



Embryologische onderzoeken

<https://hdl.handle.net/1874/254083>

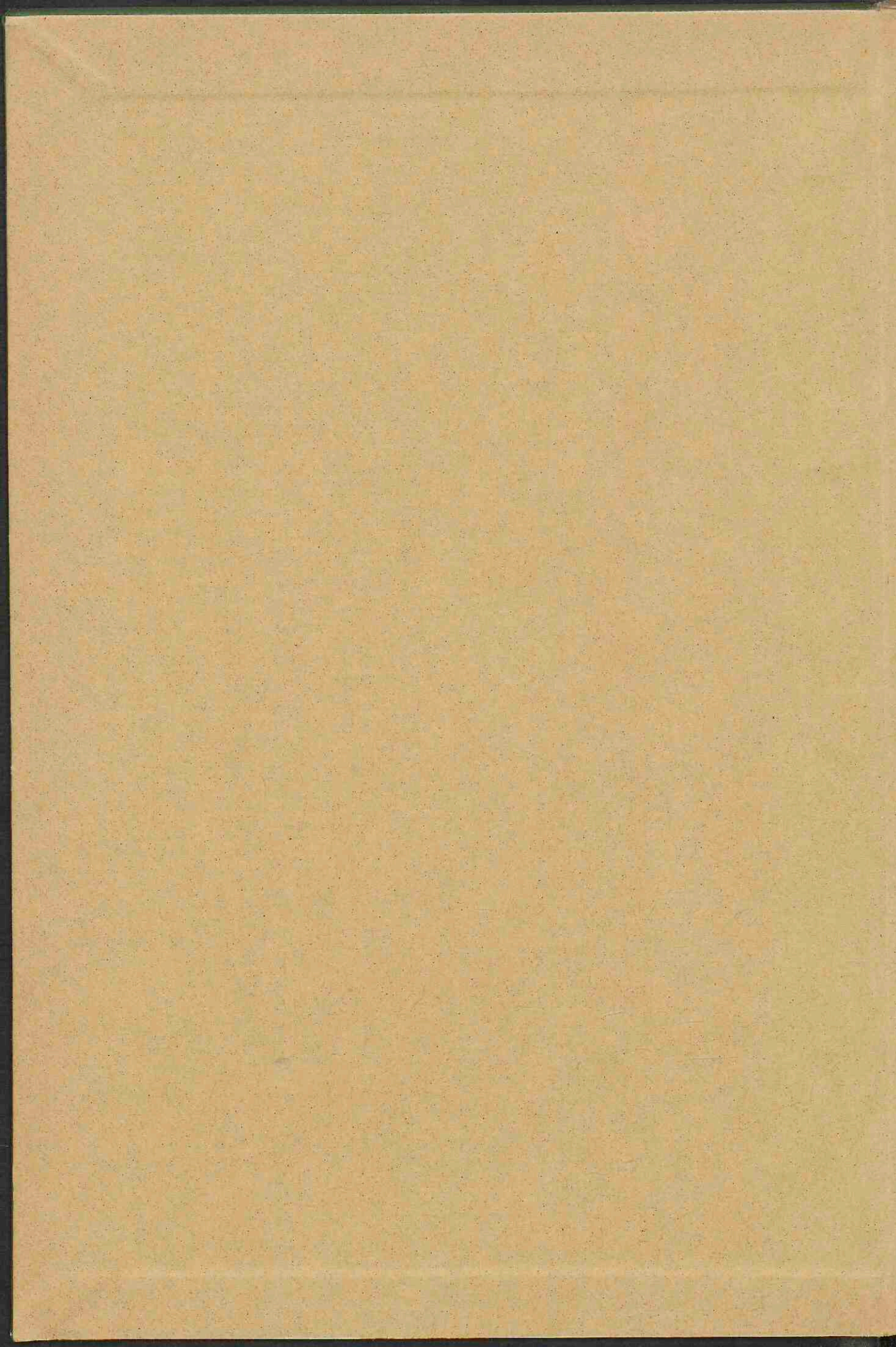
A 40 192

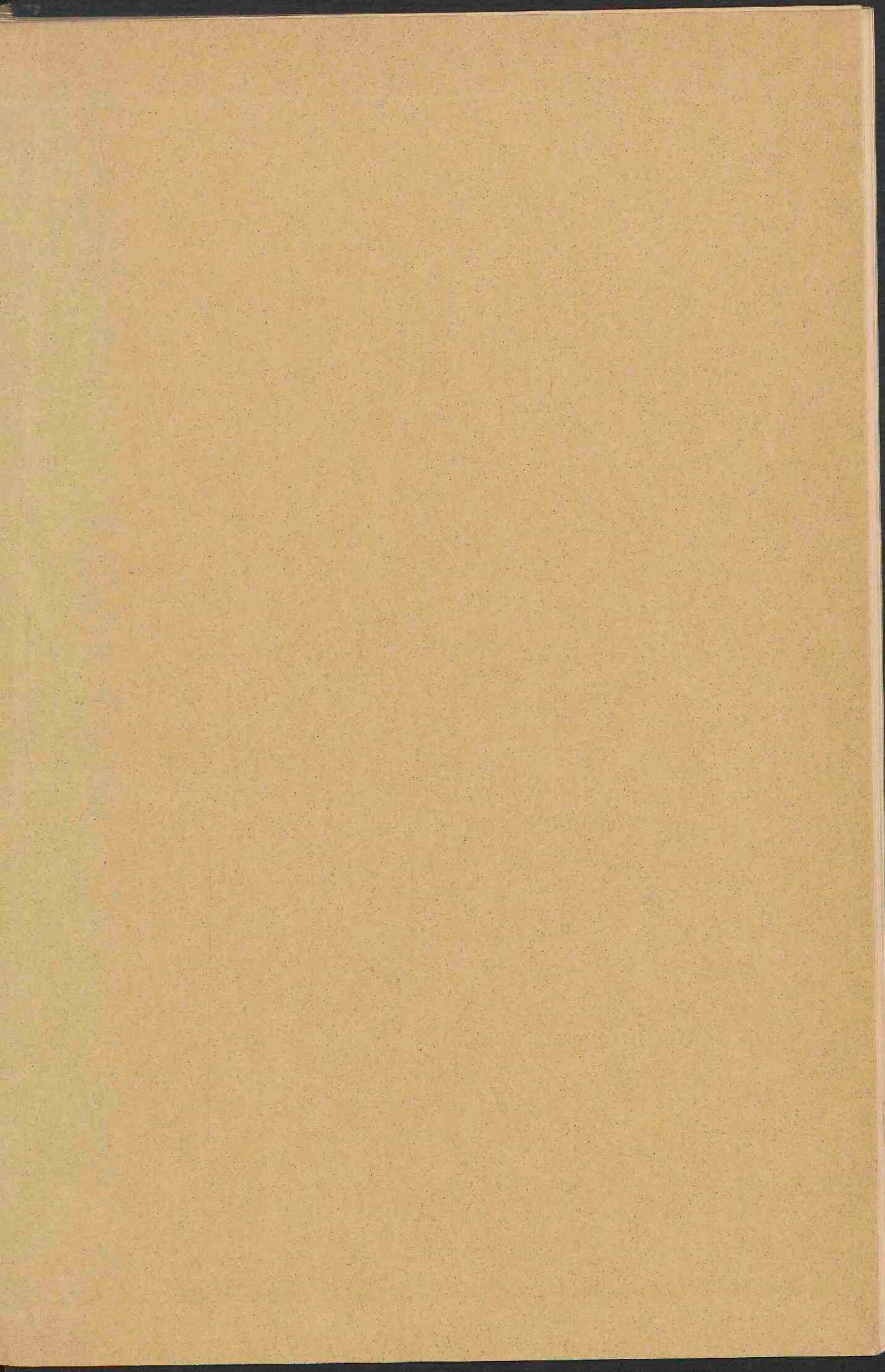
Phys. 29 April
1903

EMBRYOLOGISCHE ONDERZOEKINGEN

A. J. RESINK

es.
recht





EMBRYOLOGISCHE ONDERZOEKINGEN

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT



0746 9129

Diss Utrecht 1903.

EMBRYOLOGISCHE ONDERZOEKINGEN

1. BIJDRAGE TOT DE PLACENTATIE VAN ERINACEUS EUROPAEUS
2. THEORETISCHE BESCHOUWINGEN OVER EMBRYONALE ORGANEN

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE

AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,

NA MACTHIGING VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS

D^r. W. L. P. A. MOLENGRAAFF,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERDHEID,

VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER UNIVERSITEIT

TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE

TE VERDEDIGEN

op Woensdag 29 April 1903, des namiddags te 4 uur.

DOOR

ALBERTUS JOHAN RESINK

GEBOREN TE DJOCJACARTA

BOEKHANDEL EN DRUKKERIJ

VOORHEEN

E. J. BRILL

LEIDEN — 1903



AAN MIJNE OUDERS

VOORWOORD.

Bij het zoeken naar een onderwerp voor mijn proefschrift, stelde prof. HUBRECHT mij welwillend zijn rijk embryologisch materiaal van *Erinaceus* ter beschikking. — In de loop van het onderzoek compliceerde zich de vraagstelling evenwel in die mate, dat de promotie bij eene conscientieuze behandeling van het materiaal ongewenscht lang uitgesteld zou moeten worden. Alvast geef ik dus een tweetal studiën, die onderdeelen van het meer omvangrijke werkplan vormen in de hoop later gelegenheid te vinden, daaraan de thans nog ontbrekende voortzetting toe te voegen.

THE HISTORY OF

The History of the County of Middlesex, from the earliest times to the present, is a subject of great interest and importance. It is a subject which has attracted the attention of many of our most distinguished historians and antiquaries. The history of this county is a subject which has attracted the attention of many of our most distinguished historians and antiquaries. The history of this county is a subject which has attracted the attention of many of our most distinguished historians and antiquaries.

BIJDRAGE TOT DE PLACENTATIE VAN
ERINACEUS EUROPÆUS

THE UNIVERSITY OF CHICAGO
LIBRARY

I. Inleiding

In 't Quart. Journ. of micr. Science Dec. 1889 verscheen een studie van prof. HUBBRECHT over de placentatie van den egel. In de inleiding bespreekt hij uitvoerig de wenschelijkheid, om bij 't onderzoek naar de placentatie of de embryogenese gebruik te maken van de vergelijkende anatomische methoden. Met HUNLEY beschouwde hij de *Insectivoren* als de meest primitieve en »centrale» groep der monodelfe zoogdieren.

In deze orde, die te oordeelen naar vergelijkend anatomische en palaeontologische gegevens 't naast verwant zou zijn aan de primitieve zoogdieren, zijn *Erinaceus* en *Gymnura* de meest oorspronkelijke geslachten. Dit gaf hem aanleiding op uitgebreide schaal materiaal te verzamelen voor 't onderzoek der placentavorming en der embryogenese van eerstgenoemd genus, waarvan nu reeds ongeveer 700 zwangere en niet-zwangere uteri in de verzameling van 't Utrechtsche Zoologisch Museum aanwezig zijn.

Een gedeelte van deze omvangrijke collectie gebruikte hij in 1888/89 voor bovenvermeld onderzoek naar de placentatie en nam zich toen voor later ook de embryogenese te bewerken. Andere onderzoekingen brachten evenwel in deze plannen verandering en daarom wekte hij mij op, toen ik naar een onderwerp zocht voor een proefschrift, aan dit materiaal 't ontstaan van het mesoblast te onderzoeken. Dankbaar aanvaardde ik dit aanbod en gaarne betuig ik mijne erkentelijkheid voor den onbekrompen steun, door

hem verleend bij 't verzamelen van nieuw materiaal en bij 't doen vervaardigen van nieuwe preparaten enz. enz.

De resultaten van een voorloopig onderzoek weken in sommige opzichten vrij belangrijk af, van wat bij andere dieren gevonden was, zoodat een uitvoeriger studie, dan eerst bedoeld was, noodzakelijk werd. Vermoedelijk zullen hiervoor eenige jaren noodig zijn.

Bij eerstbedoeld onderzoek vielen mij eenige structuren op in jonge placenta-studiën, die, naar 't mij voorkwam, anders moesten worden geïnterpreteerd, dan was gedaan door prof. HUBRECHT in zijn artikel over de egelplacenta. Bij de bespreking bleek mij, dat prof. HUBRECHT zelve reeds deze gewijzigde interpretatie noodzakelijk had geacht, hoewel hij geen gelegenheid had gevonden voor hernieuwd onderzoek en publicatie. Hij wekte mij op dit onderzoek tot onderwerp mijner dissertatie te kiezen, om des te rustiger daarna 't embryologisch onderzoek ter hand te kunnen nemen.

Definitie van Praeplacenta en Placenta. In de ontwikkelingsgeschiedenis der placenta komen twee hoofdstadiën voor. In 't eerste stadium vormt zich de ectoplacenta (DUVAL) of de trofoblastwoekering (HUBRECHT), waarmede de kiemblaas zich vasthecht aan den uteruswand. In deze woekering van den buitensten kiemblaaswand ontstaat een meer of minder ontwikkeld, samenhangend, onregelmatig lacunensysteem, waarin, na de aanhechting, moederlijk bloed stroomt (lacunes sanguinées maternelles, DUVAL). De uteruswand vormt ter aanhechtingsplaatse meestal vóór en onafhankelijk van de aanhechting, een snel woekereend weefsel, dat rijkelijk met bloed is geïmbibeerd, veelal onder hypertrofie der moederlijke capillairen (trofospongia).

De 2^e periode (période de remaniement de l'ectoplacenta, DUVAL) treedt in, wanneer de allantoïs zich tegen een deel van de trofoblast aanlegt, welk verschijnsel gevolgd wordt door een hecht ineen groeien van allantoïsvaten met centripetaal woekerende trofoblast (ectoplacenta). Bij 't rijpen der placenta, door DUVAL, m. i. noodeloos, als 3^e periode (période d'achèvement) onderscheiden, degenerereert in meer of mindere mate 't ectoplacentaire weefsel (dat de

lacunen met moederlijk bloed omsluit) tusschen de allantoïsvaten, zoodat de scheidingswand tusschen moederlijk en embryonaal bloed hoe langer hoe dunner wordt en van aard verandert.

Dit korte overzicht, dat voor een deel vooruitloopt op de resultaten, hieronder te vermelden, is noodig om de splitsing in tweeën te motiveeren, die ik bij de beschrijving zal in acht nemen. Ik zal namelijk het eerste stadium noemen 't *praeplacentaire*, en 't tweede 't *euplacentaire* stadium. 't Praeplacentaire stadium komt ongeveer overeen met wat door enkele auteurs is beschreven als implanting van 't ei (Implantation).

Terminologie. Alvorens over te gaan tot beschrijving van het gevondene is 't noodig de beteekenis vast te stellen van eenige termen, die herhaaldelijk zullen worden gebruikt en aanleiding kunnen geven tot misverstand.

HUBRECHT (l. c.) voerde bij zijn onderzoek over de egeplacenta de termen trofoblast, trofospongia, trofosfeer in.

»The first name, of which I want definitively to establish the »significance (it was first used by me in the *Anat. Anz.* vol. III »p. 511) is the name *trophoblast*. I propose to confer this name »to the *epiblast of the blastocyst as far as it has a direct nutritive »significance, as indicated by proliferating processes by immediate »contact with maternal tissue*. The epiblast of the germinal area »— the formative epiblast — and that, which will take part in the »formation of the inner lining of the amnion cavity is *ipso facto*, »excluded from the definition. Even, when the layer as such »may be very passive (e. g. the Carnivora) the use of the name »trophoblast will render unnecessary such circumlocutory expressions as, »outer epiblastic layer of the blastocyst'', »primitive »exochorion" (HUBRECHT. *Plac. of Erin.* p. 298).

We have called *the external epiblast on which we have noticed proliseration*, the trofoblast. (HUBRECHT l. c. p. 322).

In zijn bekende trofoblast-theorie (HUBRECHT. *Die Phylognese des Amnions und die Bedeutung des Trofoblastes.* Verh. der Kon.

Akad. v. Wet. Amst. 1895) heeft HUBRECHT het gebruik van den naam trofoblast geheel los gemaakt van 't proliferatie verschijnsel, wat hem des te gemakkelijker viel, omdat bij den egel, bij welken hij den naam had ingevoerd, de *geheele* buitenste kiemblaaswand de woekering ondergaat (formatief epiblast natuurlijk niet medegerekend). Woordelijk zegt hij (l. c. p. 18):

»Diese von mir Trophoblast genannte Keimschicht ist für die
»Anheftung des Säugethierkeimes an die mütterliche Gewebe an
»erster Linie bestimmt, dabei entwickeln sich zu gleicher Zeit in
»der mannigfaltigsten Weise localisirte oder über die ganze Ober-
»fläche sich erstreckende Wucherungen, welche zur Ernährung
»des Embryo's dienen.»

In dit onderzoek gebruik ik den term trofoblast in deze gewijzigde beteekenis. Na overleg met prof. HUBRECHT en met zijne instemming gebruik ik voor de *woekerende* trofoblast den DUVAL'schen term ectoplacenta.

Trofoblast is dus een zuiver topografisch begrip, vereenigbaar met elke theorie over zijne phylogenese. De naam drukt de (zeer waarschijnlijke) nutritieve beteekenis uit, welke aan de trofoblast veler zoogdieren toekomt.

't Zal bij de beschrijving blijken dat HUBRECHT zich vergist heeft in de opvatting van de lagen door hem bij Erinaceus trofoblast en trofospongia, die te zamen zijn trofosfeer vormen, genoemd. *De geheele trofosfeer is nl. embryonaal*, en moet dus tot de trofoblast gerekend worden en ectoplacenta heeten. De werkelijke trofospongia beschrijft hij bij den egel wel, maar noemt haar »decidual dwelling». Later '99¹⁾ heeft hij de daaraan overeenkomstige woekeringen bij Tarsius en Tupaia eveneens met den naam trofospongia aangeduid. 't Volgend overzicht zal 't verschil in terminologie duidelijker maken.

	HUBRECHT (Erinaceus)	HUBRECHT (Tarsius en Tupaia) ¹⁾
embryonaal	} trofospongia } trofoblast	} trofosfeer
moederlijk		
		trofospongia.

1) Report Internat. Congress of Zoology. Cambridge 1899.

Ik volg de latere nomenclatuur; waar ik »trofoblast,» »trofospongia» of »trofosfeer» tusschen „» zet, bedoel ik de door HUBRECHT in 1889 voor den egel gebruikte terminologie.

II. Praeplacentaire stadium

Deciduakussens. Zooals reeds bekend is uit de onderzoekingen van Hubrecht ontwikkelt zich het embryo in eene groeve tusschen twee deciduakussens (decidual swellings, HUBRECHT l. c. passim). De figg. 1, 2 en 3 (pl. XV) van HUBRECHT geven voldoende de vormverandering van de uterusdoorsnede bij het ontstaan der deciduakussens weer.

Daar ik mij, uit gebrek aan tijd, slechts terloops heb kunnen bezighouden met de histologie van den uteruswand, zal ik hierover geen mededeelingen doen en verwijs ik slechts naar 't door HUBRECHT meegedeelde op pag. 333. Ook de vraag of de deciduakussens al aanwezig zijn voor de aanhechting der kiemblaas (zie HUBRECHT l. c. p. 314) en of er zooals bij andere zoogdieren een gepraedisponeerde plaats aan den uteruswand is, die bij de zwangerschap wordt tot trofospongia, laat ik rusten. Hiervoor is eene bestudeering van de embryonale uterus noodig.

Verloop der bloedvaten in de mucosa. De vascularisatie van den uteruswand kan worden bestudeerd aan geïnjecteerde preparaten en aan materiaal, dat in toto in cederolie is doorzichtig gemaakt. HUBRECHT had door injectie reeds aangetoond, dat geen moederlijk bloed kon doordringen in den hypoblastzak. Over 't vaatverloop schrijft hij:

»and the way, which the injection-mass had taken along the »mesometrical arteries upwards towards the centre of the decidual »proliferation, from thence along the wide vessels of this modified »portion of the mucosa towards the lacunae of the »trofospongia» (= trofoblast) can be most accurately traced" (p. 340).

Ik kan dit volkomen bevestigen. De bloedvaten dringen in van uit 't mesometrium, verlopen perifeer in den uteruswand tot aan de anti-mesometrale zijde, hier dringen zij plotseling met een kniebocht in de diepere lagen der mucosa. Opvallend is daarbij de

enorme verwijding en 't spiraalvormig verloop. Beide zijn zeer duidelijk te zien op doorzichtig gemaakt materiaal. (Zie ook op doorsnede fig. 8). Aan dezen anti-mesometrale kant vindt men natuurlijk niet, evenals aan de „flanken” de talrijke evenwijdige doorschijnende geïnjecteerde vaten.

