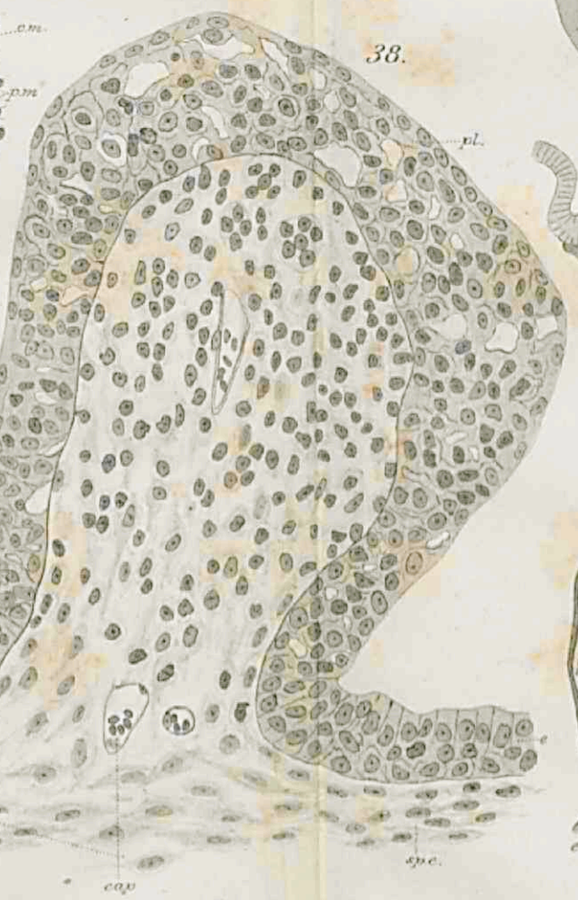
36.



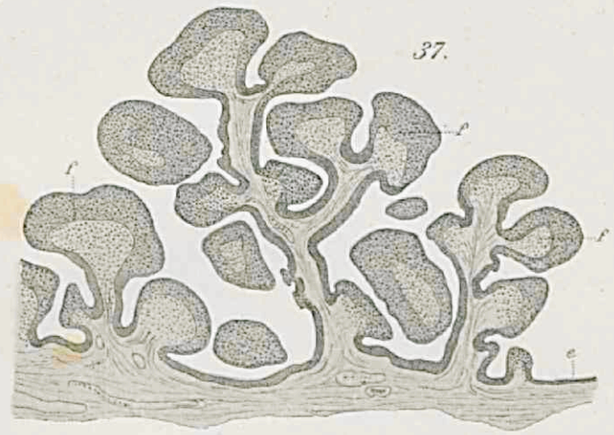
c.



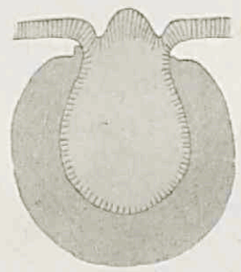
38.



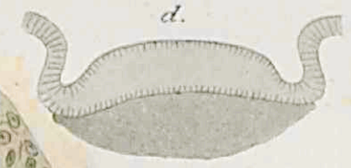
37.



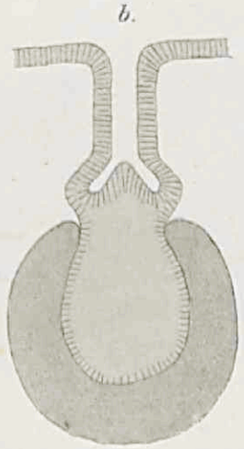
a.



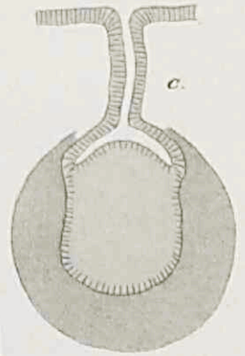
d.



b.



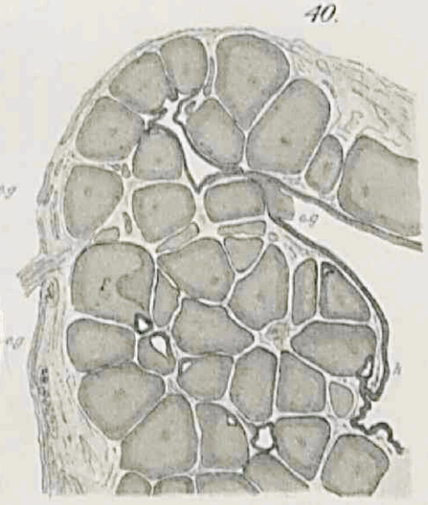
c.



39.



40.



K.F.Wenckebach del.

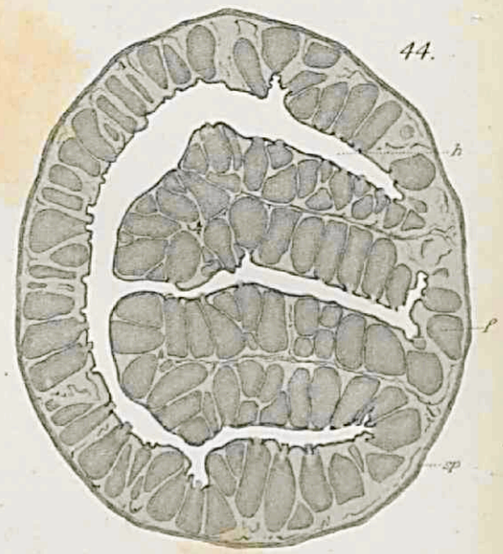
P.W.M.Trap impr.

A.J.J.Wendel lith.

43.



44.



45.



47.



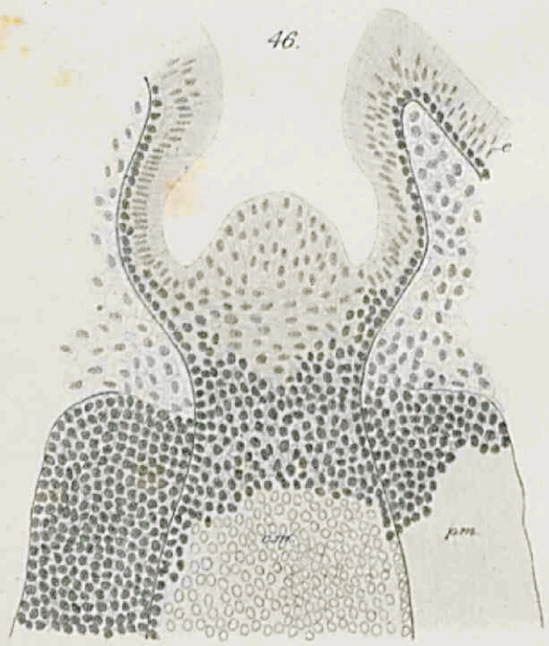
48.



49.



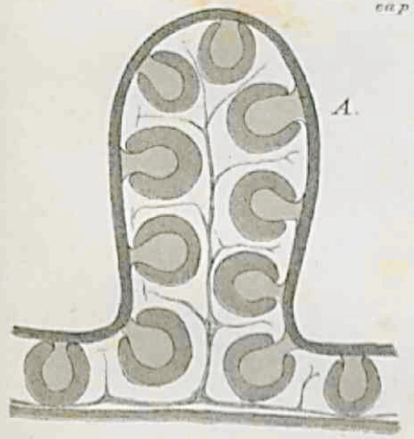
46.



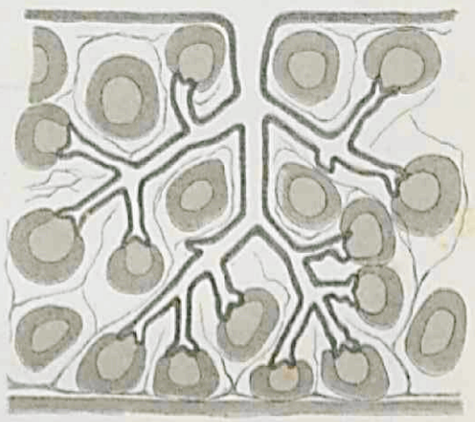
50.



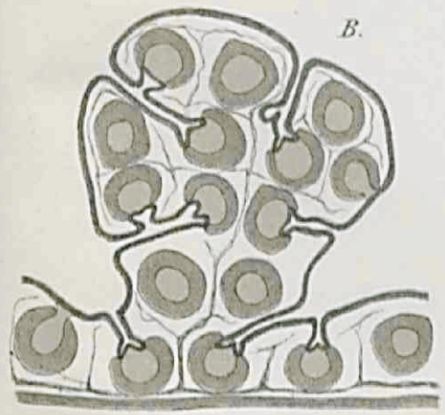
A.