HUBRECHT wees reeds (p. 380) op 't voorkomen, althans op latere stadien van perivasculaire woekeringen in de mucosa. Hij bespreekt de vraag, of de vaten zonder perivasculaire schede venen zijn, komt evenwel tot de overtuiging door zijne injectieproeven, dat zoowel »amongst the afferent and amongst the efferent vessels there may be such that possess and others, that are devoid of a proliferation sheath” (p. 331). Hij vermoedde dat deze perivasculaire schede functioneert als een druk-regelaar van den bloedstroom (zie pag. 332). 't Was mij niet mogelijk, evenmin als 't HUBRECHT gelukte, om een onderscheid te zien tusschen toe- en afvoerende vaten wat betreft den anatomischen bouw.

Aanhechting van het Ei.

Het ei van den egel hecht zich zeer vroeg aan den uteruswand, 't is dan nog zeer klein en vormt dus niet een betrekkelijk omvangrijke dunwandige blaas, zooals die gevonden is bij Talpa, Sorex; Tupaia enz. vóór de aanhechting. De HUBRECHT'sche figg. 2, 4, 5, 6 en 7 geven afbeeldingen van de kiemblaas kort vóór en kort nà de aanhechting. Deze stadien zijn zeer moeilijk te krijgen en 't is mij dan ook niet mogen gelukken om er meerdere van te verzamelen. Gaarne had ik nagegaan of de eenzijdige ontwikkeling van de ectoplacenta, zooals die duidelijk is op fig. 5, kort vóór de aanhechting, al dan niet een algemeen verschijnsel is, -- omdat dit gedeelte der ectoplacenta op latere stadien meehelpt bij de vorming der euplacenta, terwijl 't overige van deel den ectoplacentamantel degenereert tegen 't einde van 't praeplacentaire stadium, kan men verwachten, dat 't anti-mesometrale gedeelte der ectoplacenta in de ontogenese eerder en krachtiger ontstaat dan 't mesometrale gedeelte.

De kiemblaas hecht zich ook bij den egel, zooals reeds bekend is uit de onderzoeken van HUBRECHT, vast onder vernietiging

van 't moederlijk epithelium, hetgeen een algemeen verschijnsel schijnt te zijn. Gewoonlijk geschiedt de aanhechting niet geheel onder aan de groeve tusschen de twee deciduakussens, maar iets hoger aan den zijwand (cf. HUBRECHT, l. c. fig. 38). De trofoblastcellen dringen in 't moederlijk weefsel, blijven evenwel zeer oppervlakkig. Op dit stadium kan men nog geen duidelijke degeneratie verschijnselen waarnemen in trofoblast of decidua, van een actief »zich invreten» der kiemblaas is dus geen sprake, toch is op weinig oudere stadien de kiemblaas bijna geheel omgeven door moederlijk weefsel. Dit kan alleen daardoor worden verklaard dat de kiemblaas geleidelijk, zij 't ook vrij snel vergroeit met den uteruswand. Sommige preparaten vertoonen dit verschijnsel zeer duidelijk, doordat de kiemblaas op meer dan ééne plaats samenhangt met den wand der groeve (zie b.v. Utr. Mus. Cat. Erinaceus 344 c². II. 5). Het epithelium is alleen daar vernietigd, waar de kiemblaas zich heeft vastgehecht. Een dergelijke wijze van inplanting kan vermoed worden bij den mensch (PETERS gaf, zooals bekend is, een andere opvatting, die hieronder, bij de bespreking der bloedprop, zal besproken worden). Ook HUBRECHT wees reeds op de overeenstemming tusschen den egel en den mensch in dit opzicht. Hij onderscheidt twee typen: 't eerste type (knaagdieren) is »analoog», 't tweede type (egel) is »homoloog» aan de inkapseling zooals die bij den mensch (l. c. p. 316) — vermoedelijk — gevonden zal worden. Doch, zooals reeds is gezegd, de uitvoerige bespreking hiervan volgt later.

Ectoplacenta. Bij de vaststelling der te gebruiken nomenclatuur werd reeds 't een en ander gezegd over de geschiedenis der termen trofoblast, trofosfeer, trofospongia en ectoplacenta. Ik zal mij hier bepalen tot een weergeven der waarnemingen. In een later artikel hoop ik de theoretische vragen te behandelen, waartoe dit onderzoek aanleiding gaf en zal dan ook meer uitvoerig, dan ik hier beoog, de litteratuur over de ectoplacenta bespreken.

HUBRECHT meende dat de trofoblast zich bij den egel niet verder uitstreckte dan den buitenwand der kiemblaas met vingervormige uitwassen, diffuus over de geheele oppervlakte verdeeld (zie b.v. l. c. pl. XII fig. 16—20 en HUBRECHT. Die Keimblase van Tarsius. Zeit-

schr. f. Gegenbaur II. pl. I. figg. 11—16). In werkelijkheid bleek, zooals reeds is gezegd, dat de geheele trofosfeer een ectoplacentaire woekering van den buitenwand der kiemblaas is. De meer perifere cellen der ectoplacenta verklaarde HUBRECHT als te zijn van moederlijken oorsprong; de endotheliumcellen der moederlijke capillairen woekeren op de grens van de kiemblaas en doen zoo een dicht weefsel ontstaan, waarin ten slotte geen andere mucosa-elementen meer te zien zouden zijn. Dit weefsel noemde hij trofospongia. In werkelijkheid moet trofospongia genoemd worden: de spongicus wordende laag der decidua, grenzende aan de kiemblaas, zooals die bij alle monodelphe mammalia schijnt voor te komen.

HUBRECHT gaf deze foutieve meening evenwel reeds met de noodige reserve. (cf. p. 327). Zelf wees hij er reeds op, dat op jonge stadien lacunen voorkomen in de ectoplacenta, zooals hij op latere stadien beschreef in de »trofospongia»; en dat er een scherpe scheiding te constateeren valt tusschen de „deciduofracts”, uit de perifere »trofospongia” ontstane cellen, en de mucosa; dat grenzende aan de bloedprop een duidelijke „trofospongia” mantel wordt gevonden; dat de samenhang tusschen »trofoblast” en »trofospongia” zoo innig bleek op latere stadien, dat „the evidence of early genetic stages is emphatically required to bring the conviction that, in the trofosphere of stages 29—51 (diagrams), two elements of different origin ought actually to be distinguished” (p. 328). Op later stadien ziet hij een grens tusschen beiden in de laag van gestrekte cellen op de grens van 't gemodificeerde, en 't ongemodificeerde trofoblast.

Toen mij, bij 't onderzoek naar de vorming van 't mesoblast, eenige jonge kiemblazen in de handen kwamen, onderzocht ik ook, of ik iets kon waarnemen van 't indringen van moederlijke cellen tusschen de kiemblaas en de bloedprop, ter verklaring van 't feit, dat te dier plaatse later een machtige »trofospongia” mantel wordt gevonden.

In de plaats daarvan vond ik structuren, die duidelijk bewezen, dat van den aanvang de kiemblaas met eene vrije plaat grenst aan 't uteruslumen in de groeve, — dat dus, de »trofosfeer”mantel te

dier plaatse, dus ook elders, geheel embryonaal is. Prof. HUBRECHT wekte mij toen op dit uit te werken voor mijn proefschrift omdat 't andere onderzoek eenige jaren zou kosten. Met groote waardeering zal ik terug denken aan zijne hooghartige medewerking, ook, waar de gevonden resultaten in strijd kwamen met het door hem vroeger beschrevene.

Op fig. 1 ziet men de pas vast gegroeide kiemblaas met den vrijen rand aan 't uteruslumen. Dit is nog duidelijker op fig. 3 geteekend naar eene doorsnede van eenen uterusknobbel, die, op een veel ouder stadium, dan gewoonlijk, nog eene wijde groeve vertoont tusschen de twee lipranden. Gewoonlijk is op dit stadium de afsluiting van de groeve tusschen de 2 deciduakussens en de rest van 't uteruslumen al voltooid. De ongewoon wijde groeve is oorzaak, dat een zeer groot gedeelte van den ectoplacentamantel vrij aan 't lumen grenst, onbedekt door moederlijk weefsel, waardoor dit exemplaar dus zeer bewijzend is. Al de uterusknobbels van deze moeder (6!) vertoonen deze bijzonderheid; overige, abnormale kenmerken heb ik er niet bij gevonden, zoodat ik geen aanleiding heb, dit object voor abnorm te verklaren. In elk geval is 't verschijnsel, waar 't hier voornamelijk om te doen is: de vorming van de trofosfeer aan de vrije (niet door moederlijk weefsel bedekte) rand van de kiemblaas, reeds door HUBRECHT geconstateerd, maar verkeerd opgevat.

»As a matter of fact there is at the outset no maternal tissue »between the blastocyst and this coagulum (bloedprop, zie onder) »and no maternal tissue can thus *in loco* originate a trophospongia. »Still in later phases the trophospongia is seen distinctly to be »present in that region and to develop an outer layer of decidua- »fracts. I explain this fact by an ingrowth of proliferating ma- »ternal tissue in the region indicated at a period corresponding »with that of figs. 40, 41". (HUBRECHT l. c. p. 328).

Al deze preparaten bewijzen dus, dat de geheele trofosfeer embryonaal is, zooals in de inleiding reeds is gezegd.

Voor al op latere stadien is de trofoblastwoekering (ectoplacenta) door een onregelmatig lacunensysteem doormijnd, dat aan de peri-

ferie aansluit aan moederlijke vaten; zooals door HUBRECHT reeds is beschreven (= lacunes sangui-maternelles van DUVAL). Natuurlijk wordt deze directe aansluiting later verstoord door 't optreden der deciduofracten of megalokaryocyten aan de periferie van de ectoplacenta. Eene omsluiting der moederlijke cappillairen door een plasmodiblast, zooals bij andere zoogdieren is gevonden (roofdieren enz.) komt hier evenmin voor als bij de Chiroptères en den mensch.

Een endothelium komt in deze lacunen niet voor. Op veel later stadiën, tegen 't einde der zwangerschap, als een goed functioneerend bloedvaatstelsel is gevormd in de placenta, zijn de lacunen van de ectoplacenta (die nog steeds te vinden is tusschen de placenta en 't moederlijk weefsel) bekleed met langgerekte cellen van endotheelachtigen habitus. Natuurlijk zijn deze »endotheel» cellen niet anders van oorsprong dan de overige ectoplacentaire cellen. Dat er op vroegere stadien geen endotheelachtige cellen gevonden worden, die de ectoplacentaire lacunen bekleeden, moet vermoedelijk hierdoor worden verklaard, dat 't bloed op die jonge stadien (praeplacentair) niet zeer regelmatig stroomt in die lacunen, maar meer of min stangeert. Dit is natuurlijk niet 't geval, waar een goed geordend stel van toe- en afvoerende kanalen anatomisch te constateeren valt.

De bloeditstorting in 't uteruslumen, en de afsluiting van de groeve tusschen de twee deciduakussens van 't overige deel der uterusholte, wordt hieronder in samenhang besproken met wat op oudere stadien wordt gevonden.

HUBRECHT beschreef een systeem van »lacunary spaces» in 't »trofoblast» tusschen de »trophoblastic villi», (zie o. a. pl. XXIV, fig. 43 en 52. Sp.) grenzende aan 't lumen van de kiemblaas, dat blijft bestaan tot aan 't begin van de euplacentaire periode toe. Dan verdwijnt 't (door dat de wanden samenvallen) aan den mesometralen kant, zie b.v. HUBRECHT l.c. pl. XXV, fig. 48 Tr. en 45 Tr. en Trs. Aan den anti-mesometralen kant van de kiemblaas ontstaat hieruit, in den aanvang der euplacentaire periode het lacunenvilt, waarvan hieronder sprake is.

Deze centrale lacunen zijn, ab origine niet verschillend van de

overige lacunen in de ectoplacenta. Zij wijken alleen af door den anatomischen bouw, die vermoedelijk noodig is voor betere voeding van de kiemblaas. Een dergelijk geordend systeem van centrale lacunen komt niet voor in de menschelijke ectoplacenta, waardoor beide, bij alle overeenkomst, gemakkelijk te onderscheiden zijn. Tenminste vind ik geen spoor hiervan in de bekende beschrijvingen van PETERS en SIEGENBEEK VAN HEUKELOM.

Bijzondere aandacht werd geschonken aan een onderzoek naar een »syncytium" of »plasmoditrofoblast". Niets van dien aard werd evenwel gevonden en beslist mag dan ook worden verklaard, dat op dit stadium normaal geen »syncytium" gevonden wordt. *De ectoplacenta is geheel opgebouwd uit goedbegrensde cellen.* Slechts op ééne plaats werden in 't praeplacentaire stadium cellen gevonden zonder duidelijke onderlinge afgrenzing, nl. grenzende aan de bloedprop, tusschen andere degenererende cellen in. 't Vermoeden, dat vele syncytiale vormen, zoo niet alle, in de placenta degeneratieprocessen zijn, ligt voor de hand. Dat een syncytium in elk geval niet beslist noodig is om 't bloed te bewaren voor stremmen in de ectoplacentaire lacunen, bewijst 't volkomen ontbreken van een plasmodiblast bij den egel. Deze PETERSsche theorie (PETERS, Die Einbettung des menschlichen Eies, 1899, pg. 93) is, dunkt mij, hoe verlokkelijk ook door andere feiten, door 't gevondene bij Erinaceus onhoudbaar geworden 1).

Vorming van de bloedprop. Ik geef hieronder de beschrijving van HUBRECHT, waarvan ik de juistheid kon constateeren (l. c. p. 315): »Once the blastocyst safely lodged in the bottom of »the groove, which is figured in the fig. 2 and 5 of Pl. XV and »in fig. 37 of Pl. XX (see also diagram, fig. 28), the processes

1) Für den osmotischen Vorgang zwischen mütterlichen Blut und dem Ei scheint das Syncytium jedenfalls von grösster Wichtigkeit zu sein, indem es einerseits quasi die mütterliche Endothelwand ersetzend die Gerinnung des Blutes im intravillösen Raum nicht nur in den frühesten Stadien der Anlagerung des Eies, sondern auch in der fertigen Placenta hindert, andererseits als homogene zellgrenzenlose Protoplasmamassa den Durchtritt des Sauerstoffes und Eiweissmaterialies für das Ei erleichtert. Die Hinderung der Gerinnung des Blutes müssen wir uns so vorstellen, dass durch die Bildung des Syncytiums die „Adhaesion" (FREUND) des Blutes an den Fremdkörper, die Zellschicht, hintangehalten wird (l. c. p. 93).

»of occlusion of the groove go hand in hand with the further
 »development of the vascular arrangements in the proliferating
 »decidual region. It was noticed that at the commencement the
 »blastocyst reposes at the bottom of a groove, which in the
 »figures just referred to is still seen to be in free communication
 »with the uterus lumen. This communication is soon interrupted
 »by the combined action of two processes, viz. (a) the soldering
 »together of the two opposite walls of the depression; (b) the
 »formation of a blood clot, insignificant in the beginning, but
 »gradually becoming more massive, which is sweated out into
 »the uterus lumen, in consequence of a peculiar haemorrhagic
 »oedema. This oedema is most distinctly noticed in the earliest
 »stages along the lips of the groove (cf. fig. 2 and 37). In this
 »region the proliferating bloodvessels very soon become conspicuous
 »as spacious lumina, that carry a strong flow of blood towards
 »these lips. The latter, when the uterus is cut open in the fresh
 »animal, are, indeed, easily recognised by their deep red, congested
 »aspect. The process of formation of the bloodclot is not wholly
 »limited to the lips, but it also takes place lower down, along
 »the sides of the narrow groove. In sections bloodextravasates
 »can often be noticed as passing between the epithelium cells,
 »sometimes heaving these out of their place (Pl. XX, fig. 37).
 »In further stages this bloodclot is seen to contain numerous
 »remnants of cells that have thus become detached and enclosed
 »during its formation (fig. 39). After a short time the sides of
 »the groove approach each other, more especially in the vicinity
 »of the lips, the clot in consequence assuming a more conic shape
 »in transverse section, with the broad end turned downwards, in
 »the direction of the blastocyst (fig. 3, 7 and 39). Definite fusion
 »of the two opposite lips of the groove is at least reached, the
 »superficial tissue becomes at the same time more congested with
 »blood than ever, and remnants of the primary bloodclot being
 »distinctly traceable, both between the fused lips of the groove
 »and the blastocyst and outside of the former, i. e. in the uterus
 »lumen. Furthermore there is an accumulation of maternal blood

»between the elongated clot and the walls of the original depression (e, e in fig. 39) right and left of it. It appears to me, that, »after occlusion of the lips maternal blood is not only accumulated, »but may also circulate in these spaces, until in later phases, »hereafter to be described, all circulation ceases in these regions. »As the blastocyst increases in sight, the portion of the proliferated »decidual region, which we have here considered — i. e. the »coalesced lips of the folds between which the blastocyst has »disappeared — becomes distended at the same time. Gradually »it is more and more flattened out, and what was, in the stage »of fig. 3, 37, 39, still a compact mass of cellular tissue separating »the blastocyst from the uterus lumen, is in the later stages of »development a gradually attenuating layer, which at the end »becomes membranaceous (cf. diagrams 28—36). Its origin, above »described, its further development (here rapidly sketched) and the »fact that uterine glands open out both on the outer and on the »inner surfaces of these coalescing folds *are so many points, that »demonstrate its direct homology with what is known in the development of the human subject as the decidua reflexa*”.

In de hoofdzaken kan ik mij geheel vereenigen met 't exposé, hier gegeven. Op zeer jonge stadien, als de blastocyst nog niet is vastgehecht in de groef tusschen de deciduakussens (cf. HUBRECHT l. c. fig. 2), zien wij, hoe de lippen der groeve gezwollen zijn van bloed, dat overal tusschen de cellen gedrongen is (die sporen van degeneratie vertoonen). Weldra stort aan den liprand bloed in 't uteruslumen, dat tot eene bloedprop stolt. Na de aanhechting der kiemblaas, wordt de bloedprop vergroot door bloed, dat stroomt uit de lacunen van de ectoplacenta, dit verklaart den conischen vorm van de bloedprop op iets latere stadien (zie fig. 1). HUBRECHT, zie boven, verklaarde dit verkeerdelijk door aan te nemen, dat de plastische massa van de bloedprop door de samengroeiende lippen in 't midden werd ingesnoerd, een gedeelte werd verder uitgeperst in 't uteruslumen, een ander werd geperst in 't lumen van de groeve en nam dus den kegelvorm aan, in overeenstemming met den vorm der holte, de breede basis rustende op

't vrije oppervlak van de kiemschijf-ectoplacenta. Natuurlijk is 't altijd een gevaarlijk ondernemen om van anatomische daten te besluiten op fysiologische feiten, maar ik meen toch gerechtigd te zijn tot mijne afwijkende conclusie, na een nauwkeurig onderzoek der bloedprop.

Ten eerste kon in geen der, talrijke, zeer jonge stadien iets worden gevonden, dat leek op eene compressie der bloedprop in Hubrechtschen zin. Deze is zeer onwaarschijnlijk, omdat de lipranden, die de compressie zouden uitvoeren reeds op dit stadium beginnen te degenereren. Zeer kort na de eerste fasen der aanhechting, dus lang vóór de vergroeiing der lippen, is een betrekkelijk omvangrijke kegelvormige bloedprop gevormd (zie fig. 1) die met de basis, zooals boven is beschreven, rust op 't vrije oppervlak der kiemblaas-ectoplacenta.

Ten tweede is de samenhang der bloedprop met de ectoplacenta een veel innigere dan met den wand der decidualippen, zoodat, bij de contractie, ten gevolge der fixatie, 't bloed overal terugtrekt van den wand, behalve aan 't vrije oppervlak der kiemblaas-ectoplacenta en aan den liprand. Zelfs vindt men gestolde bloedmassa soms in lacunen der ectoplacenta, dicht gelegen bij 't vrije oppervlak. 't Is zeer onwaarschijnlijk bij den geringen omvang en 't verwarde verloop der lacunen, dat de gestolde bloedmassa, hoe plastisch ook, in die lacunen kan worden geperst (door de vergroeiende lipranden), bovendien zouden dan meerdere lacunen zijn gevuld met gestold bloed.

Ten derde mag men uit 't verloop der fibrine-fibrillen (zie fig. 4) misschien besluiten, dat 't bloed is gestroomd, tenminste ten deele, uit de ectoplacenta. Op fig. 2 ziet men tusschen de wanden der decidualippen een streng loopen van gestold bloed, niet met die wanden samenhangende, met een parallel verloop der fibrinevezels. Dit wijst er m. i. op, dat tenminste dit gedeelte der bloedprop gestroomd is uit de ectoplacenta. Meer naar 't uteruslumen toe, hangt deze massa samen met de bloeditstorting uit den liprand, waarvan boven sprake was en die door HUBRECHT reeds is beschreven. (Hier loopen de fibrinevezels onregelmatig).