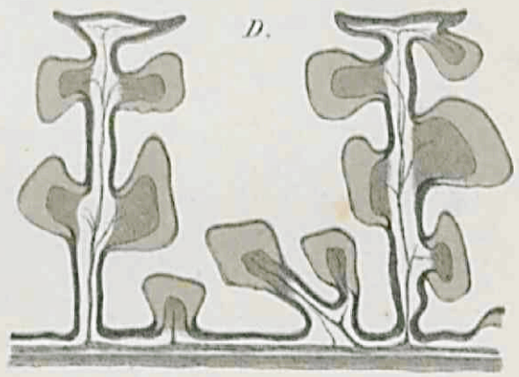
C.



B.



D.



K.F. Wenckebach del.

P.W.M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.

STELLINGEN.

STELLINGEN.

I.

Een zintuig, speciaal voor het waarnemen van den absoluten stand van hoofd of lichaam, ontbreekt bij den mensch.

II.

De bewegingen van de kegels en de pigmentcellen in de retina hebben slechts secundaire beteekenis voor de lichtperceptie.

III.

De Parablast-theorie van His is ook in den vorm, waarin Waldeijer en Hertwig haar brachten, onhoudbaar.

IV.

Bloed en bloedvaten der gewervelde dieren zijn uitsluitend van mesoblastischen oorsprong.

V.

De beste hypothese omtrent de herkomst van de holte van hart en bloedvaten is die van Bütschli.

VI.

De Musculus caroquadrata Sylvii is te beschouwen als een deel van den Musc. flexor hallucis longus.

VII.

Bij het zoeken naar een homologie tusschen arm en been mag men niet aannemen, dat er een torsie van den humerus heeft plaats gehad.

VIII.

Polymastie berust niet op atavisme.

IX.

Bij asthma bronchiale behandele men steeds de neusholte.

X.

De intoxicatie-verschijnselen, die soms na inspuiting eener kleine hoeveelheid cocaïne optreden, mogen niet toegeschreven worden aan een idiosyncrasie van den patient.

XI.

De suggestie moet door den geneesheer met veel omzichtigheid, maar dan ook, als krachtig therapeutisch agens, in ruime mate toegepast worden.

XII.

Krampen en coma bij uraemie berusten op chemische prikkeling van de herschenschors.

XIII.

In de geneeskundige gymnastiek vermijde men zorgvuldig het kunstmatig welven der borstkas, bevordere integendeel het goed samenvallen daarvan bij expiratie.

XIV.

Waar men bij zeer zwakke patienten de afzetting van vet wil bevorderen, is het rationeel, niet vet als zoodanig maar vetzuren of zeepen toe te dienen.

XV.

Het feit, dat ontstekingsproducten minder gemakkelijk uit den longtop dan uit andere deelen der long worden verwijderd, geeft tot nog toe de eenige deugdelijke verklaring van de praedispositie der longtoppen voor phthisis.

XVI.

Het resultaat van de proeven van GRAWITZ e. a., dat ettering ook bij afwezigheid van bacterien kan optreden, was a priori te verwachten.

XVII.

Directe kerndeeling (fragmentatie) wijst op beginnende degeneratie; zij wordt niet meer gevolgd door ware celdeeling.

XVIII.

Laparotomie is bij peritonitis dikwijls geindiceerd, slechts zelden gecontraindiceerd.

XIX.

De operatie van PHELPS verdient aanbeveling bij pes varus in hoogen graad.

XX.

De oorzaak der sympathische ophthalmie moet in een reflectorische werking gezocht worden.

XXI.

Bij heftige bloeding door ruptura uteri incompleta tamponeere men met styptische watten en late deze als occlusief verband in de holte van vagina en uterus achter.

XXII.

De colporhaphia posterior volgens de methode van Lawson Tait verdient ruime toepassing.

XXIII.

Naarmate de prognose der laparotomie gunstiger wordt, zal sectio caesarea de perforatie van het levend foetus moeten vervangen.

XXIV.

Idioten van jeugdigen leeftijd behooren niet opgenomen te worden in geneeskundige gestichten voor krankzinnigen.

XXV.

Slechts door gecombineerd chemisch en bacteriologisch onderzoek kan de bruikbaarheid van drinkwater vastgesteld worden.

XXVI.

Waar de gerechtelijk geneeskundige uitspraak heeft te doen over de mate van toerekenbaarheid van een persoon, zal hij moeten onderzoeken of deze al of niet gemakkelijk hypnotiseerbaar is.

XXVII.

De toepassing der bekende uitspraak »Eine falsche Hypothese ist immer besser als gar keine" werkt noodlottig op den vooruitgang der wetenschap.