Ten vierde ziet men dikwijls midden in de gestolde bloedmassa bijna ongekleurde plekken, scherp van de omgeving afgegrensd, voor 't grootste deel bestaand uit bloedlichaampjes, — welke op die plekken samenhangen met den omtrek der ectoplacenta. M. i. kan men deze beelden alleen zóó verklaren, dat van tijd tot tijd, eene plotselinge, nieuwe bloederuptie plaats grijpt in de reeds gestolde haemorrhagie. Is deze jongste bloeduitstorting gebeurd kort voor de fixatie, dan is 't fibrine (dat na stolling zeer sterk kleurbaar is) nog niet gestold en blijft dus deze plaats vrijwel kleurloos, omdat de bloedlichaampjes met karmijn ongekleurd blijven.

't Komt mij dus voor, dat de bloedprop ontstaat op tweeërlei wijze. Zeer vroeg, nog vóór de aanhechting der kiembraas zijn de lipranden sterk gecongestioneerd, 't bloed stort weldra in 't uterulumen en vormt aan den mond een afsluiting. Weldra (de tijdsverhouding tusschen beide processen kan ik niet uitmaken en is ook tamelijk onverschillig, vooral omdat beide kort na elkaar geschieden) stroomt uit 't vrije oppervlak der ectoplacenta-bloed dat de geheele eikamer opvult en zich vereenigt met de haemorrhagie aan den liprand. Deze bloeduitstorting uit de ectoplacenta begint, zoodra een der moederlijke capillairen is aangevreten door de perifere cellen van dat gedeelte der ectoplacenta, dat vergroeit met de mucosa. 't Bloed stroomt dan direct in de, reeds te voren gevormde ectoplacenta-lacunen en kan zoo, aan 't vrije oppervlak, terecht komen in de eikamer. Voor dit proces spreken de anatomische feiten en spreekt de waarschijnlijkheid.

Nu begint een tweede proces. Boven werd reeds melding gemaakt van de oedematische zwelling der lipranden, door HUBRECHT reeds, ook aan 't levende object, waargenomen. Deze oedematische imbibitie met bloed gaat gepaard met een degeneratie der mucosa, waarvan ik de afzonderlijke fasen niet zal onderzoeken. Tegen 't einde ziet men te dier plaatse alleen een fijn net van onregelmatige vezels (bindweefsel?) waartusschen een menigte van meer of minder gefractioneerde kernen vrij liggen (tenminste kon met carmijnkleuring of haemaluin geen spoor van celplasma worden geconstateerd). Deze kernen hebben groote overeenkomst met wat

door NOLF, PETERS, SIEGENBEEK VAN HEUKELOM, MASIUS enz. beschreven is, resp. bij de vleermuis, mensch en konijn als leucocyten (?). De kern schrompelt, de membraan wordt donkerder kleurbaar met karmijn en haematoxyline, en eindelijk snoert de kern zich tot meerdere fragmenten in. Precies dezelfde beelden vindt men ook (zooals bij den mensch, vide bij PETERS en SIEGENBEEK VAN HEUKELOM) in de bloedprop. Het epitheel is gedegeneerd aan den liprand bij de vorming van de bloedprop, langzamerhand breidt de degeneratie zich uit, zoowel langs den nauwen hals van de eikamer naar de kiemblaas toe, als perifeer aan den buitenomtrek der decidua reflexa. (Lang te voren, bij de vorming der decidua reflexa, is eene verandering van dit epitheel te constateeren, zooals door PETERS ook gevonden is bij den mensch. Naar de groeve tusschen de deciduakussens (eikamer) toe wordt 't epitheel hoe langer hoe platter, tot 't aan den liprand den habitus heeft gekregen van plaveiselepitheel. Hier begint ook de degeneratie 't eerste. Langen tijd blijft in de eikamer zelf, tot vlak tegen de ectoplacenta der kiemblaas aan (zie fig. 3) 't epitheel behouden. De degeneratie gaat dus hand in hand met de bloeditstorting, waar 't epitheel behouden blijft, vindt men geen uitstorting van bloed. Deze degeneratieprocessen in den liprand in de nabijheid der bloedprop leiden een proces in, dat, naar alle waarschijnlijkheid, ook bij den mensch moet worden aangenomen ter verklaring van den bouw van 't REICHBERT'sche lidteeken. Weldra beginnen n.l. de uiteinden van den liprand zich af te snoeren, de rest, de reeds degeneerende, elementen versmelten met de bloedprop tot ééne vormlooze massa, fibrine, degeneerende kernen, afkomstig van leucocyten en mucosa-cellen, bloedlichaampjes enz. Deze *afsmelting* van den liprand in de bloedprop verklaart den hechten samenhang tusschen beide en den geleidelijken overgang, die op latere stadien gevonden wordt, waarbij 't niet mogelijk is om te zeggen, waar de bloedprop eindigt en de decidua begint. Deze beelden hebben waarschijnlijk HUBRECHT aanleiding gegeven om te vermoeden, dat het geheele weefsel, dat op latere stadien de eikamer afsluit van de rest van 't uteruslumen, niet anders is

dan de samen vergroeiende lipranden der reflexa. De HUBRECHT'sche voorstelling brengt een verschil in de placentogenese van mensch en egel, dat in werkelijkheid niet bestaat. Ik zal hierop later uitvoeriger ingaan, wil hier ter plaatse alleen er op wijzen, dat bij den mensch eene dergelijke versmelting van den randzoom der »Einbruchspforte" (PETERS), waardoor volgens PETERS 't ei zou zijn ingedrongen in 't moederlijk weefsel, niet wel is aan te nemen, omdat deze randzoom dezelfde degeneratieverschijnselen vertoont als de lipranden om de eikamer bij den egel, dus onmogelijk centripetaal kunnen groeien over de eikamer tot de »Einbruchspforte" afgedekt is. — Dezelfde moeielijkheid geldt trouwens ook voor Erinaceus, waar eveneens de liprand al zeer vroeg, nog voor de aanhechting der kiemblaas, begint te degenereren.

Op latere stadiën wordt 't midden der bloedprop hyaline, blijft steeds nauw samenhangen met den vrijen rand van de ectoplacenta, die te dier plaatse hoe langer hoe dunner wordt door degeneratie en passieve uitrekking. Op 't smaller worden op oudere stadien van 't REICHERT'sche lidteeken, zooals wij, ook bij den egel de afsluiting door de bloedprop en samengesmolten lipranden, in overeenstemming met homologe structuren bij den mensch, kunnen noemen, wees reeds prof. HUBRECHT, zie boven.

Vorming der Deciduofracten. Nadat de kiemblaas is aangehecht beginnen na eenigen tijd de perifere lagen der ectoplacenta, evenals de aangrenzende lagen der mucosa te degenereren. Wij zullen eerst het eerstgenoemde proces, als het meest interessante, beschrijven.

De geringe vrije tijd, waarover ik kon beschikken, voor de afwerking van dit onderzoek veroorloofde mij niet een uitvoerig histologisch-fysiologisch onderzoek in te stellen naar den aard en de beteekenis der hieronder vluchtig te schetsen feiten.

Op een stadium, samenvallend ongeveer met den aanvang der chorda-vorming in 't embryo kunnen wij processen waarnemen in de perifere lagen der ectoplacenta, die ik korthedshalve *perifere degeneratie* zal noemen ter onderscheiding van de *centrale degeneratie* waarvan sprake zal zijn bij de beschrijving van het euplacentaire stadium. Bij deze perifere degeneratie, die vermoedelijk gecom-

pliceerd wordt door phagocytaire processen, ontstaan uit de trofoblastcellen, veel grootere cellen, *deciduo fracten* of *megalokaryocyten*, die tegelijk doen denken aan phagocytose en afsterving. 't Plasma wordt korrelig en verliest den scherpen omtrek, de kern wordt enorm vergroot, blaasvormig, met een of meer vacuolen, die een dichte chromatinemassa tegen de kernmembraan drukken, bovendien vindt men er kleurbare partikels in, door een mathematisch-ronde hof omgeven van een heldere, met haemaluin of carmijn niet kleurbare, zeer lichtbrekende vloeistof, die vermoedelijk is ontstaan door vertering van de omsloten massa. Ik heb nog geen gelegenheid gehad deze cellen te onderzoeken op hun glycogeeninhoud, — ik kon alleen de waarneming van HUBRECHT bevestigen, dat deze »deciduo fracten» ontstaan zijn uit de perifere ectoplacentacellen en moet 't geheele fysiologische onderzoek overlaten aan anderen. Dan zal ook met meer zekerheid, dan een exclusief anatomische studie kan geven, de aard worden vastgesteld van groote cellen in de decidua, die eenigszins doen denken aan deciduo fracten. Ik verwijs voor deze structuren naar MAXIMOW (Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta's. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 51. 1898) en JENKINSON (Observations on the histology und physiology of the placenta of the mouse, Tijdschrift Ned. Dierk. Vereen. (2) VII. 1902).

Wanneer men stadien van verschillenden ouderdom met elkander vergelijkt, blijkt, dat de vorming der deciduo fracten zeer ongelijkmatig verloopt. Op jonge stadien vindt men soms een groote menigte en daarnaast veel leege kernhulzen en detritus, terwijl op sommige oudere stadien deze leege kernhulzen en dit detritus ontbreken, daarentegen vele overgangsstadien gevonden worden tusschen ectoplacentacellen en deciduo fracten, wat op een nieuwvorming wijst na een rustperiode, gedurende welke de overblijfselen der afgestorven deciduo fracten, op vroegere stadien gevormd, werden geresorbeerd. Men kan niet aannemen, dat de vorming der deciduo fracten bij deze objecten (men vergelijke b.v. Utr. Mus. Cat. Erin. 320) pas begonnen is, omdat 't object, te oordeelen naar de grootte der kiemblaas en de ontwikkeling van 't

embryo, te oud daarvoor is; ook wijst de binnenwand der mucosa op de inwerking van deciduofracten. Hieruit zou dan volgen, dat de vorming van deciduofracten niet altijd continu verloopt, maar onderbroken wordt door rustperioden, waarop 't detritus der afgestorven deciduofracten geresorbeerd wordt. Op te merken valt evenwel, dat een oud stadium zonder deciduofracten niet werd gevonden.

Eindelijk moet nog worden gewezen op 't diep doordringen van strengen ectoplacentair weefsel in de mucosa (zie fig. 5). Gewoonlijk vertoonen deze strengen een directen samenhang met de onveranderde ectoplacenta, de perifere mantel van deciduofracten is dus hier verbroken om de ectoplacenta door te laten (zie fig. 5). Zooals reeds door HUBRECHT is opgemerkt komen deze strengen voornamelijk voor aan den allantoïden kant der trofoblastwoekering (l. c. pag. 334). HUBRECHT meende, dat zij nooit voorkwamen aan de omphaloïde zijde, — ik vond daarentegen, zij 't ook zeldzaam, tot in de nabijheid der bloedprop soms dergelijke ectoplacentaire strengen.

't Schijnt, dat deze strengen voornamelijk inwoekeren langs de bloedbanen, dikwijls omsluiten ze resten van endotheel van moederlijke capillairen. Deciduofracten kon ik hier nergens aantreffen, wel vond ik hier en daar leege kernhulzen midden in het moederlijke weefsel, waarvan de herkomst niet kon worden uitgemaakt.

Ik wil niet verzwijgen, dat de opvatting, als zouden deze kernen ectoplacentair van oorsprong zijn, niet met volle zekerheid door mij kon worden uitgemaakt. HUBRECHT (l. c. p. 332) wees reeds op de mogelijkheid, dat ze zouden zijn ontstaan uit de perivasculaire scheede, inderdaad kon ik op lange series deze celstrengen vervolgen langs de bloedbaan, tot waar 't vat zich vereenigde met een capillaire met ongemodificeerde perivasculaire scheede. — Zelfs heb ik ernstig de mogelijkheid overwogen of de samenhang tusschen deze celstrengen en de ectoplacenta er niet op wees, dat op deze wijze op latere stadiën moederlijke elementen worden toegevoegd aan de periferie der ectoplacenta. Een voldoende zekerheid kon ik hieromtrent niet verkrijgen.

Met deze perifere degeneratie van de ectoplacenta eindigt het

praeplacentaire stadium. Kort voor het begin van 't euplacentaire stadium sluiten de deciduofracten hechter aaneen, vermoedelijk opgedrongen door de zich sterk uiteenzettende kiemblaas (merkbaar, behalve door den omvang, ook door de uitrekking der zeer dun en vlak geworden kiemschijf) en verdwijnt 't wijde *verteringslumen*, dat tegen 't einde van 't praeplacentaire stadium kiemblaas en mucosa scheidde.

III. Euplacentaire stadium

Zooals reeds is gezegd kenmerkt zich 't euplacentaire stadium door de vorming van een hecht ineengevlochten vilt van allantoïsvaten en langgerekte trofoblastlacunen. Vroeger sprak men algemeen van een actief inwoekeren der allantoïsvaten. Bij *Erinaceus* heb ik daarentegen met zekerheid kunnen uitmaken, (zie onder), *dat de groei der allantoïde placenta centripetaal is*, doordat tusschen de zich verlengende vaten der terugwijkende allantoïis centripetaal het ectoplacentaire weefsel woekert. In plaats van inwoekeren der allantoïsvaten zal ik dus spreken van omwoekerd worden.

Alvorens over te gaan tot beschrijving der verschijnselen, die men bij deze vervorming der trofoblastwoekering vindt moet ik constateeren, dat de waarnemingen van HUBRECHT omtrent de vorming en vervorming der vruchtvliezen overeenkomen met wat ik kon constateeren. Ik heb niets toe te voegen aan zijne beschrijving van de allantoïis (p. 308), van de dooierzakplacenta (p. 301), van 't terugtrekken van de area vasculosa van den binnenwand der ectoplacenta om plaats te maken voor de allantoïis (p. 302), van de area vasculosa zonder sinus terminalis (p. 302). De bijna voldragen vrucht draagt aan de mesometrale zijde de samengevouwen dooierzak, zooals ook gevonden wordt bij *Talpa* (zie FLEISCHMANN, Embryol. Unters. Heft II. Pl. VII. fig. 20). Deze figuur kan ook dienen ter illustratie van vorm en ligging der placenta.

Als eerste symptoom van 't intreden van 't euplacentaire stadium ziet men de regelmatige lacunen der ectoplacenta, grenzende

aan de holte der kiemblaas kleiner worden (zie HUBRECHT, l. c. pl. XXV, fig. 48). Dit is vooral duidelijk waar te nemen aan de mesometrale zijde der ectoplacenta. Nu begint aan den antimesometralen (dus placentalen) kant de vorming van 't *lacunenvilt*, door HUBRECHT reeds voldoende beschreven (p. 306 taf. XXV fig. 53 en 54 Tr.). Op de grens van dit vilt teekent HUBRECHT de »stratified layer" (s. l.) door hem beschouwd als de grens tusschen »trophoblast" en »trofospongia". Deze laag, die op alle preparaten gevonden wordt, vormt eene afsluiting van 't vilt, die slechts op enkele plaatsen doorbroken is om moederlijk bloed uit de meer perifere lacunen der ectoplacenta toe te laten tot de ruimten van 't vilt. De beteekenis van deze *grenslaag*, kon ik niet uitmaken. Het constante voorkomen op alle stadien, (zie b.v. ook HUBRECHT l. c. pl. XXVII, fig. 57), de afwijkende vorm der cellen wijzen er, dunkt mij, op, dat deze laag in de fysiologie der placenta (bloedcirculatie?) een niet onbelangrijke rol vervult. Morphologisch schijnt ze van minder beteekenis. De uitstulpingen van 't *lacunenvilt* omsluiten de allantoïsvlökken, die, op een smallen steel breed knodsvormig eindigen, wat vooral duidelijk is op iets later stadien (zie HUBRECHT, pl. XXVI, fig. 55). Deze *eindknodsen* der allantoïsvlökken geven, zooals straks zal worden gedemonstreerd een middel aan de hand om te bewijzen, dat niet de allantoïsvaten actief inwoekeren in de gemodificeerde ectoplacenta, maar omgekeerd, materiaal van de centripetaal woekerende ectoplacenta dringt tusschen de vaten der terugwijkende allantoïis, omdat de *eindknodsen* tot op de laatste stadien gevonden worden vlak tegen de onveranderde ectoplacenta en dus de afstand tusschen deze *eindknodsen* en de allantoïis hoe langer hoe grooter wordt.

Merkwaardig genoeg vindt men soms preparaten, die rechts en links ongelijkmatig ver ontwikkeld zijn (zie fig. 7 en 8). Op fig. 8 geeft de dichtheid der pointillage den ontwikkelingsgraad aan van 't *lacunenvilt*. (De lijn *a b* geeft ongeveer aan de plaats der doorsnede, waarnaar fig. 7 is geteekend). In 't midden ziet men op de afbeelding der doorsnede een dun gedeelte, dat straks bij de bespreking van den placentanavel nader zal worden besproken.

Weldra begint nu de vervorming der trofoblastwoekering perifeer van 't lacunenvilt. Op fig. 6 ziet men duidelijk de allantoïsvlokken met de eindknodsen tusschen de lacunen van 't lacunenvilt, waarvan de meest centraal gelegene zeer groot zijn; perifeer van 't lacunenvilt merkt men een netvormige structuur op, die ik zal noemen de *reticulaire* of *netlaag*, — perifeer van de *reticulaire* laag vindt men de ongemodificeerde ectoplacenta, waarvan de meest centraal gelegen laag zeer dicht en rijk aan cellen is met een dichten plasmamantel om de kern (op deze figuur minder duidelijk geteekend). Deze laag schijnt krachtig te woekeren en zodoende materiaal te leveren voor de centripetale woekering der placenta. Aan den buitenkant der ectoplacenta vindt men weer deciduofracten; zooals boven reeds is opgemerkt, is tegen 't einde van 't praeplacentaire stadium de vroeger zoo wijde ruimte tusschen ectoplacenta en uteruswand verdwenen; door uitzetting der kiemblaas zijn de deciduofracten en de afstervingsresten van mucosa en ectoplacenta opgedrongen tegen den uteruswand. Aan de periferie der ectoplacenta ziet men deciduofracten in een wijd bloedvat, ook hier herkent men de celstrengen, waarvan boven uitvoeriger sprake was, en waarvan de herkomst (van de ectoplacenta of van de perivasculaire scheede) niet met voldoende zekerheid kon worden vastgesteld. Een grenslaag (*stratified layer*) kon niet overal met zekerheid worden geconstateerd (op latere stadien is de grenslaag gewoonlijk veel onduidelijker dan bij de vorming van 't lacunenvilt). Op nog latere stadien verliezen de cellen van de netlaag en de cellen van dat gedeelte der trofoblastwoekering dat de sanguimater-nale lacunen omgeeft tusschen de allantoïsvaten, de grenzen. Wil men 't woord *syncytium* gebruiken, dan moet men dus onderscheiden tweeërlei ectoplacentair *syncytium* n. l. een *perifeer ectoplacentair syncytium*, voorkomende bij den mensch, vleermuis, mol enz. door VAN BENEDEN genoemd *plasmodiblast* (= *plasmoditrofoblast* van VERNHOUT) en ontbrekend bij den egel, en een *centraal ectoplacentair syncytium*, tusschen de allantoïsvaten en in de *reticulaire* laag. Niet onwaarschijnlijk is 't, dat het centrale ectoplacentaire *syncytium* bij den egel (dat ook voorkomt bij *Cavia*) dezelfde functie vervult als 't

perifere ectoplacentaire syncytium bij den mensch enz., omdat 't ongeveer op dezelfde plaats een dunne membraan vormt tusschen moederlijk en embryonaal bloed. Morphologisch is er evenwel tusschen beide een groot verschil, wanneer ze ook functioneel overeenkomen.

Zonder bij alle tusschenstadien stil te staan zal ik 't anatomisch gedeelte besluiten met de beschrijving van den microscopischen bouw van de rijpe placenta waar al de lagen, boven beschreven, goed ontwikkeld voorkomen. Ik kies daarvoor een stadium, ongeveer overeenkomende met HUBRECHT's fig. 57 (pl. XXVII), waarvan de onderdeelen, zij 't ook niet nader geanalyseerd, voldoende duidelijk weergegeven zijn om bij deze beschrijving als overzichtsbeeld te kunnen dienen. Hiertoe hooren mijne figg. 11, 12 en 13.

Aan de doorsnede kunnen wij onderscheiden van buiten naar binnen de volgende lagen:

- | | | |
|---------------------------------------|---|----------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>anallantoïde
ectoplacenta.</i> | { | 1. de laag der deciduofracten met resten van degenererend mucosaweefsel. |
| | | 2. de ongemodificeerde ectoplacenta. |
| | | 3. de grenslaag (stratified layer van HUBRECHT). |
| | | 4. de reticulair of netlaag. |
| | | 5. de allantoïde ectoplacenta, opgebouwd uit ectoplacentair weefsel en allantoïsvaten. |

De lagen 1—4 kunnen samen worden gevat onder den naam *anallantoïde ectoplacenta*. De 4^{de} laag met het ectoplacentaire weefsel van de allantoïde ectoplacenta vormen samen, zooals boven reeds is genoemd, het *centrale ectoplacentaire syncytium*.

Op HUBRECHT's fig. 57 (pl. XXVII) is de grenslaag duidelijk te zien (bij a), daarboven vindt men dus de ongemodificeerde ectoplacenta en de deciduofractenlaag. Onder de grenslaag met spoelvormige cellen ziet men de netlaag, ongeveer 3 cm. diep, terwijl de groote massa der allantoïde placenta gekenmerkt is door de op de teekening, zonder verdere uitleg, aangegeven allantoïsvaten, waarvan de donker gekleurde endotheelcellen, in karakteristieke rechte lijnen gerangschikt, gemakkelijk op de figuur terug te vinden zijn.

Deze verschillende lagen zullen hieronder kort worden beschreven aan de hand van HUBRECHT fig. 57 en mijne figuren.

De *deciduofractenlaag* vertoont vele histologische bijzonderheden, die ik moest verwaarloozen uit gebrek aan tijd, evenals ik de histologie en fysiologie der deciduofracten ook op jongere stadien moest overlaten aan latere onderzoekers. Een novum is 't voorkomen van worstvormige klompen, door plasmakleuring (lichtgroen) donker gekleurd, waarvan ik de oorsprong niet kon uitmaken. Ze doen eenigszins denken aan de (degenererende?) leucocyten door DE BRUYNE waargenomen in de palpen van *Anodonta* (DE BRUYNE, Contribution à l'étude de la Phagocytose, pl. VIII, fig. 2). In 't moederlijk weefsel komen dezelfde celstrengen voor, waarvan de embryonale (ectoplacentaire) oorsprong op vroegere stadien waarschijnlijk werd geacht.

De *ongemodificeerde ectoplacenta* is op dit stadium merkwaardig, doordat de lacunen een eenigszins endotheliale wandbekleding hebben gekregen; natuurlijk zijn deze »endotheel"cellen morfologisch gelijk aan de andere ectoplacentacellen. De spoelvorm is misschien ontstaan door functioneele aanpassing aan den krachtigen bloedstroom, die men op de oudere stadien der placenta mag vermoeden. Zooals ook te zien is op HUBRECHT's fig. 57 is de ongemodificeerde ectoplacenta 't donkerste van kleur (dus 't dichtst en 't rijkst aan cellen) aan de zijde grenzende aan het »stratified layer". Of dit wijst op een krachtige woekering kon ik niet met voldoende zekerheid uitmaken, ofschoon ik wel vermoed, dat hier en niet in de reticulaire laag de intercalare groeizone der placenta moet gezocht worden.

De *grenslaag* ontbreekt op vele plaatsen (zoo b.v. op fig. 13) en komt overigens geheel overeen met wat door HUBRECHT is beschreven op jonge en oudere stadien.

De *reticulaire laag* bestaat uit cellen met een sterk ontwikkeld plasmalijf (wat niet 't geval is met de cellen van de ongemodificeerde ectoplacenta, waar om de kern heen slechts weinig plasma gevonden wordt). Na plasmakleuringen (lichtgroen b.v.) kon men geen celgrenzen constateeren. Hier is dus een »syncytium",

gevormd *centraal van de ongemodificeerde ectoplacenta, dus morphologisch van geheel ander karakter dan het syncytium bij den mensch, 't konijn enz. door VAN BENEDEN genoemd plasmodiblast.* Ter onderscheiding van dit perifere ectoplacentaire syncytium heb ik de reticulaire laag (en 't ectoplacentaire deel van de allantoïde placenta) boven genoemd *'t centrale ectoplacentaire syncytium.* 't Woord syncytium beteekent hier dus niets meer dan een weefsel zonder celgrenzen, is dus een histologisch, geen morphologisch begrip. — De kernen in de netlaag zijn grooter dan in de ongemodificeerde ectoplacenta en worden niet zoo donker gekleurd (zie fig. 13). Mitosen kon ik nergens vinden, wel amitosen, tenminste vertoonden vele kernen insnoeringen, die ik meen te mogen opvatten als een begin van amitose (en niet als amoëboïde beweging). Zoo is op fig. 11 te zien een klompje van 2 kernen vlak naast elkaar gelegen, waarvan de grootste halverwege is ingesnoerd; 't is niet onwaarschijnlijk, dat beide zijn ontstaan uit een enkele kern. Wijst deze directe kerndeeling er op, dat 't ectoplacentaire syncytium moet worden opgevat als een degeneratieverschijnsel? Ook MAXIMOW vond geen kerndeeling (zelfs geen amitose) in 't (perifere) ectoplacentaire syncytium van 't konijn (Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw. Gesch., Bd. 51, 1898, p. 68). Hij meent, dat dit plasmodium niet meer groeit (dus afgestorven is?) en dat de cytoblast voortdurend nieuwe elementen toevoert aan de plasmodiblast. DUVAL meent daarentegen op dezelfde plaats amitosen gevonden te hebben en komt in de fysiologische waardeering van plasmodiblast en cytoblast bij 't konijn tot andere conclusies. Een systematisch onderzoek van het perifere en het centrale ectoplacentaire plasmodium bij verschillende dieren is noodig om tusschen beide meeningen te kiezen. Deze vraag is m. i. van niet geringe theoretische beteekenis, omdat, als MAXIMOW hierin gelijk heeft, het ectoplacentaire syncytium moet worden opgevat als degeneratieverschijnsel, zoodat dus de ectoplacenta niet direct medewerkt tot opbouw der placenta, en dus niet kan worden beschouwd als »Vorstufe» der placenta, maar een orgaan op zich zelf is of was.

De *allantoïde placenta* bestaat uit allantoïsvaten, die zich hebben gevormd in de allantoïsvlokken en uit het ectoplacentaire weefsel dat die vaten omgeeft, en dat bestaat uit een dergelijk plasmodium als waaruit de netlaag is opgebouwd. Fig. 11 geeft de overgang van de reticulaire laag naar de allantoïde placenta. Men ziet 't perifere einde van een allantoïsvlok met de allantoïsvaten, omgeven door een plasma- en kernrijk syncytium. Fig. 12 geeft een afbeelding van een meer centraal gelegen plaats. Het syncytium is armer aan plasma en kernen (uitgerekt?). Verschijnselen, die overtuigend een afsterving van 't weefsel bewijzen, kon ik niet vinden. Op nog oudere stadien dan waarnaar deze figuren genomen zijn, is het syncytium tusschen de allantoïsvaten uitgerekte(?) tot een dunne membraan, die 't moederlijk bloed in de sanguimaternale ruimten omgeeft, en die slechts hier en daar verspreid eenige bleeke, chromatinarme kernen vertoont van denzelfden bouw als op figg. 11 en 12 is aangegeven. De sanguimaternale lacunen worden centripetaal wijder. — Over de allantoïsvlakken is weinig mee te deelen. Meestal is het bindweefsel, dat op jongere stadien overheerscht, niet meer terug te vinden (zoo op fig. 11). Alleen hier en daar vindt men nog rechte strengen vol bindweefsel verlopen in de allantoïde placenta, gekenmerkt door donker gekleurde cellen.

Bloedcirculatie in de placenta. Na deze schildering van den histologischen bouw is 't noodig nader in te gaan op de bloedcirculatie. Natuurlijk kan dit alleen met zekerheid worden bestudeerd door injectieproeven. In de verzameling, die mij ten dienste stond kwamen alleen preparaten voor, waar de moederlijke vaten waren geïnjecteerd. De tijd ontbrak mij om geïnjecteerd materiaal te vervaardigen van de embryonale vaten. Toch is 't wel mogelijk tot een oplossing te komen en 't bleek dan ook, dat de bloedcirculatie geheel overeenkwam met wat geconstateerd is door TAFANI en DUVAL bij het konijn en wat hoogst waarschijnlijk gevonden zal worden bij de placenta's van alle mammalia. Dwars door de placenta heen vindt men enkele zeer wijde vaten, met 't bloote oog op doorsneden zichtbaar, die omgeven zijn door een reticulair syncytium

geheel overeenkomende met den histologischen bouw van de netlaag en ook daarmede samenhangende. In de meeste injectiepreparaten drong de injectiestof niet verder door, dan in deze wijde vaten, die dus in direct verband moeten staan met de vaten in den uteruswand en die moederlijk bloed centripetaal voeren naar den binnenkant van de placenta. Deze wijde vaten (gemodificeerde sanguimaternalen lacunen) noem ik *toevoerende lacunen*. Wanneer men de placenta uit de uterus schaalt en met cederolie doorzichtig maakt, ziet men wijde vaten heenschijnen door het ectoplacentavrije deel der allantoïs. Deze lacunen, die men kan zien aan den binnenkant der placenta en waaruit de nauwere lacunen ontspringen tusschen de allantoïsvaten, noem ik *beginreservoirs* of *centrale reservoirs* (zie fig. 6). De nauwe *afvoerende lacunen*, voeren dus 't moederlijk bloed centrifugaal en monden eindelijk uit in de lacunen der ongemodificeerde trofoblast, die weinig ruimer zijn. Lacunen als zijn afgebeeld op fig. 13 zou men *eindreservoirs* kunnen noemen. Gewoonlijk zijn ze evenwel niet veel ruimer dan de andere lacunen in de ongemodificeerde trofoblast (zie HUBRECHT, fig. 57 pl. XXVII bij a).

Op fig. 57 van HUBRECHT is de groote lacune op de hoogte van *b* de doorsnede van een toevoerende lacune, 't schuine vat meer naar links is vermoedelijk een beginreservoir (zoo ook de lacune gemerkt met sp.?). Wáár de ectoplacenta centrifugaal eindigt, is op deze figuur niet *juist* aan te geven.

Opmerkelijk is, dat geen injectiemateriaal terecht kwam in de eindreservoirs in de ongemodificeerde ectoplacenta gelegen. Dit is een bewijs, dat de aansluiting van de af- en toevoerende lacunen aan resp. de venen en arterien van den uteruswand volkomen is. Misschien hangt hiermede 't feit samen, dat in 't euplacentaire stadium, waar een krachtige uitwisseling van bloedstoffen aangenomen kan worden (door 't ineenvlechten van allantoïsvaten en sanguimaternalen lacunen), een meer geregelde en krachtiger bloedstroom noodig is, welke dan ook, ten minste in de rijpe placenta, gevonden wordt, wat blijkt uit het ingewikkelde systeem van toe- en afvoerende lacunen der ectoplacenta. Tot deze juiste aansluiting der

arterien aan de toevoerende lacunen en der eindreservoirs aan de venen werkt vermoedelijk mede de aansluiting der deciduofrakten en 't verdrijven van het *perifere verteringslumen* tusschen ectoplacenta en mucosa, zooals dat gevonden wordt in 't praecipitair stadium, en dat natuurlijk eene aansluiting, als boven is bedoeld (en daarmee eene differentiatie der sanguimaternalen lacunen in toevoerende en afvoerende) onmogelijk zou maken.

Materiaal, waarvan de embryonale vaten zijn geïnjecteerd, had ik, zooals reeds is gezegd, niet tot mijne beschikking en de omstandigheden veroorloofden mij helaas niet deze lacune aan te vullen, — ik moet hier dus volstaan met vermoedens, afgeleid uit den anatomischen bouw, welke vermoedens trouwens een grooten schijn van waarheid krijgen door het feit, dat het verloop der allantoïsvaten bij den egel ongeveer overeenkomt met wat door DUVAL en TAFANI is gevonden bij 't konijn, enz. TAFANI bewees (bevestigd door DUVAL), dat ook hier eenige toevoerende vaten 't embryonale bloed centrifugaal geleiden, waarna 't door een netwerk van afvoerende vaten centripetaal terugstroomde. De stofuitwisseling tusschen moederlijk en embryonaal bloed geschiedt naar alle waarschijnlijkheid voornamelijk tusschen de afvoerende moederlijk bloed voerende lacunen der ectoplacenta en de afvoerende en toevoerende allantoïsvaten. (Bij den egel kon ik tenminste geen verschil constateeren in wanddikte of bekleeding tusschen af- en toevoerende allantoïsvaten. Sommige vaten, die zuiver recht verlopen en iets wijder van doorsnede zijn dan de andere vaten, meen ik te mogen opvatten als toevoerende vaten. Deze zijn op HUBRECHT's fig. 57 terug te vinden in enkele rijen van donker gekleurde kernen in de allantoïde placenta. Op doorsneden met plasmakleuringen (lichtgroen enz.) gekleurd, waardoor het syncytium donker afstak tegen minder plasma-rijke gedeelten, kan men bij zwakke vergrooting (100 X) lichte plekken waarnemen aan de periferie der allantoïde placenta. Deze lichte plekken blijken bij sterker vergrooting (600 X) te bestaan uit een ineengestremd kluwen van allantoïsvaten, die boogvormig terugbuigen. Fig. 11 geeft eene afbeelding van een dergelijke (doch zeer kleine) lichte

plek. Deze plekken komen voor op de plaats waar men de eindknodsen der allantoïsvlokken zou zoeken. Het aantal bloedvaten in deze knodsen, dat bij de vorming der allantoïde placenta nog gering is (zie fig. 6) neemt voortdurend bij het rijpen der placenta toe, totdat ten slotte het intervasculaire weefsel, in den aanvang nog in massa aanwezig, zoo goed als totaal is verdwenen. Omdat de smalle endotheelkernen en de geringe hoeveelheid plasma der vaatwanden weinig bijdragen tot de kleuring van de geheele eindknods, ziet men op latere stadien de allantoïsvlokken licht over 't hoofd, die in 't begin bij zwakke vergrooting opvallen door de donkere tint van 't (gekleurd) bindweefsel.

Hiermede is 't voornaamste gezegd over den bouw der rijpe placenta. Ik wil niet nalaten te wijzen op den *zeer eenvoudigen bouw*, die ieder moet opvallen, die de placenta van den egel vergelijkt met die van de knaagdieren, roofdieren enz. Een differentiatie van het moederlijke en embryonale circulatiesysteem in lobben komt niet voor. Op 't verschil tusschen de rijpe placenta van den egel en den mensch wees ik boven reeds. Een intravilleuze ruimte (ontstaan uit de lacunen der ongemodificeerde trofoblast zie PETERS l. c. en SIEGENBEEK VAN HEUKELOM l. c.) komt niet voor, en in de plaats van een perifeer wordt bij den egel een centraal ectoplacentair syncytium gevonden. Deze fundamenteele verschillen in 't euplacentaire stadium zijn des te opmerkelijker, omdat het praecipitair stadium bij den mensch en den egel opvallend veel gelijkenis vertoont. Welke de theoretische conclusies zijn, hieruit te besluiten, hoop ik in een later artikel uiteen te zetten.

IV. Morphologie der Placenta

De rijpe placenta kan zeer gemakkelijk uit den uteruswand worden losgeschild, en vormt een ovale ietwat komvormige massa, die stijf tegen 't embryo is gedrukt.

Wanneer men een halfrijpe placenta (euplacentaire) van den binnenkant beschouwt, ziet men in 't midden een *diepen put* (zie fig. 9). Deze put kan zeer verschillend van vorm zijn, meestal

strekt hij zich meer of minder ver uit naar den voorrand der placenta (gelegen bij den kop van 't embryo). Soms zelfs reikt de groeve geheel tot den voorrand, wanneer ze ook naar voren geleidelijk in de diepte afneemt. In dat geval is dus de placenta eenigszins hoefijzervormig (zie fig. 15). Nooit reikt de groeve verder naar achteren dan ongeveer 't midden der placenta. Op andere placenta's is de groeve eenigszins stervormig door plooïing van den moederkoek. Ik ben geneigd aan te nemen, dat de hoefijzervorm in de ontogenesis (tenminste meestal) voorafgaat aan de zuiver centrale verdunning. De ovale groeve verkort zich dan in de ontwikkeling van voren naar achteren, vandaar dat men slechts nu en dan op oude placenta's een gerekte groeve vindt, die lang niet zeldzaam is op jongere stadien.

Ik noem dezen put den *placentanavel*. De placenta wordt verder omgeven door een licht getinte *randzone*, die blijkt te bestaan uit ectoplacentair plasmodium zonder allantoïsvaten; de allantoïis is dan ook niet vergroeid met dit gedeelte der placenta. Nu is 't opmerkelijk, dat deze randzone op verschillende placenta's in verbinding staat met den (langgerekten) placentanavel (zie fig. 15) hetgeen den *hoefijzervorm* dier placenta's nog meer doet uikomen, omdat de vergroeiingsgrens der allantoïis langs de randzone bij den placentanavel plotseling centripetaal inbuigt langs den rand van den navel. (Hieronder zullen wij zien, dat de allantoïis den navel vrijlaat).

Op latere stadien vindt men geen spoor terug van een placentanavel. Wel vindt men op de plaats daarvan een »lidteeken», vermoedelijk ontstaan door vergroeiing der randen van den navel, zooals bij de hieronder volgende bespreking van den histologischen bouw zal blijken.

Ik wil ten slotte, ter verklaring van fig. 15 nog mededeelen, dat de putjes, die over 't geheele oppervlak verspreid zijn, zijn ontstaan door de in de placenta dringende stekels van de jonge egel.

Om de beteekenis van den placentanavel te onderzoeken dient de histologische bouw te worden nagegaan.

Boven is er reeds op gewezen, dat de vorming van het lacunen-vilt regelmatig geschiedt aan het geheele binnenoppervlak van de

ectoplacenta (aan den antimesometralen kant), zonder dat een centraal gedeelte in de ontwikkeling daarvan achterblijft. Tot op dat oogenblik is niets waar te nemen van den placentanavel. *Deze begint eerst duidelijk te worden met de vorming der allantoïsvlokken.* Deze vlokken worden n.l. niet gevormd op de plaats, waar op latere stadien de placentanavel wordt gevonden. Fig. 7 geeft een 4× vergroot beeld van de doorsnede der placenta bij het begin der vorming der allantoïsvlokken. Aan den eenen kant zijn de vlokken al tamelijk krachtig ontwikkeld (hierna is fig. 6 geteekend), terwijl aan den anderen kant nog niets te zien is van vlokvorming. Juist centraal komt eene smalle plaats voor, die nooit allantoïsvlokken »ontvangt», wat eerst op latere stadiën duidelijk voor den dag treedt, als rechts en links een goed ontwikkelde allantoïde placenta zich gevormd heeft, zooals 't geval is op de doorsnede, afgebeeld op fig. 10. Bij sterke vergrooting geeft de doorsnede van den placentanavel 't volgende beeld. Rechts en links vindt men het normale weefsel van de allantoïde placenta, zooals dat boven is beschreven; opmerkelijk is, dat 't syncytium hier veel verder centripetaal reikt dan 't geval is op andere plaatsen der placenta. Op den bodem van den put vindt men een vormlooze massa met wijde lacunen, gevuld met moederlijk bloed. *Van allantoïsvaten of zelfs van een lacunenvilt is niets te zien.* Perifeer vindt men, evenals elders de ongemodificeerde ectoplacenta, waaraan niets bijzonders is op te merken.

De placentanavel is dus een centraal, meer of minder ver naar voren zich uitstrekkend, deel van de ectoplacenta, dat geen allantoïsvaten opneemt, dat ten slotte ten deele degenereert op een perifere ectoplacentamassa na. Men kan dus den placentanavel noemen een *doorboring der placenta*, omdat de ongemodificeerde ectoplacenta, die men hier ter plaatse nog alleen maar aantreft, geen deel heeft aan den opbouw der allantoïde placenta.

Centripetaal wordt de navel overbrugd door de allantoïis, waarvan de vergroeiingsrand, evenals aan de periferie der placenta (zie boven) gemakkelijk op de doorsnede te constateeren is, omdat die rand de grens vormt tusschen de allantoïde placenta en het

vrij aan den dag liggende centrale ectoplacentaire syncytium, dat, zooals wij boven vermeldden, het diepste gedeelte van den put omwandt.

Op latere stadien, als macroscopisch aan de oppervlakte der placenta niets meer is waar te nemen van den (vroeger bestaan hebbenden) placentanavel, ziet men op de doorsnede te dier plaatse dikwijls nog een lang lumen, dat omgeven is door het centraal syncytium der ectoplacenta, een bewijs, dat in dit lumen nooit de allantoïs is ingedrongen, omdat anders het meest centripetaal gelegen deel van dit syncytium door de allantoïsvaten zou zijn veranderd tot het allantoïde placentaweefsel, boven beschreven. Fig. 14 geeft bij $4\times$ vergrooting een voldoende beeld hiervan. Hier zijn dus de randen der groeve vergroeid en hebben zoo het lumen van den put afgesloten.

Tot mijne spijt ben ik genoodzaakt 't euplacentaire stadium te behandelen zonder in te gaan op de litteratuur. Reeds wees ik hier en daar op verschijnselen, die, m. i., eenig licht kunnen brengen in de phylogenese der placenta; ook de placentanavel schijnt mij in dit opzicht niet zonder belang te zijn. De centrale positie, die *Erinaceus* inneemt in de phylogenese der monodelphe zoogdieren, de zeer eenvoudige bouw der placenta maakt 't trouwens waarschijnlijk, dat de egel in vele gevallen oude structuren bewaard heeft. Ik moet evenwel de litteratuurstudie, ter uitwerking hiervan noodig, uitstellen tot later.

Ik voel mij gedrongen, bij het eindigen van dit proefschrift, mijnen hartelijken dank uit te spreken aan mijn hooggeachten promotor, prof. HUBRECHT, die met groote belangstelling en hartelijk medewerken mijn onderzoek gevolgd heeft.

UITLEG DER FIGUREN VAN DE PLAAT

all. = allantoïs.

amn. = amnionholte.

all. vl. = allantoïs vlokken.

all. cap. = allantoïs capillairen.

all. bl. = allantoïs bloedvaten.

bl. pr. = bloedprop.

cap. = moederl. capillairen.

dec. fr. = deciduofracten.

dz. = doezierzak.

ep. ut. = uterusepithelium.

eik. = eikamer.

ect. pl. = ectoplacenta.

ect. lac. = ectoplacentaire lacunen.	cent. res. = centrale reservoir.
int. ect. = intravilleuze ectoplacenta.	per. res. = perifere reservoir.
hyp. bl. = hypoblastblaas.	tr. sp. = trofospongia.
lipr. = liprand.	ret. = reticulaire laag.
omph. plac. = omphaloïde placenta.	pl. nav. = placenta navel.
ael. plac. = allantoïde placenta.	

Fig. 1. Decidua reflexa, uitgeschaald uit het uteruslumen. Bij A de degenererende liprand.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 320 a⁶ II 10, Zeiss A. oc. 1).

Fig. 2. Degenererende liprand. De streng geronnen bloed staat in geen verband met de lipranden aan weerszijden. Het weefsel van de lipranden bestaat uit een vezelig net, waartusschen degenererende kernen.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 320 a² II 10, Zeiss D. oc. 1).

Fig. 3. De enorme ectoplacentaire mantel ligt vrij aan het lumen van de eikamer. Het uterusepithelium is ter plaatse niet aanwezig. Bij A. communiceren moederlijke capillairen met ectoplacentaire lacunen. Het endothelium der moederlijke capillairen is gehypertrofieerd.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 330 f. Zeiss A. oc. 1).

Fig. 4. Afsmelting der lipranden in de bloedprop. Vorming der »Reichertsche Narbe». Rechts is de liprand minder aangetast, toch is ook hier het weefsel geheel gedegeneerd. De bloedprop sluit nauw aan bij de ectoplacenta. Hypertrofie van het endothelium der moederlijke capillairen.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 330 a. Zeiss A. oc. 1).

Fig. 5. Eind van het praeplacentaire stadium. Vorming van decidoofracten aan de periferie van de ectoplacenta. Indringen van de ectoplacenta in het moederlijk weefsel (celstrengen), om de moederlijke capillairen heen (bij cap.).

(Utr. Mus. Cat. Erin. ? Zeiss. A. oc. 2).

Fig. 6. Begin van 't euplacentaire stadium. De allantoïsvlokken liggen in de mazen van 't lacunenvilt der intravilleuze ectoplacenta. In de lacunen verbinden celbalken de wanden. Reeds zijn groote centrale reservoirs gevormd in dit lacunenvilt (cent. res.). De allantoïsvlokken vormen eindknodsens, met bindweefsel om de capillairen, dat later verdwijnt om plaats te maken voor een kluwen van rijk woekerende allant. capillairen. Perifeer van 't lacunenvilt de reticulaire laag en daar buiten de onveranderde ectoplacenta. In een tamelijk wijd moederlijk vat (cap.) steekt een prop decidoofracten. Bij A een celstreng, die evenals in fig. 5 een moederlijk bloedvat omgeeft. Ook hier vindt men den mantel der decidoofracten ter plaatse onderbroken.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 393 a¹ II 4. 4 ×).

Fig. 7. Overzicht van het stadium waarnaar fig. 6 is geteekend. De decidua reflexa (trofospongia) is bijna geheel verteerd. Links is de vorming der all. plac. begonnen, rechts nog niet. In het midden blijft een streek onveranderd en wordt later de placentanavel (pl. nav.). De

dooierzak is nog niet ingestulpt (omph. plac.), rechts begint de oplossing der omphaloïde placenta bij A.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 393 a¹. II. 4. 4 ×).

Fig. 8. Schema van de placentavorming van 393 a; 't gestippelde duidt aan, waar de allantoïde plac. is begonnen zich te vormen.

Fig. 9. De placenta is gevormd en bijna rijp. Midden in ziet men eene ovale holte schijnen door den vliezigen allantoïdesteel heen, deze holte zet zich naar rechts in eene groeve voort. Deze holte is de placenta navel, waar de allantoïde niet vergroeit met de ectoplacenta. Een bleeke rand om de placenta geeft aan het gedeelte, dat evenmin met de allantoïde vergroeit. De allantoïdesteel heeft 3 bloedvaten, die zich vorkswijs vertakken, en zeer regelmatig achter elkaar zijn geplaatst.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 664 c. nat. gr.).

Fig. 10. Doorsnede door stadium overeenkomende met 664 c. De afstooting der placenta en trofospongia begint. De placentanavel is een duidelijke groeve in 't midden der placenta. Hypertrofie der moederlijke vaten. De dooierzak met area vasculosa is door het amnion ingestulpt. Het embryo is niet ingeteekend.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 58 b. 4 ×).

Fig. 11. Overgangsstreek tusschen de allantoïde ectoplacenta en de anallantoïde. De celgrenzen zijn niet meer zichtbaar. Hier en daar aanduiding van amitosen. Mitosen ontbreken, overigens zijn de kernen normaal.

(Utr. Mus. Cat. Erin 664 f¹. II. 4. Zeiss I. oc. 1).

Fig. 12. Intravilleuze ectoplacenta van hetzelfde object als waarnaar fig. 11 is geteekend. Het ectoplacentaire weefsel is schaarsch, de wand tusschen moederlijk en embryonaal bloed dunner.

(Utr. Mus. Cat. Erin. 664 f². II. 3. Zeiss I. oc. 1).

Fig. 13. Het meest perifere gedeelte van de bijna rijpe placenta. De reticulaire laag (ret.) is syncytiaal (geteekend op fig. 12). Eindreservoirs (per. res.).

(Utr. Mus. Cat. Erin. 664. f¹. II. 2. Zeiss A. oc. 2).

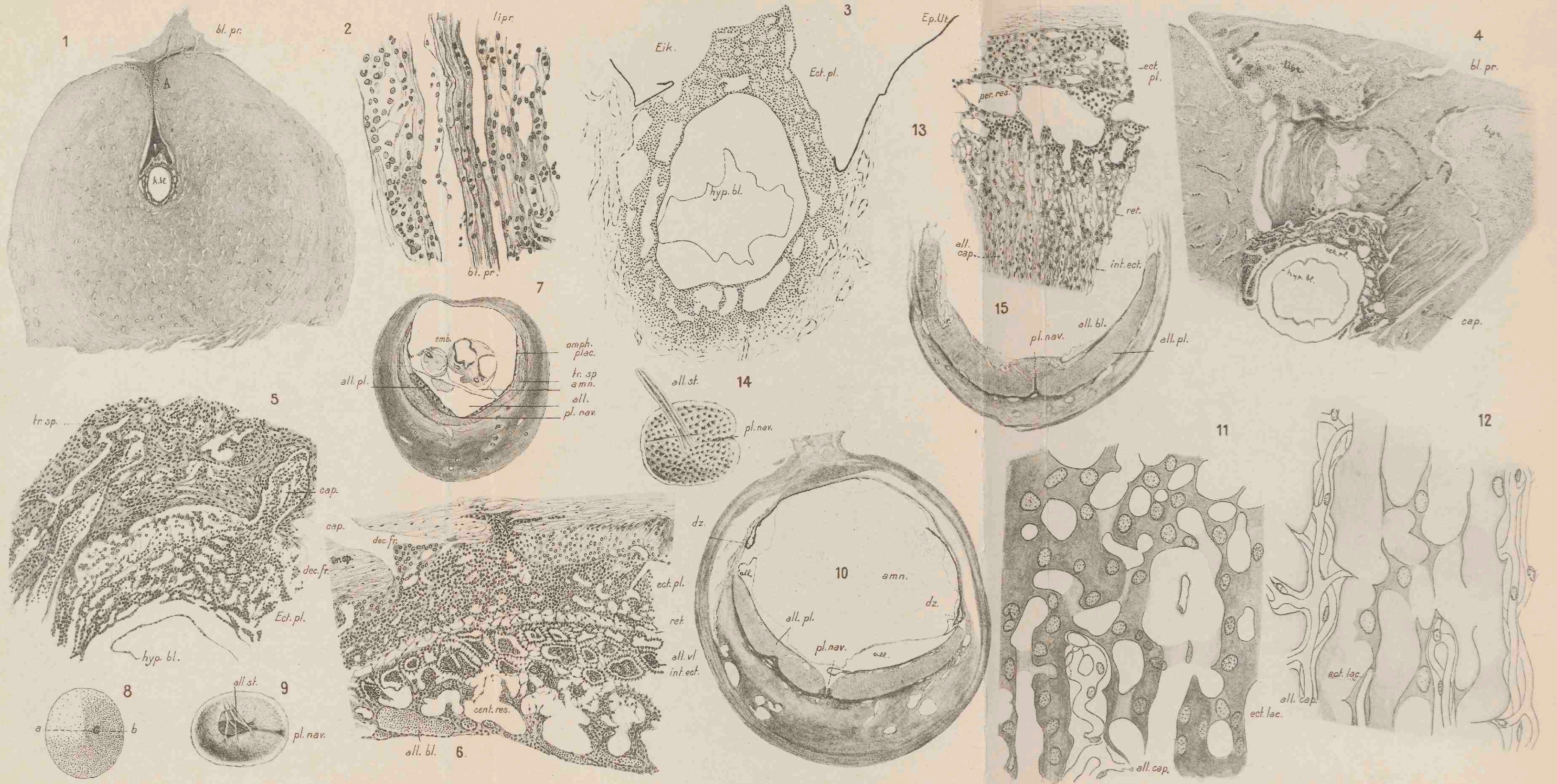
NB. De figg. 9—13 zijn van het zelfde stadium.

Fig. 14. Rijpe placenta. De placentanavel is gesloten. Rechts is nog een flauw spoor ervan te zien. De putjes zijn ontstaan door 't indringen der stekels van den jongen egel. Opmerkelijk is de hoefijzervorm.

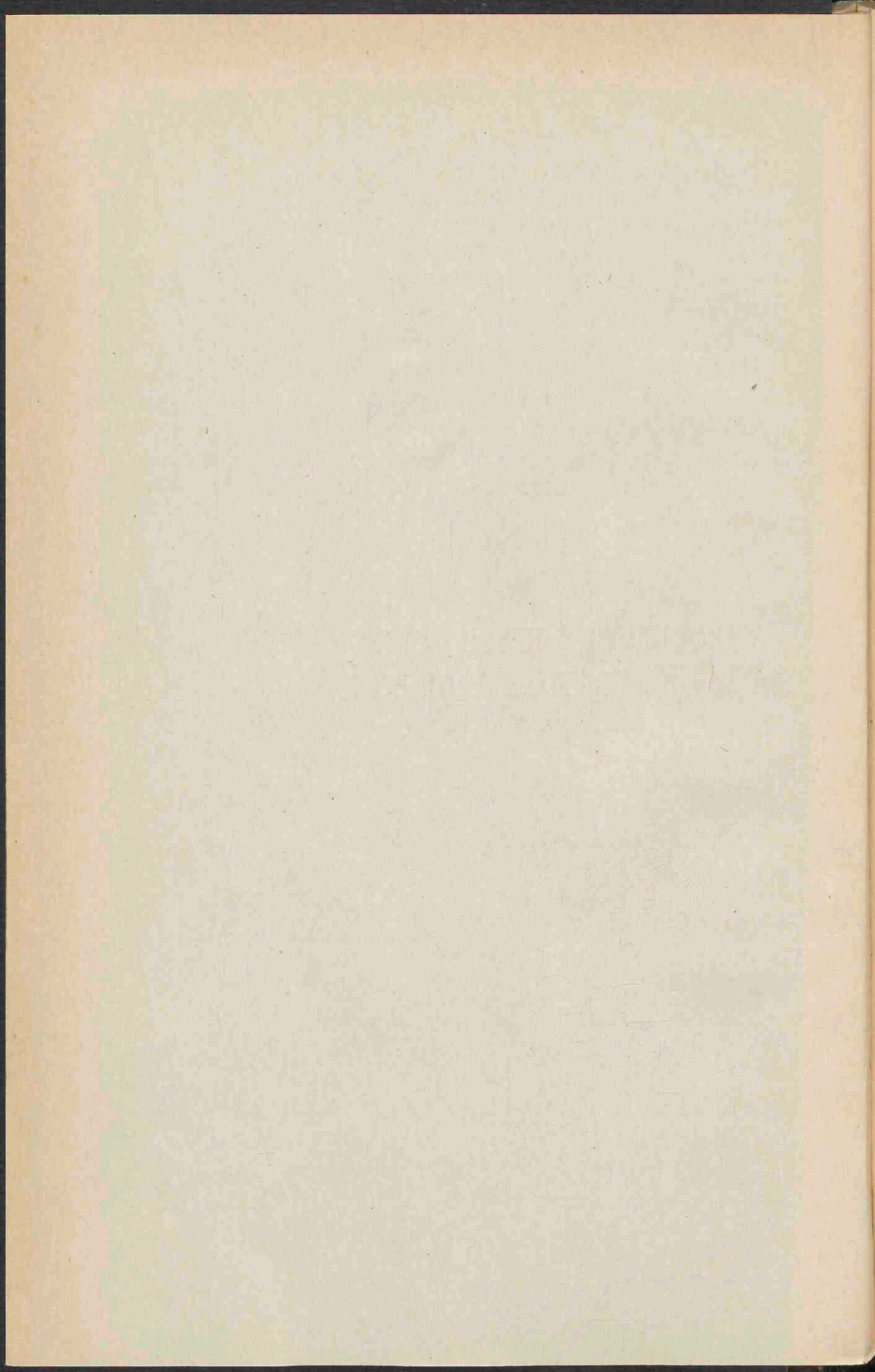
(Utr. Mus. Cat. Erin. 2 d. Nat. gr.).

Fig. 15. Overzicht van een stadium overeenkomende met 't object, waarnaar fig. 14 is geteekend. De placentanavel (pl. nav.) is geheel door allantoïde placentamassa overwoekerd en alleen op de doorsnede te zien als een groeve, die diep van de periferie indringt en gevuld is met syncytiale ectoplacenta, zonder allantoïdevaten (reticulaire laag).

(Utr. Mus. Cat. Erin. 103 a². 4 ×).



THEORETISCHE BESCHOUWINGEN OVER
EMBRYONALE ORGANEN



I. Inleiding

De »proteusachtige-vormen» van placenta en eivliezen hebben tot nu toe aan alle systematisering weerstand geboden. Wel heeft men herhaalde malen getracht voor de afzonderlijke embryonale organen de stamontwikkeling vast te stellen of ze mechanisch te verklaren, maar eene systematische theorie van alle embryonale organen is tot nu toe een desideratum. Toch is het zeer waarschijnlijk, dat het complex van embryonale organen, dat de Amnioten embryogenese kenmerkt gelijktijdig en in organisch verband met elkaar is ontstaan.

De moeielijkheden, die tot nu toe aan eene systematische theorie der embryonale organen in den weg hebben gezeten, komen m. i. daaruit voort, dat nòg bijna algemeen als vaststaande grondwaarheid wordt aangenomen, dat de indecudate kiemblaas en liefst nog de dooierrijke onder de Amnioten de meest primitieve is. Het is de groote verdienste van HUBRECHT het vertrouwen in de RABL'sche theorie van de tertiaire dooierloosheid (resp. dooierarmoede) (HUBRECHT 1895) aan het wankelen te hebben gebracht en zoo de baan te hebben vrij gemaakt voor juister opvattingen.

De vraag naar den phylogenetischen oorsprong van de afzonderlijke embryonale organen kan alleen worden opgelost in eene samenhangende theorie van de phylogenese van alle embryonale organen, d. w. z. van de totale embryogenese.

Alvorens de vraagstelling nader te formuleeren, stel ik de volgende hypothese, voorloopig zonder bewijs, op.

De vivipariteit der Amnioten is ontstaan uit eene ovipare embryogenese. Tusschen deze primitieve ovipariteit en de vivipariteit mét placenta-vorming, komt een stadium voor, waarin de kiemblaas zich intrauterien ontwikkelde zónder placenta. Ik noem dit

tusschenstadium het *archembryonale stadium der Amnioten*, en de embryonale organen der kiemblaas in dat stadium *archembryonale organen* en de kiemblaas zelf *archembryo*. Ter onderscheiding gebruik ik de termen *neo-embryo*, *neo-embryonale organen* en *neo-embryonaal stadium*, wanneer ik de periode bespreek na de vasthechting van het archembryo.

Ik ga hierbij uit van de veronderstelling, dat in het archembryonale stadium organen worden gevormd, die nog niet voorkwamen in de vivipare kiemblaas, en verdwijnen in het neo-embryonale stadium, welke organen dus in hunnen bouw moeten worden verklaard uit de functie, die zij hadden te vervullen in het archembryo.

De eerste taak is dus de bouw van het archembryo te reconstrueeren, daarna zal de vraag kunnen worden opgelost naar de wijzigingen en het nieuw ontstaan van embryonale organen in het phylogenetisch verloop na de vasthechting, terwijl de bouw van het primitieve ovipare embryo, d. w. z. de oorsprong van het archembryo, misschien mede met eenige waarschijnlijkheid kan worden gevonden door vergelijking van het archembryo met evertibrate vormen.

De periode der neo-embryogenese, die na de vasthechting begint, kunnen wij weer in twee hoofdtijdperken indeelen. In het eerste tijdperk is de kiemblaas vastgehecht en vormt eene deciduate placenta, in het tweede is de placenta indeciduaat geworden. De eerste periode noem ik de *arch-placentaire*, de tweede de *neo-placentaire*. Mocht HUBRECHT's kritiek op de RABL'sche-theorie juist zijn, dan volgt op de neo-placentaire periode eene derde, die der *secundaire ovipariteit*. De grens tusschen deze drie perioden is niet zoo scherp te trekken als tusschen de archembryogenese en de neo-embryogenese. Toch is deze splitsing noodig, omdat het hieronder zal blijken, dat in ieder dier perioden nieuwe embryonale organen worden gevormd die in de volgende verdwijnen of gewijzigd worden.

De methode ter uitwerking van dit program is tweeledig. Ten eerste zal in de ontogenetische periode door Roux genoemd *periode*

der zelfstandige, overgeërfde aanleg der organen gezocht worden naar structuren, die verdwijnen of zich wijzigen in de Roux'sche periode van het functioneele leven ¹⁾, en die dus alleen of tenminste grootendeels retrospectieve beteekenis hebben, ten tweede zal uit de functioneele noodwendigheid de bouw der organen van het archembryo worden afgeleid, wat mogelijk is, omdat de levende organen in den bouw de functie reflecteeren. Deze beide methoden, waarvan de eene de bouw als functie, de andere de functie als bouw begrijpt, vullen elkander aan, ondersteunen elkander en zijn ieder op zich zelf eenzijdig.

II. Tijd van Aanhechting, Grootte der Kiemblaas, Reflexa

Het eerste, wat van uit dit gezichtspunt ter sprake komt, is de tijd van aanhechting, het voorkomen eener reflexa, en de grootte van de kiemblaas. Steeds zien wij, dat een groote kiemblaas gepaard gaat met late aanhechting en rudimentaire of ontbrekende reflexa. Wij kunnen de Placentalia dus van uit dit gezichtspunt indeelen in 3 groepen.

I. *Microcysten*: de kiemblaas is klein, hecht zich zeer vroeg vast in eene groeve, die zich tot reflexa sluit.

II. *Mesocysten*: de kiemblaas is grooter, hecht zich later vast, de reflexa is rudimentair, napvormig geworden, en ontbreekt soms.

III. *Macrocysten*: de kiemblaas wordt soms enorm groot, hecht zich niet meer vast, eene reflexa ontbreekt. De macrocysten zijn dus in het neo-placentaire, die beide overige in het archplacentaire stadium.

De feiten dringen er toe, de microcysten te beschouwen als de meest primitieve vormen, waaruit zich de macrocysten *polyphyletisch*, hebben ontwikkeld.

Ten bewijze hiervan wijs ik er op, dat bij *Anthropoiden* en *Erinaceus*, die ook in andere opzichten een zeer primitieve embryogenesis hebben, een microcyste kiemblaas met reflexa voorkomt,

1) Cf. Roux 1896, I, p. 311, p. 348. II, p. 281.

(cf. voor *Homo*: PETERS 1899 enz. voor *Hylobates*: SELENKA 1900 en voor *Erinaceus*: HUBRECHT 1889);

dat ook FLEISCHMANN 1893 bij knaagdieren tot de overtuiging kwam dat de microcyste kiemblaas ingesloten in een reflexa der *Simplacidantaten* primitiever is dan de macrocyste kiemblaas zonder reflexa bij de *Duplicidentaten*;

dat de soms barokke vormen der macrocysten (Hoefdieren!) ongetwijfeld secundair zijn en zich ontwikkeld hebben uit een microcyste vorm, daar in den aanvang het ei der macrocysten (Hoefdieren, *Carnivoren*), steeds kogelrond is en eerst later, soms merkwaardig plotseling overgaat in een citroenvorm (Roofdieren, FLEISCHMANN 1889) of draadvorm, (Hoefdieren, BONNET 1884 enz.).

Ter illustratie van den polyphyletischen oorsprong der macrocysten wijs ik op de hieronder volgende ontwikkelingsrijen, die nu reeds met voldoende zekerheid vastgesteld kunnen worden.

Over de taxonomische waarde van de indeciduate (macrocyste) en deciduate (microcyste) kiemblaas verwijs ik vooral naar de Hubrechtsche kritiek (HUBRECHT 1889, p. 387).

Rij der Primaten. — De *Anthropoïden* (inclusief *Homo*) zijn microcyst en hebben een goed ontwikkelde capsularis, de aanhechting geschiedt zeer vroeg ¹⁾.

1) Over de vorming dezer capsularis zijn de meeningen nog verschillend. HUBRECHT 1889, p. 316, vermoedde, dat de insluiting geschiedt als bij *Erinaceus*, door „decidual swellings.” PETERS 1899, sloot zich daarentegen aan bij de VON SPEE'sche invretings theorie (VON SPEE 1898). (Zie ook MARCHAND 1902b). Het komt mij voor, dat beide theorieën juist zijn, ook HUBRECHT nam eene invreting van de kiemblaas aan, die bij *Erinaceus* zeer duidelijk te zien is. Daarnaast komt een eigenlijke capsularis voor, die de kiemblaas omvalt en later geheel insluit, óók bij *Homo*. PETERS teekent op Taf. III, Fig. 4, eene plaats uit het midden van het preparaat, die alleszins doet denken aan de bloedprop van *Erinaceus* (cf. RESINK 1902, fig. 4). De „leucocytenkernen”-laag is niets anders dan de degenererende lipranden der capsularis-plooien. De centrale put, die ook PETERS zeer is opgevallen (vergelijk de uitvoerige beschrijving van deze merkwaardige plaats op pag. 34), is de primitieve opening van de door de capsulariswanden ingesloten eikamer, nu gevuld met gestold bloed. De overeenstemming met *Erinaceus* op dit stadium wettigt het vermoeden, dat ook bij *Homo* op jongere stadiën overeenkomstige beelden zullen worden gevonden, d. w. z. dat bij *Homo* eene capsularis als bij *Erinaceus* voorkomt. PETERS erkende trouwens zelf, dat de VON SPEE'sche theorie bezwaren had (cf. PETERS l. c. p. 27).

Deze groote overeenstemming tusschen *Homo* en *Erinaceus*, is mede een bewijs, dat de embryogenese van deze beide dieren zeer primitieve karakters bewaard heeft.

Simiae. Catarhine als platyrrhine zijn mesocyst, met rudimentaire open napvormige reflexa (SELENKA 1891 enz.).

Tarsius vormt de overgang naar de macrocysten: de kiemblaas hecht zich zeer laat vast, en is zeer groot, eene reflexa ontbreekt ten eenemale (HUBRECHT 1896, 1898, 1902).

Lemviden zijn indeciduaat met vrije allantoïs. (HUBRECHT 1895b, STRAHL 1899 enz.).

Rij der Insectivoren. — *Erinaeus* is microcyst, hecht zich vroeg vast in eene capsularis (HUBRECHT 1889).

Sorex is mesocyst, hecht zich laat vast en heeft eene rudimentaire, napvormige capsularis (HUBRECHT 1894, pl. 31, fig. 3, 4) die later geheel verduijnt (l. c. fig. 5, 6 enz.).

Talpa is mesocyst. Ook hier komt eene rudimentaire capsularis voor (VERNHOUT 1894, p. 16, fig. 4). Kontradeciduaat (HUBRECHT 1889, p. 388; VERNHOUT 1894).

Tupaia is, in een andere richting als *Talpa*, eene uiterste schakel onder de mesocysten. De zeer groote kiemblaas hecht zich eerst zeer laat vast en wel op twee plaatsen, diametraal gelegen ongeveer op den aequator van de kiemblaas, eene capsularis ontbreekt.

Een zuiver macrocyste indeciduate kiemblaas is nog bij geen Insectivore gevonden. De tendenz daartoe is evenwel vrij sterk, zooals uit de drie reeds bekende mesocysten blijkt. Het is dus niet onwaarschijnlijk, dat ook onder de Insectivoren, evenals onder de Primaten, indeciduaten zullen worden gevonden. Het groote verschil tusschen de kontradeciduate kiemblaas van *Talpa* en *Tupaia*, die beide aan de grens van de mesocysten staan, doet vermoeden dat de macrocyste indeciduate kiemblaas onder de Insectivoren op meer dan eene wijze tot stand kan komen, wat wijst op de enorme divergentie in deze groep.

Rij der Edentaten. — Het is zeer jammer, dat van deze groep niet meer vertrouwbare onderzoekingen ter beschikking zijn, omdat in deze groep, evenals bij de *Primaten*, een bijna volledige staalkaart van phylogenetische stadien mag worden vermoed.

Eene placenta perforata (zie onder) komt voor bij *Dasyypus sexcinctus* (CHAPMAN 1901). Deciduate placenta's zijn verder nog gevonden bij *Orycteropus* (TURNER 1876b, HUXLEY 1869 p. 88, 104). *Tamandua* (MILNE EDWARDT 1872 p. 2). *Choloepus* (TURNER 1876a pag. 76, 1875a). *Dasyypus* (MILNE EDWARDT 1879), terwijl bij *Manis* een macrocyste, indeciduate kiemblaas voorkomt (WEBER 1891).

Daar alleen *Manis* nauwkeurig histologisch is onderzocht, moet ik volstaan met te wijzen op het belang, dat een onderzoek naar de placentatie der andere vormen heeft voor de vergelijkende embryologie en placentologie.

Rij der Rodentia. — FLEISCHMANN 1893 beschrijft uitvoerig de vorm van uterusholte en reflexa bij *Simplacidantaten* en *Duplicidentaten*, waarvan de eerste meest alle microcyst, de tweede macrocyst zijn. Zooals bekend is de kiemblaas bij de *Rodentia* anders georiënteerd. Eene verklaring ontbreekt tot nu toe. Zelf is nog niet uitgemaakt of de »Scheibenhöhle" dan wel de »Nebenkammer" het homologon is van de eikamer van *Erinaceus* enz. m. a. w. of de kiemblaas zich ontwikkelt in of buiten de eikamer. Wel is evenwel vastgesteld dat de meer secundaire mesocyste *Lagomorphae* een minder goed ontwikkeld en gedifferentieerd holte-systeem (»Scheibenhöhle" en »Nebenkammer") vertoonen dan de overige *Rodentia*, die microcyst zijn. De *Sciuromorphae* zijn intermediair (zie FLEISCHMANN l. c. p. 176).

Rij der Marsupialia. — Na de geruchtmakende onderzoeken van J. P. HILL 1897, 1900, is het aan geen twijfel meer onderhevig of de Marsupialia afstammen van deciduaten. *Perameles* en *Dasyrus* zijn dus mesocyst, terwijl de meeste overige macrocyst zijn. Of later nog een microcyst stadium zal worden gevonden, is moeielijk te zeggen, maar nu reeds blijkt, dat het macrocyste, indeciduate type bij de Marsupialia zelfstandig is ontstaan.

De overige Mammalia hooren allen tot één enkele categorie,

zijn dus òf alle macrocyst òf alle mesocyst. Zoo zijn de *Cheiropteren*, *Carnivoren* alle mesocyst, de Hoefdieren, *Cetacea*, *Sirenidae* en *Monotremen* allen macrocyst. Dat de *Cheiropteren* en *Carnivoren* afstammen van microcyste vormen wordt waarschijnlijk door het voorkomen van capsularis rudimenten (voor de *Cheiropteren* zie SELENKA 1892 p. 209, pl. XLI, XLII, FROMMEL 1888 enz.; voor de *Carnivoren* zie TURNER 1875a en 1876, KOELLIKER 1879 p. 359, FLEISCHMANN 1889 p. 67; DUVAL 1895 p. 218, betwijfelde daarentegen het voorkomen eener capsularis bij de echte roofdieren). STRAHL 1896, vond bij *Musteliden* eene placenta zono-discoïdalis, die misschien geacht kan worden de overgang te zijn tusschen de discoïde placenta der hypothetische microcyste Procarnivora en de zonaire placenta der recente.

Uit dit exposé, dat in de volgende hoofdstukken zijn nadere uitwerking en bewijs vindt, blijkt, dat de macrocyste kiemblaas polyphyletisch is ontstaan, misschien zelfs in sommige groepen. *Dit wijst er op, hoe krachtig de tendenz tot de vorming eener indecidueate placenta na de vasthechting van het archembryo is*, dit wijst er ook op, hoe bezwaarlijk het zal zijn, de macrocyste kiemblaas van zóó uiteenlopende groepen als Lemuriden, Hoefdieren, *Cetacea*, Marsupialia en Monotremen, die toch zoo op elkaar gelijken, als primitief op te vatten (c.f. SEDGWICH MINOT 1891).

De onderzoekingen van DUVAL 1884 bij vogels, van GIACOMINI, STUDIATI, MINGAZZINI en HAACKE bij Reptilien doen vermoeden, dat ook deze vormen afstammen van microcyste Archplacentalia, wat in de volgende hoofdstukken door meer feiten ondersteund wordt.

III. Ectoplacenta

1. Inleiding

Het eerste eigenlijke archembryonale orgaan, dat hier ter sprake komt (de reflexa is een archplacentair orgaan), is de woekering van de trofoblast hier in aansluiting aan de DUVAL'sche nomenclatuur *ectoplacenta* te noemen.

HUBRECHT 1888, 1889 p. 347, 1895*b* p. 115 en DUVAL 1892 (Inleiding), waren de eerste, die, onafhankelijk van elkander, de algemeene beteekenis der ectoplacenta erkenden en het is vreemd, dat in de latere litteratuur niet meer aandacht hieraan is geschonken; eerst BONNET 1897 p. 484, sprak weer het vermoeden uit, dat de ectoplacenta zal blijken een typisch embryonaal orgaan der Amnioten te zijn. Later werd bij *Homo* (PETERS 1899, SIEGENBEEK VAN HEUKELOM 1898 enz.), *Anthropoiden* (SELENKA 1900 en 1903), en *Erinaceus* (HUBRECHT 1889, RESINK 1902), eene enorme alzijdige ectoplacentamantel gevonden, die in het praeplacentaire stadium (d. w. z. vóór de vorming der allantoïsvilli, zie RESINK 1902, p. 233, fig. 3), uit goed begrensde cellen bestaat, dus een anderen bouw heeft dan in het enplacentaire (RESINK l.c. fig. 11 en 12), als de ectoplacenta syncytiaal wordt. Dit overeenkomstige voorkomen in twee groepen, als *Anthropoiden* (incl. *Homo*) en *Erinaceidae* bevestigt het vermoeden van bovengenoemde onderzoekers, dat de ectoplacenta een zeer oud embryonaal orgaan is, vooral waar wij in het vorige hoofdstuk zagen, dat deze beide groepen ook in andere opzichten zeer primitieve karakters met elkaar gemeen hadden, die bij andere Mammalia meer rudimentair zijn.

Voor zoover men de functie van de ectoplacenta zocht te begrijpen, zag men er in eene woekering, dienende voor de aanhechting van de kiemblaas, die dus niet voorkwam in de meer primitief geachte indeciduate kiemblaas.

Deze meening zal, naar ik hoop, uit het volgende blijken onhoudbaar te zijn, daar de ectoplacenta een orgaan is, dat in de phylogenetische ontwikkeling der placenta, geleidelijk verdwijnt, dus alleen retrospectieve beteekenis heeft, d. w. z. verklaard moet worden uit de stofwisseling van het embryo, vóór de vasthechting (placentavorming) d. w. z. als archembryonaal orgaan. *De ectoplacenta is dus, naar de hieronder verdedigde meening, een in de stamontwikkeling der placenta rudimentair wordend archembryonaal orgaan.*

Tot steun van deze theorie, die niet meer is dan eene uitwerking van de Hubrecht- Duval- Bonnet'sche hypothese voer ik het volgende aan.

2. Bij alle Amniotengroepen is een meer of minder rudimentaire ectoplacenta gevonden

Type A. Bij de microcysten, die alle deciduaat zijn, en bij vele mesocysten is de steeds discoïde placenta geheel uit ectoplacenta-weefsel en allantoïsvilli opgebouwd; zooals DUVAL 1888 reeds vermoedde. Dit is bewezen voor de *Rodentia* (DUVAL 1892 enz.), *Cheiropteren* (P. NOLF 1896), *Homo* (PETERS 1899, SIEGENBEEK VAN HEUKELOM 1898 enz. *Anthropoiden* (SELENKA 1900, 1903), *Simiae* (SELENKA ¹) 1900 enz.), *Sorex* (HUBRECHT 1894), *Erinaceus* (RESINK 1902).

Type B. Een 2^e type, bij de mesocysten voorkomende heeft eene (discoïde) placenta, opgebouwd uit eene rudimentaire ectoplacenta, vermengd met moederlijk weefsel, hetzij alleen bloedvaten (met niet degenererend endothelium), hetzij zelfs met bindweefsel. DUVAL 1895, gaf aan eene aldus opgebouwde placenta de naam *angioplasmodium*, welke naam hier wordt overgenomen, al schijnt het ook, dat DUVAL zich heeft vergist in de opvatting der carnivorenplacenta, waaraan hij deze naam gaf. Naar de onderzoekingen van BONNET 1902, schijnt n.l. DUVAL's *angioplasmodium* bij de hond subepitheliaal, moederlijk bindweefsel te zijn. Natuurlijk is de overgang van het primitieve naar het angioplasmodiale placenta-type zeer geleidelijk. Ook bij *Sorex* (HUBRECHT 1894), *Tarsius* (HUBRECHT 1898), *Tupaia* (HUBRECHT 1898), *Megachiroptera* (P. GÖHRE 1897), enz. is de ectoplacenta rudimentair. Als een kenmerk van het angioplasmodiale type neem ik daarom, behalve de rudimentaire ectoplacenta, en het voorkomen van moederlijke elementen, dat niet altijd scherp is aan te geven, het feit, dat deze placenta's *kontradeciduaat* zijn. Hiertoe hooren *Talpa* ²) (VER-

1) De afbeeldingen ten minste geven recht tot deze conclusie, (men vergelijk ze met de aangehaalde litteratuur over *Homo*).

2) VERNHOUT i.e. beschrijft lacunen in de rudimentaire ectoplacenta, die met moederlijke capillairen in verband staan en die naar zijne meening ontstaan zijn door degeneratie van enkele cellen. Waarschijnlijker is het, dat deze lacunen overeenkomen met de ectoplacentaire lacunen bij andere dieren gevonden, die eveneens met capillairen der uteruswand communiceren.

NHOUT 1894, HUBRECHT 1889, p. 388 enz.), *Marsupialia* (HILL 1897, p. 424).

Type C. Een derde type vinden wij in de zonaire placenta der *Carnivoren* (en *Proboscidea?* en *Hyrae?*) BONNET 1902 vond in de eigenlijke placenta geen spoor meer van ectoplacentaire woelingen. De placenta was alleen opgebouwd uit moederlijk weefsel en uit trofoblastlamellen. Eene rudimentaire ectoplacenta is alleen waar te nemen gedurende een of twee dagen kort voor de aanhechting in de vorm van verspreide meerkernige reuzencellen (BONNET 1897, Taf. XXXV, fig. 25, 26, 27). (Naar hij mij schriftelijk meedeelde, komen aan de eipolen deze ectoplacentaresten niet voor). Ook FLEISCHMANN 1889, p. 5 en Taf. I, fig. 1 vond bij de kat aan de placentastreek eene rudimentaire ectoplacenta in den vorm van hooge cilindrische cellen vóór de aanhechting, die weldra in de gewone celvorm overgaan, welke ectoplacenta dus, naar zijne meening, evenmin aan de opbouw der placenta deel heeft.

Naar mijne meening vormen deze beide laatste mesocyste typen de overgang naar de macrocysten (indeciduaten)²).

Ik stel beide typen provisorisch op, om er de aandacht op te vestigen, dat eene vergelijkende histologie der placenta, waarvoor m. i. het materiaal nog niet aanwezig is, te zoeken heeft naar overgangen als in type B en C zijn geschetst, en die vermoedelijk met nog meer overgangstypen (*Tupaia?*) zijn aan te vullen; voor de uitwerking van dit denkbeeld zijn de verkregen resultaten evenwel nog te zeer met elkaar in strijd. Ik wijs er slechts op dat DUVAL 1895 een geheel andere opvatting der *Carnivoren* placenta heeft en op latere stadien nog goed ontwikkelde ectoplacenta rudimenten teekent (zoo bij de hond op fig. 13, 18—20, 28, 32 enz. en bij de kat op fig. 102, 121, 124) ook de placenta der *Rodentia* wordt nog lang niet eenstemmig beoordeeld. De placentatie der *Marsupialia*, *Tupaia* en *Tarsius* is in dit opzicht nog nader te onderzoeken, van deciduate *Edentaten* ontbreken nauwkeurige

1) TURNER 1876, p. 111, vergleek reeds de placenta der Roofdieren met die der Indeciduaten.

histologische onderzoekingen nog ten eenenmale, evenzoo van *Proboscidea*, *Hyrae* en *Galeopithecus*, en verschillende *Insectivoren* groepen die nog eene rijke oogst van afwijkende placentatie vormen beloven.

Dit alles maakt eene overzicht van de vormen der deciduate placentatie, op dit oogenblik zeer onvolledig en verontschuldigt fouten, die door rijpere ervaring aan den dag zullen komen. Ik heb hier dan ook niet meer willen geven dan het principe der indeeling der placentahistologie, het aan latere onderzoekers overlatende, dit principe juister uit te werken, dan het bij de tegenwoordige ervaring mogelijk is. Dit principe kunnen wij aldus formuleeren. *De ontwikkeling der ectoplacenta wordt in de phylogeneese zwakker en zwakker — de graad van ontwikkeling der ectoplacenta beheerscht het type der placentatie*, zoodat b.v. eene rudimentaire ectoplacenta noodwendig leidt tot overgangsvormen, als geschetst zijn in de typen B en C. — *De histologische stamontwikkeling der placenta is de geschiedenis van het geleidelijk rudimentair worden der ectoplacenta in de neo-embryonale periode*. Dit geleidelijk rudimentair worden in de neo-embryonale periode is eene andere formuleering van de theorie, dat de ectoplacenta een archembryonaal orgaan is. Door het vasthechten van het archembryo ontstaat eene tegenstrijdigheid tusschen functie en bouw, die aanleiding geeft tot de phylogenetische ontwikkeling der placenta, die eerst tot rust komt, als alle archembryonale organen (en meer in het bijzonder de ectoplacenta) zijn verdwenen of hervormd tot neo-placentaire organen. Vandaar dat de ectoplacenta in de primitieve gedaante alleen gevonden wordt in de Roux'sche periode van de zelfstandige overgeërfde aanleg der organen en meer of minder degenereert in de periode van het functioneele leven (zie p. 39).

Type D. Een bewijs, dat de macrocysten niet, zooals tot nu toe de heerschende meening is, primitiever dan de Deciduaten zijn, geeft het voorkomen van eene rudimentaire ectoplacenta bij vele Indeciduaten. Zoo b. v. bij:

Ovis. (BONNET 1889a Taf. VI, fig. 5).

Sus. (KEIBEL 1893, p. 53, fig. 37g, u).

Equus (BONNET 1889b beschreef ectoplacentaire woekeringen aan het »Nabelblasenfeld». GULDBERG in GULDBERG and NANSSEN 1894, schreef terloops een meerlagig epithelium aan de villi te hebben gezien. Het is evenwel mogelijk, dat hij naar schuin gesneden villi oordeelde. BONNET verklaarde mij schriftelijk nergens buiten het Nabelblasenfeld duidelijke ectoplacentaresten, te hebben waargenomen, hij acht het evenwel niet onmogelijk, dat een speciaal hierop gericht onderzoek tot andere resultaten komt.

Tragulus, SELENKA 1892, p. 194, vond tot op zeer late zwangerschapsstadien cellen met twee kernen in de trofoblast, waarin hij eene intense phagocyttaire werking constateerde.

Cetacea, GULDBERG l. c. beeldde ectoplacentaire woekeringen af op Taf. VII, fig. 1.

Marsupialia p. p. SELENKA 1892, p. 124, Taf. XX, fig. 1δ, ε 2δ, 5 doet ons enorme, plaatselijke woekeringen van de trofoblast van *Didelphus* kennen, die reeds door HUBRECHT 1895b p. 112, als ectoplacenta zijn opgevat. Op pag. 117 beschrijft hij eene tijdelijke vasthechting der kiemblaas, die nog in de granulosa besloten is. Hij noemde dit verschijnsel opvallend en fysiologisch onverklaarbaar. Is het misschien eene reminiscentie aan een primitiever type met vasthechting? Een nauwkeurig histologisch onderzoek van andere niet vastgehechte *Marsupialia* ontbreekt en zal licht nog meer ectoplacentaire rudimenten doen kennen, nu de aandacht er eenmaal op is gevestigd.

Manis. Hier komt nog de fraaiste ectoplacenta voor. WEBER 1891, p. 58, beschreef dergelijke woekeringen aan zijn jongste embryo, dat nog geen villi had gevormd (fig. 38, 44). Een oppervlaktebeeld vertoont de ectoplacenta als zeer regelmatig verlopende lijsten, vooral aan de allantoïde zijde, hier komen ook een groot aantal meerkernige cellen voor, waarvan de dichte opeenhooping vooral aan de allantoïde zijde, aan in-toto preparaten goed is waar te nemen (zie ook fig. 38, 44 c). Naar de omphaloïde zijde verdwijnen deze lijsten geleidelijk. WEBER l. l. p. 63 meent in deze lijsten de eerste aanleg der villi te zien, omdat in zijn tweede embryo

geen ectoplacenta, maar wel villi voorkomen. Ik acht deze meening onjuist. Prof. WEBER was zoo welwillend mij zijne preparaten te sturen ter vergelijking met materiaal uit het Utrechtsche laboratorium uit de verzameling van prof. HUBRECHT. Op een stadium waarop juist de villi werden gevormd, dat dus in ouderdom tus-schen zijn beide embryonen in lag, kon ik evenmin sporen eener ectoplacenta terug vinden, die nu dus reeds verdwenen was, naar WEBERS meening moesten de villi dus ongeveer dezelfde rang-schikking vertoonen als op een jonger stadium de ectoplacenta lijsten. Dit is evenwel niet zoo. Reeds op het bloote oog ziet men aan de ongekleurde kiemblaas (± 5 c.M. groot) onregelmatige groepen van nog zeer kleine villi over de geheele trofoblast ver-spreid. Op een oppervlaktezicht doen deze groepen denken aan groepen van blaasvormige haren, van xerophyte planten, van de fraaie rangschikking van het lijstennet is niets meer te zien. Uit deze lijsten, die trouwens aan de omphaloïde zij ontbreken, kun-nen de villi dus niet zijn ontstaan, de lijsten hebben dus eene andere beteekenis dan als ontogenetische ontwikkelingstoestand der villi, zij kunnen slechts als ectoplacenta worden opgevat. De vreemde meerkernige reuzencellen, die ook aan WEBER zijn opge-vallen zijn dan te vergelijken met de plasmodiblast van de hond, vleermuis, konijn enz.

Ook in *Manis* hebben wij dus eene macrocyste (indeciduate)vorm met eene bijna alzijdige rudimentaire ectoplacenta, die voor de vorming der trofoblastvilli verdwijnt, gelijk BONNET in een over-eenkomstig geval constateerde aan de mesocyste kiemblaas van de hond. In de reeks der *Edentaten* staat dus *Manis* aan het einde en de deciduaten met goed ontwikkelde ectoplacenta (be-trouwbare histologische onderzoekingen van deciduate *Edentata* ontbreken helaas nog) aan het begin.

Na deze uiteenzettingen zal het duidelijk zijn, hoe gewenscht het is de macrocysten nauwkeurig te onderzoeken op het voor-komen van ectoplacentaire woekeringen. Bij *Nycticebus* gaf een voorloopig onderzoek geen resultaat. De ervaring reeds opgedaan bij *Carnivoren* maakt evenwel voorzichtig, — de ectoplacenta kan

een zeer voorbijgaand verschijnsel zijn, alleen aan een uitgebreid materiaal bij nauwkeurig onderzoek waar te nemen.

Het komt mij voor, dat deze meening juist is dan de opvatting, dat de macrocyste indeciduaten primitief waren, behalve het voorkomen van rudimenten eener ectoplacenta bij macrocysten, is ook de soms barokke vorm, met de degenereerende eipolen eene aanwijzing van het secundaire karakter. Uit de volgende hoofdstukken zal, langs andere wegen, dezelfde conclusie volgen. De nauwe samenhang tusschen deciduaten en indeciduaten, met nadruk door TURNER 1876, p. 102, HUBRECHT 1889, p. 387 enz. tegen HUXLEY 1869 verdedigd, wordt dus bevestigd, door het aantoonen van de geleidelijke overgang van de deciduate naar de indeciduate ectoplacenta, zoo ook door het voorkomen van »Chorionblasen» of »TURNER'sche velden» enz. die anders een kenmerk zijn der Indeciduaten (*Lemuriden, Ungulaten, Cetacea, Manis*), bij Kontra-deciduaten. Zie VERNHOUT 1894, p. 12 (mol.) HILL 1898, p. 414 en Pl. 3, fig. 18 (*Marsupialia*) en bij *Carnivoren?* (poches choriales accidentelles DUVAL 1895).

3. Eene ectoplacentamantel komt primitief alzijdig voor

Bij *Erinaceus* en *Homo* komt, zooals al gemeld is, eene alzijdige enorme ectoplacentamantel zonder een spoor van syncytiale vorming in het praeplacentaire stadium voor. Hetzelfde komt voor bij de vleermuis voor de aanhechting (VAN BENEDEN 1899, fig. 9—13; P. NOLF 1895, Taf. XXVI, fig. 6)¹⁾ bij de kat (DUVAL 1895, fig. 102 teekent ectoplacentaire woekeringen op een oud stadium aan de eipolen) en bij het konijn, alwaar ectoplacentaire woekeringen aan de anti-embryonale pool zijn beschreven door DUVAL 1892, p. 63, fig. 28 en R. ASSHETON 1895, Pl. XIX, fig. 7.

1) Bij de *Megachiroptera* schijnt daarentegen de ectoplacenta eenzijdig te zijn, vergelijk SELENKA 1892, pl. XLJ, fig. 4.

Rudimenten die wijzen op eene primitieve alzijdige ectoplacenta, zijn verder:

a. *De rudimentaire ectoplacentazoom.* Aan de periferie van discoïde en zonaire placenta's vindt men dikwijls eene rudimentaire ectoplacenta, die zich meer of minder ver uitstrekt op de vrije trofoblast, en dus geen deel heeft aan de opbouw der placenta. Deze rudimentaire ectoplacentazoom is m. i. een bewijs, dat de ectoplacenta zich primitief verder heeft uitgestrekt dan het areaal der trofoblast thans door de placenta in beslag genomen. Ofschoon de aandacht op dit verschijnsel nog niet gevestigd was, vond ik dit in de litteratuur toch bij verschillende dieren beschreven of afgebeeld zoo bij *Tarsius* (HUBRECHT 1898, fig. 63 rechts).

Sorex (door HUBRECHT 1894 beschreven als »trophoblastic annulus" p. 503 en fig. 10, 33, 84; FLEISCHMANN 1893, p. 180¹⁾).

Felis (DUVAL 1895, fig. 102, 121, 124).

Canis (DUVAL 1895, fig. 13, 18—20, 28—32, 40—49 enz.).

Meriones (DUVAL 1892, fig. 183).

Lepus (DUVAL 1892, fig. 27, 39, 66, 67, 70 enz. en p. 79).

Marsupialia (HILL 1898, p. 402, 413, 425, 1900 p. 49).

b. *Bijplacenta's.* De mesocyste Primaten vooral de catarhine apen hebben algemeen een dubbele placenta, die evenwel niet gelijkwaardig zijn. Een ervan is homoloog met de enkele placenta van *Homo*, *Tarsius* enz., de andere is een bijplacenta, die meer of minder rudimentair is, (SELENKA 1900, Taf. II, fig. a, fig. 28, 91, Taf. XXXV, fig. 5, 11, Taf. XXXVII, fig. 5 enz.) en soms zelfs geheel ontbreekt (SELENKA 1892, p. 202; KOLLMANN 1899). Ook in de tijd van vorming komen groote verschillen voor. (SELENKA 1903, p. 332). De platyrrhine apen hebben zelden een bijplacenta (STRAHL apud SELENKA 1903, p. 333). Ook bij *Tarsius* vond

1) Wat DUVAL 1895 »formation ectoplacentaire abortive" bij de kat noemt is feitelijk eene rudimentaire placentazoom en duidt hoogstens op eene verkleining der placenta, is evenwel geen ectoplacenta, DUVAL zelf vergelijkt het met de groene zoom der hondplacenta en de »poches choriales accidentelles". Beter ware het dus te spreken van »formation placentaire abortive". De rudimentaire ectoplacentazoom is hier buiten gelegen.

HUBRECHT 1898, fig. 63 in een enkel geval, 2 bijplacenta's.

Deze bijplacenta's bewijzen, dat bij de mesocyste apen met partieel gedegeneerde ectoplacenta, de geheele trofoblast tenminste potentieel eene ectoplacenta is en soms meer of minder duidelijk tot een echte ectoplacenta, en zelfs tot een normale allantoïde placenta kan uitgroeien.

4. De Ectoplacenta is een embryonaal orgaan

Wij zagen dat de ectoplacenta in de phylogenese der placenta meer en meer degenereerde om ten slotte in de macrocyste eindschakel geheel te verdwijnen. Wij merkten ook reeds op, dat de intacte ectoplacenta alleen op de allerjongste stadiën werd gevonden, om later meer of min te degenereeren en wij hebben deze stadiën reeds vergeleken met de Roux'sche perioden van de zelfstandige overgeërfde aanleg der organen en van het functioneele leven. Deze beide feiten dwingen tot de opvatting, dat de ectoplacenta, zooals die verschijnt in het stadium van de zelfstandige aanleg der organen bij *Homo* (PETERS 1899 enz.) en *Erinaceus* (RESINK l. c. fig. 3) niet meer werkzaam is in het stadium van het functioneele leven, dus gefunctioneerd moet hebben in een praeplacentaire periode, d. w. z. in het archembryo. Ik ga hierbij uit van de meening, dat het syncytium waarin de ectoplacenta in latere stadiën overgaat een afstervingstoestand is, wat bewezen wordt m. i. door het ontbreken van mitosen, naar het oordeel van sommigen zelf van amitosen (MAXIMOW 1898 p. 68). De »plasmodiblast" wordt door de meeste auteurs al niet meer als zelfstandige laag erkend.

5. Het voorkomen van een ectoplacenta buiten de Placentalia

Mij rest nog te memoreeren het vinden van ectoplacentaresten bij vogels en kruipende dieren.

Zooals bekend ziet HUBRECHT in het teloderm der *Reptilia* het

homologon van de trofoblast der *Mammalia*. MEHNERT 1894 opponeert tegen deze opvatting, het komt mij ook waarschijnlijker voor, dat het teloderm eerder te vergelijken is met het epitrichium der zoogdieren, dat »nichts anderes ist, als ein phylogenetisches Organ, welches eine morphologische Vorstufe des Stratum corneum darstellt, während das Keratohyalin (des Epitrichiums) als eine solche des Hornsubstanzes anzusehen ist. (B. ROSENSTADT 1897 p. 580). H. RABLE 1896 vond bij de mensch dezelfde bouw van het epitrichium, (met keratohyalienvorming) die ROSENSTADT constateerde bij *Reptilia* en vogels. Naar de meening van ROSENSTADT heeft zich de keratohyalien-houdende epitrichium laag gevormd bij de overgang van het water in het landleven, onder de cuticula, die een voldoende beschutting was voor echte waterdieren. Bij *Reptilia* vond G. WOLFF 1889, dan ook buiten de epitrichiumlaag een cuticula, die ontbreekt bij vogels en zoogdieren. In de verdere ontwikkeling der Amniotengroep werd het epitrichium vervangen door de hoornlaag. Deze opeenvolging wordt bij de kruipende dieren bij iedere vervelling gerecapituleerd, bij de vogels alleen in de embryogenese en bij zoogdieren bovendien bij (iedere?) nieuwvorming eener hoornlaag.

In geen geval mogen wij evenwel het teloderm verwarren met de ectoplacentawoekering van het trofoblast (door de scherpe afgrenzing van het epithelium). Naar HUBBRECHT's meening is het teloderm dan ook de geheele, al dan niet gewoekerde, trofoblast. MEHNERT vergelijkt dus ten onrechte het teloderm met de woekeringen van het amnionepithelium en de plasmodiblast van *Homo*. Voor ons doel kunnen wij het teloderm dus hier buiten bespreking laten. Er komen evenwel bij *Reptilia* en vogels duidelijke ectoplacentarudimenten voor.

MITSUKURI 1890 beschreef bij *Clemmys (Emys) japonica* eene ectoplacenta, zooals DUVAL 1884 vond bij vogels en beschreef als »organe placentoïde». (MITSUKURI 1890, p. 27, fig. 29, 81, 81a). Bij *Trionyx* vond hij iets dergelijks. MEHNERT 1894 vermeldt daarentegen niets over het al of niet voorkomen van ectoplacentarresten bij *Emys lutaria*. Het meest opmerkelijk zijn de placenta

rudimenten bij verschillende Reptilien gevonden door HAACKE 1885; GLACOMINI 1891, 1892, 1893; MINGAZZINI 1898; LEGGE 1897, 1899, STUDIATI 1854, die m. i. niet anders opgevat kunnen worden dan als reminiscenties van een archplacentaire periode in de stamontwikkeling der Sauroposiden, al is hier de placenta ook indeciduaat.

Bij de anamniote Vertebraten zijn tot nu toe geen ectoplacentaire woekeringen van de trofoblast gevonden. *De ectoplacenta is dus met het amnion en de allantois een orgaan in en door de vivipariteit ontstaan, dat de zoogdieren, vogels en kruipende dieren scherp afgrenst van de overige Vertebraten en van de Evertebraten.*

IV. Archamnion

I. Inleiding

Ter verklaring van het neo-amnion heeft men haast iedere mogelijke theorie beproefd, zonder evenwel een algemeen bevredigende oplossing te hebben gevonden.

De oude allogenetische ¹⁾ theoriën van E. VAN BENEDEN en CH. JULIN 1884 p. 425; BALFOUR 1881 p. 256; SELENKA 1892 p. 186; de inzinkingshypothesen enz. vinden nauwelijks meer ahang. Meer en meer wordt de overtuiging algemeen, dat de neoamniogenesis een autogenetisch proces is. SEMON 1895 en HUBRECHT 1895, 1902 p. 52, stelden de eerste eenigszins uitgewerkte autogenetische theorien op. De ervaring moge oordeelen, welke theorie de juiste is, eene speciale kritiek hier ter plaatste lijkt mij onnoodig.

Het is ook weer hier de groote verdienste van HUBRECHT, gewezen te hebben op het onjuiste van de heerschende vergelijkend-embryologische meeningen omtrent de phylogenetische ouderdom van verschillende amnion-vormen. Na VON BAER is de amniogenesis door plooivorming, soms met amniionnavelstreng, steeds beschouwd

¹⁾ SELENKA 1891 p. 86 voerde de termen allo- en autogenetisch in, voor mechanisch resp. teleologisch.

als primitief, HUBRECHT 1895 wees er op, dat met deze theorie het ontstaan van het amnion onbegrijpelijk was, het amnion moest *ab origine* een gesloten blaas zijn, de amniogenese door plooivorming is dus secundair. Wanneer het laatste ook juist moge zijn, is de voorafgaande bewering onvolledig. Ter verklaring van het amnion is nog een derde mogelijkheid denkbaar, nl. als omvorming van een oud orgaan, dat in de stamontwikkeling de functie en dus ook de bouw wijzigde ¹⁾ en *dit* primitieve orgaan dat een andere functie had, hoeft dus niet een gesloten blaas te zijn. Deze derde mogelijkheid zal hier nader ontwikkeld worden. Het voorloopig opgestelde orgaan, waaruit het recente *neo-amnion* zou ontstaan zijn, noem ik in deze discussie *archamnion*. De vraag is dus: komen in de neo-embryogenese rudimentaire organen voor, die den weg kunnen wijzen naar eene theorie van de bouw en functie van het archamnion.

Ik meen inderdaad dergelijke rudimenten gevonden te hebben in de entypie (SELENKA 1900, p. 202), de hechtsteel der *Primates* en de placentanavel.

Hoe eenvoudig het amnion op latere stadiën ook moge zijn, hoe overeenstemmend in bouw bij de verschillende Amniotengroepen, het ontstaan is zelfs bij naverwante vormen (*Placentalia*) zoo afwijkend, dat een systematisering der voorkomende gevallen als proef kan gelden voor de juistheid eener theorie.

Twee hoofdtypen zijn te onderscheiden in de ontwikkeling van het amnion.

1°. *Archamniogenesis*. De entypie gaat over in het amnion.

2°. *Neo-amniogenesis*. De (soms rudimentaire) entypie lost zich op, en op dezelfde plaats ontstaat later door plooivorming het neo-amnion.

Ik acht de eerste de meest primitieve, en beschouw de entypie als archamnionrudiment. De (soms virtueel geworden) holte van het archamnionrudiment (kortweg archamnion te noemen) commu-

1) ... it does not seem possible to derive (the amnion) from any preexisting organ. BALFOUR 1881*6*, p. 256.

niceert bij sommige dieren met een kanaal naar buiten, het *archamnionkanaal*, resp. *archamnionporus* (cf. HEYMONS 1897 pag. 617).

Naar deze theorie is dus, zooals de naam entypie (SELENKA 1900) ze aanduidt, het archamnion eene instulping der trofoblast, die eene oppervlakkige overeenkomst vertoont met de gastrulatie (in werkelijkheid komt de gastrulamond voor aan de bodem van het archamnion).

De verbinding van archamnion en trofoblast, die bij *Primaten* als hechtsteel aanwezig is, noem ik *archamnionhals* (waarin het al dan niet virtueele archamnionkanaal) verloopt.

2. Archamnion¹⁾

Ter staving van de theorie, dat het amnion (ter onderscheiding van het archamnion *neo-amnion* te noemen) afstamt van een archamnion dat anders gebouwd was en anders functioneerde, moet worden bewezen, dat bij alle Amnioten rudimenten van dit archamnion in de amniogenese voorkomen. Voorloopig evenwel is dit alleen mogelijk voor de zoogdieren, misschien dat latere onderzoekingen ook bij vogels en reptilen deze rudimenten zullen vinden. Zooals gezegd is, beschouw ik het geëntypeerde kiemveld als rudiment. Deze entypie is reeds geconstateerd bij *Homo* (VON SPEE *Anthropoiden en Simiae* (SELENKA 1891, 1892, 1900, 1903), *Tarsius* 1896). (HUBRECHT 1895 a 1902). *Galeopithecus* (HUBRECHT 1895 a). *Cheiropteren* (SELENKA 1892, VAN DER STRICHT 1899, VAN BENEDEN 1899, DUVAL 1897). *Erinaceus* (HUBRECHT 1889 enz.). *Talpa* (HEAPE 1883). *Sorex* (HUBRECHT 1894). *Tupaia* (HUBRECHT 1895 a). *Rodentia simplicidentata* (SELENKA 1883, 1884 enz.)²⁾. *Rodentia duplicidentata* (ASSHETON 1894 enz.). *Sus* (ASSHETON 1899 b, A. W.

1) Vergelijk: Ist die Aehnlichkeit des Prozesses der Keimfeld-entypie bei Primaten und etlichen Säugetieren einleuchtend, so entsteht die Frage, wie dieselbe bei verschiedenen Tiergruppen und unabhängig von einander zu Stande kommen konnte. Alle bisherigen Versuche einer Erklärung sind gescheitert, SELENKA 1900 p. 204.

2) Zooals bekend komt bij de simplicidentate Rodentia naast (en na) het archamnion een secundaire trofoblast-instulping voor (= falsche Amnionhöhle, SELENKA). Zie voor de groote individueele verschillen bij het ontstaan daarvan SOBOTTA 1902, p. 296.

WEYSSE 1894). *Ovis* (ASSHETON 1899 a). GULDBERG (GULDBERG and NANSEN 1894) beschreef bij een jonge kiemblaas van *Lagenorhynchus* een zeer klein gesloten amnion. Het enorme exocoeloom en kleine omphalon maken eene vergelijking met *Primates* mogelijk, zoodat het niet onwaarschijnlijk is, dat hier archamniongenese voorkomt. Hetzelfde kan worden gezegd van *Tragulid* (SELENKA 1891). SELENKA 1887 beschreef bij *Didelphys* en teekende op Taf. XVII, fig. 11 een zoogenaamd gastrulastadium. Waarschijnlijker evenwel is het, dat de »entodermmassa» en »gastrula-instulping» niets anders zijn dan het geëntypeerde kiemveld en de archamnionporus. Aan de peripherie begint op fig. 11 de vorming van hypoblast, op eene manier die denken doet aan de hypoblastvorming van *Tupaia*. Op Taf. XVIII, fig. 2 is een doorsnede afgebeeld door een iets ouder kiemblaas. Opmerkelijk genoeg is de indeuking hier verdwenen, terwijl op het nog oudere stadium, afgebeeld op Taf. XVIII, fig. 3, 4, een nieuwe porus is opgetreden, die, naar mijne meening, de eigenlijke blastoporus is. Hier komt bij, dat nu eerst een eigenlijk kiemschild is gevormd, dat op de jongere stadiën nog ontbreekt, — de kiemblaas is plotseling veel grooter geworden, de oorspronkelijk kubische trofoblastcellen zijn afgeplat. Deze feiten wijzen er op, dat de eerste instulping van andere aard is dan de tweede, en niets anders kan zijn dan de archamnion-instulping, die vóór de vorming der blastoporus en van het kiemschild op de eene of andere manier verdwijnt. HUBRECHT 1895 p. 16, 1902 p. 55 noot, beschouwde de enkele cel op Taf. XVII fig. 10 in het midden van de kiemblaas gelegen als archamnionaanleg of embryonale knobbel.

Bij *Monotremen* beschreven SEMON 1894, Pl. IX, fig. 32, 34 zoowel als CALDWELL 1887, Pl. 31, fig. 4 (*Echidna* en *Ornithorhynchus*) een archamniale knobbel, die slechts korten tijd bestaat, zoodat het epiblast ter plaatse weer eenlagig wordt, waarna, als bij de *Marsupialia*, de gastrulatie begint (SEMON l. c. p. 69). De grens tusschen deze archamnion-instulping en de dooier is opvallend scherp, wat ons niet verwonderen kan, omdat SEMON (contra CALDWELL) uitdrukkelijk beweert, dat de ingestulpte massa niets met hypoblast te maken heeft (cf. HUBRECHT 1895, p. 46).

3. Archamnionhals

De *hechtsteel der Primaten*, door HIS minder juist buiksteel genoemd (ze ontstaat dorsaal) is door HIS 1880, p. 169, 1882, p. 33, 1885, p. 223, MEHNERT 1894, MARCHAND 1902, enz. beschouwd als amnionnavelstreng ontstaan door onvolledige afsluiting van amnionplooiën — die nog nooit bij Anthropoïden en Simiae zijn gezien. KOELLIKER 1879, p. 140, p. 367, beschouwt de hechtsteel als uitgroeiing der allantoïis, die dus primitief vrij moet geweest zijn, — wat eveneens in strijd is met de waarneming. HUBRECHT 1889, p. 372, 1902, p. 63 vat de hechtsteel op als caudale mesoblaststreng, die tot functie heeft de vroege vascularisatie van het chorion. De gedeeltelijke juistheid dezer meening zal in Hst. V worden verdedigd.

De hechtsteel is van den aanvang af aanwezig als verbinding van het geentypeerde kiemveld met de trofoblast. Het jongste menschenembryo *v. H.*, door VON SPEE 1896 beschreven, had reeds een zeer klein (arch)amnion door de hechtsteel verbonden met de trofoblast. Dit bracht hem op de gedachte „dass das Amnion des Menschen innerhalb des Bereichs einer Art Invagination der Keimhaut, wie bei Tieren mit vorübergehenden sog. scheinbarer Keimblattumkehr sich bildet” (l. c. p. 15). F. MALL, die eerst (1893) eene andere theorie voor de amniogenese bij Homo had opgesteld, verklaarde later het object, waarop hij die conclusies had gegrond voor pathologisch en sloot zich aan bij de VON SPEE'sche opvatting, (F. MALL 1900, p. 4¹). Zie ook GIACOMINI 1898).

Voor deze VON SPEE'sche opvatting pleit ook het voorkomen van rudimenten van een archamnionkanaal in de hechtsteel van *Primaten* enz. (zie p. 63) en de eerst dorsale plaats van de hechtsteel (zie o. a. SELENKA 1900, p. 179). Door sterke eenzijdige groei wordt de hechtsteel meer en meer buikstandig om ten slotte uittegroeien tot de navelstreng. *De navelstreng is dus de in functie en*

1) F. P. MALL 1900, p. 25 en vv. en fig. 14—27 geeft een uitvoerige bespreking van de communicatie tusschen amnion en coclooom, die vrij algemeen bij abnormale embryonen schijnt voor te komen.

bouw sterk gemodificeerde archamnionhals. Dat de hechtsteel een orgaan sui generis is en meer dan een ontogenetische ontwikkelings-trap van de navelstreng wordt o. a. ook waarschijnlijk, door de waarneming, waarop VON SPEE 1896, met nadruk wees, dat de hechtsteel van zijn beide embryonen *v. H.* en *Gle.* die onderling vrij sterk verschillen, bijna naar vorm en grootte gelijk is. Hij zegt dan ook, dat de hechtsteel al zeer vroeg de vorm moet gekregen hebben, zooals die gevonden wordt bij embryo *v. H.*, om dan een ruststadium door te maken en eerst tegen de tijd van vorming der eerste oorwervels eene nieuwe ontwikkelingsphase in te gaan, waarbij de hechtsteel overgaat in de buikstandige navelstreng. Wij zouden met Roux de eerste periode kunnen noemen de periode van de zelfstandige (overgeërfde) aanleg der organen en de tweede, de periode van het functioneele leven. (Roux 1896, I, p. 311, 348; II, p. 281).

Tarsius is voor deze kwestie geen geschikt object, door dat het mesocyst is en al heel vroeg het archamnion oplost.

Zoo opvallend als bij de *Primates* vinden wij de archamnionhals nergens meer terug, voornamelijk, omdat de verschillende processen die in de stamontwikkeling later optreden het beeld onduidelijk maken. Als zoodanig noem ik 1° de afsnoering van het archamnion, 2° de oplossing van het archamnion.

4. Afsnoering van het archamnion

De primitieve samenhang van archamnion en trofoblast door de archamnionhals is bij de meeste *Placentalia* verdwenen. Bij hoogst enkele als *Erinaceus* (HUBRECHT 1889 en 1895) en misschien enkele *Rodentia* blijft de histologische eenheid, zij het ook zonder vorming van een duidelijke hechtsteel als bij de *Primates* bewaard. Bij andere dieren schijnt de afsplitsing al te gebeuren in het moru-lastadium, in elk geval vindt men op latere stadien dan toch een scherpe grens tusschen de trofoblastcellen en de cellen van de archamnionmassa. Het schijnt evenwel, dat groote individueele verschillen hierbij te constateeren zijn, zoo vond ASSHETON 1899a

(fig. 8, 13—16, p. 215) bij het schaap, HUBRECHT 1902, p. 11, bij *Tarsius* de afsplitsing nu eens duidelijker, dan onduidelijker. Bij de *Muridae* vonden JENKINSON 1900, Pl. VI, p. 64, SELENKA 1883, 1884, Taf. XIV afsplitsing, daarentegen histologisch verband: SELENKA 1884, Taf. XV; DUVAL 1892, fig. 73—80, 83, 84 en SOBOTTA 1902¹). Eene uitvoerige bespreking van deze kwestie gaf R. ASSHETON 1891 a, p. 231—238. Bij *Cavia*, *Pteropus* enz. komt, zooals bekend is, een scheiding al vroeg voor.

De beteekenis van deze afsnoering is mij niet duidelijk geworden. Wanneer bij vormen met een hechtsteel deze afsnoering op jonge stadiën niet voorkomen, zou men geneigd zijn, hierin eene cenogenetische vervroeging te zien van de afsnoering van het amnion, die bij *Erinaceus* en *Microchiroptera* eerst veel later gebeurt²). Hiertegen is evenwel ook te opponeeren, dat ook bij *Microchiroptera* eene tijdelijke afsnoering voorkomt (v. BENEDEN 1899) evenals bij *Primates* (HUBRECHT 1902). Zooals bekend is, duidde HUBRECHT 1895 de afsnoering op een andere manier die evenwel in andere opzichten moeielijkheden oplevert. Zijne trofoblasttheorie is niet in staat eene elegante verklaring van de placenta- navel en de archamnionhals, het allantoïsmesoblast enz. te geven.

5. Oplossing van het archamnion

Een tweede meer cenogenetisch verschijnsel der embryogenese, dat hier besproken moet worden, duid ik met bovengenoemde naam aan. De archamnionmassa verdwijnt als zoodanig — op zeer verschillende manier — zoodat het kiemveld weer komt te liggen aan het vrije oppervlakte van de kiemblaas (en dus niet meer geëntypeerd is).

1) SOBOTTA 1902, p. 309, polemiseert tegen Selenka en Jenkinson. Hij beschouwt de spleet tusschen trofoblast en archamnion als artefact. Zelfs schrijft hij evenwel: „Ich selbst habe Spalten an weniger gut conservirten Präparaten dieses Stadium gesehen, solche aber sofort von der Beurtheilung ausgeschaltet“ (p. 310). Wat erg gemakkelijk is. Voorzichtiger lijkt het mij, voorloopig, aan te nemen, dat beide gevallen kunnen voorkomen, wat niet in strijd is met de hier ontwikkelde theorie.

2) VAN BENEDEN 1899, beweert contra DUVAL 1895 en van der STRICHT 1899, dat bij *Microchiroptera*, geen afsnoering van het archamnion voorkomt.

Om de meer afwijkende vormen te begrijpen zullen wij eerst de oplossing van het archamnion bij de *Muridae* bespreken, die ik beschouw als te staan dicht bij de vormen met intact archamnion. Bij alle *Muridae* zien wij op een ver gevorderd stadium eene ruime communicatie van het archamnion naar buiten, terwijl ten minste sporen van eene afsnoering op jongere stadiën algemeen zijn, (men vergelijkte SELENKA 1883, 1884 v., SOBOTTA 1902, JENKINSON 1900, DUVAL 1892). Dit maakt het m. i. onmogelijk deze porus op te vatten als archamnionkanaal. Ik meen hierin te moeten zien een *heropening van het archamnion naar buiten*, dus een oplossing van het archamnion. De verschillen, die SELENKA l. c. aangeeft en teekent voor verschillende soorten komen vermoedelijk voor als individueele verschillen bij elke soort, (zie SOBOTTA 1902 p. 296 met 6 textfiguren).

Deze heropening van het archamnion naar buiten door verwijding van het zij het slechts virtueel aanwezige archamnionkanaal geschiedt bij Tupaia op een overeenkomstige manier door openklappen van de archamnionmassa (HUBRECHT 1895, fig. 66¹).

Bij alle andere tot nu toe bekende vormen is deze heropening cenogenetisch versneld door degeneratie van de meer perifeer gelegen cellen van het archamnion, zoo b.v. bij *Tarsius* (HUBRECHT 1862), *Sorex* (HUBRECHT 1899 fig. 26), *Talpa* (HEAPE 1883), *Lepus* (ASSHETON 1894 enz.), *Sus* (A. W. WEYSSE 1894, ASSHETON 1899 b), *Ovis* (ASSHETON 1898). Het is hierbij van minder belang of deze degeneratie verloopt op de wijze der *Leporina* en *Sorex*, met vorming van een Raubersche deklaag of op andere manier. VAN BENEDEN 1899 p. 305 geeft o. a. een exposé van de verschillende vormen van oplossing.

Dit feit van de heropening van het archamnion, van het terugklappen van het geëntypeerde kiemveld bewijst dat de entypie meer is dan een eenvoudig voorstadium, of eene vervroeging van de amniogenese, zooals VAN BENEDEN en JULIN 1884 meenden.

1) Bij Monotremen en Marsupialia zijn de oplossingsstadiën van het archamnion nog niet gevonden. Vermoedelijk geschiedt de oplossing ook hier op de meest primitieve manier door verwijding van de archamnionhals.

Na heropening geschiedt de vorming van het (neo-)amnion door plooivorming, die verder hier niet besproken behoeft te worden, ik verwijs hiervoor voornamelijk naar de onderzoekingen van SCHAUINSLAND 1902 en zijne nog niet verschenen publicatie over de ontwikkelingsgeschiedenis van Reptilen in de *Zoologica*, geneeerd als te zijn verschenen in 1901, alwaar hij aantoonst, dat de ringvormige plooi, zonder differentiatie in kop-, zij- en staartplooi, de meest primitieve is¹⁾. Ik heb deze amnionvorming door plooiën, na heropening (resp. oplossing) van het archamnion reeds *neo-amniogenese* genoemd, en de amnionvorming direct uit het archamnion, *archamniogenese*.

6. Archamnionkanaal

Een archamnionkanaal is onder verschillende namen beschreven bij zeer uiteenlopende dieren.

A. *Rudimenten*. Bij *Primates* is herhaalde malen een buis in de hechtsteel geconstateerd, die soms naar buiten opende. Algemeen werd bovendien in de nabijheid van de hechtsteel bij de *Primates* een tuitvormige verlenging van het amnion naar de trofoblast gevonden, zie b.v. ETERNOD 1899 p. 183, fig. 1, 4. SELENKA l. c. enz. Dit orgaan, dat door de auteurs meestal gehouden werd voor een homologon van de amniontrechter en de amnionnavelstreng (MEHNERT 1894, MARCHAND 1902), die algemeen in de neo-amniogenese wordt gevonden, is niet anders op te vatten dan als archamnionkanaal, omdat bij de *Primates* geen amnionvorming met plooiën aangenomen mag worden (zie boven). Bovendien is het kanaal dikwijls met een meerlagig epithelium bekleed, dat aan de buitenkant plasmodiaal is, wat dus als eene rudimentaire ectoplacenta is op te vatten.

MARCHAND 1902, TAUSSIG 1902 (?) beschreven dit kanaal bij normale menschenembryonen; VALENTI 1892, LACCHI 1892 bij abnor-

1) Zie ook bij *Tarsius* (HUBRECHT 1902, Pl. X). Daar *Tarsius* de eerste vorm in de rij der *Primates* is met opgelost archamnion, is het in overeenstemming met de theorie van SCHAUINSLAND, dat hier, waar een primitieve amniogenese door plooivorming mag verwacht worden, de plooi alzijdig verloopt, zonder differentiatie.

male. SELENKA 1900, fig. 22, 23, bij *Hyllobates* l. c. pag. 191, fig. g; Taf. XI, fig. A, B, bij *Semnopithecus* 1903 p. 340, fig. 9, bij *Cereocebus* (de fraaiste afbeelding!) ¹⁾. Zie verder p. 58.

Bij *Opossum* teekent SELENKA 1887 eene instulping in eene celmassa die op p. 57 reeds opgevat is als archamnion.

B. Eene tweede groep verschijnselen, die tot nu toe raadselachtig bleven, vinden in deze theorie eene gemakkelijke verklaring. Ik meen de *placentanavel* en de *perforate (cricoïde) placenta*. In de archplacenta was de (arch)allantoïs ringvormig gelegen om de archamnionhals. Dit is bewaard gebleven bij sommige vormen met vrije allantoïs, als virtueel geworden doorboring der allantoïs, alwaar geen villi worden gevormd, dus geen allantoïde placenta. Natuurlijk ontstaat zodoende te dier plaatse een put, die dieper wordt naarmate de allantoïde placenta er om heen centripetaal in dikte toeneemt. De rijpe allantoïde placenta is dan aldaar doorboord, al wordt de doorboring aan de periferie ook overdekt door de analantoïde ectoplacenta, (ongemodificeerde ectoplacenta, deciduofracten enz.), zooals bij de egel het geval is (en vermoedelijk ook bij de anderen). Bij de egel is deze doorboring op een zeker stadium (begin van het euplacentaire stadium) algemeen en goed zichtbaar (RESINK 1902, fig. 7—10) later wordt deze z.g. placentanavel door placentaweefsel overwoekerd, is evenwel gewoonlijk op de doorsnede nog te zien (maar dan opgevuld met ongemodificeerd ectoplacentair weefsel) zie RESINK 1902, fig. 15. STRAHL 1901—1902 beschreef bij *Centetes* een placenta perforata als nieuwe placenta-vorm, die vermoedelijk op dezelfde wijze is ontstaan. Ook hier schijnt evenals bij *Erinaceus* op oudere stadiën de doorboring te verdwijnen, zooals mij aan materiaal uit het Utrechtsche museum bleek. Vermoedelijk zal ook hier buiten de placenta als eene

1) Bij *Tarsius* maakte prof. Hubrecht mij attent op een eigenaardige epiblast-instulping in de hechtsteel, die hij nog niet had beschreven, maar die hij reeds met de Selenka'sche buis in de hechtsteel der Primaten vergeleken had. Binnen kort hoop ik dit orgaan uitvoerig te beschrijven. De opvatting van prof. Hubrecht schijnt mij minder juist. In verband met het bovenstaande acht ik deze voorloopige opmerking hier op zijn plaats. Voor mijne interpretatie verwijs ik naar de afzonderlijke publicatie.

samenhangende laag, anallantoïde ectoplacentaweefsel voorkomen, die dus ook de doorboring perifeer overbrugt, evenals ik vond bij *Erinaceus*, daar de fijnere bouw van de placenta van *Centetes* in alle hoofdzaken met die van *Erinaceus* overeenstemt. CHAPMAN 1901 beschreef als cricoïde placenta iets dergelijks bij *Dasypus sexcinctus*. Daar hij geen histologische details gaf, moet zijne mededeeling (bovendien maar op één exemplaar gegrond) dat de placenta indeciduaat is met de noodige reserve opgenomen worden.

DUVAL 1892 p. 533 beschreef als »excavation centrale du placenta" bij *Cavia* als »une partie de l'ectoplacenta primitif, qui n'a pas évolué en plasmode remanié et qui ne subit que des transformations regressives" (zie fig. 238, 245, 254 enz.).

Een nauwkeurig onderzoek dient nog uit te maken of hiertoe ook moet worden gerekend de placenta van *Tarsius* (HUBRECHT 1898) en *Mustela* (STRAHL 1896, 1902). OWEN 1857 en 1868 III, p. 74, fig. 577 beschrijft de placenta van de olifant als »partially divided by opposite constriction into two moieties". Is ook dit een placentanavel?

MITSUKURI 1890 beschrijft hij *Clemmys japonica* eene eigenaardige groeve in de allantoïis, waarvan hem de beteekenis duister bleef. Op fig. 12 teekent hij een »simple incision" van de allantoïis, in de nabijheid van de amnionnavel (sero-amniotic connection).

»In still later stages the (simple incision) is much the deeper »of the two and becomes quite conspicuous (Figs 68, 71). I am »unable to see any necessity for the existence of this incision. »It appears to be a congenitally acquired character" (p. 23).

Bij *Trionyx* beschrijft hij niets van dien aard, evenmin MEHNERT 1894 bij *Emys lutaria*. Naar plaats en bouw meen ik deze »simple incision" van de allantoïis op te vatten als een rudiment van de archplacentaire doorboring der allantoïis.

Mocht deze interpretatie juist zijn, dan is bewezen, dat bij Reptiliën een archamnion voorkomt. Misschien dat een nauwkeurig onderzoek van in dit opzicht primitieve vormen (b.v. *Chamaeleo*) rudimenten van een archamnion aan het licht brengen, b.v. in den vorm, zooals SEMON die vond bij *Monotremen* en SELENKA

bij *Marsupialia*. De zeer aberrante vogels geven in dit opzicht vermoedelijk minder dankbare objecten.

7. Amnion woekeringen

Sinds lang zijn woekeringen van het Amnionepithelium bij verschillende dieren beschreven zoo bij *Homo* (KOELLIKER 1879 p. 769 enz.). *Manis* (ANDERSON 1878). *Cetaceen*¹⁾ (GULDBERG and NANSEN 1894. ANDERSON 1898, TURNER 1872 enz.). *Ungulaten* (BONNET 1889 a; TURNER 1876 a p. 24 enz.). *Proboscidea* (OWEN 1857, 1868 III p. 741). *Monotremen* (SEMON 1895). Men kan dus zeggen dat woekeringen van het amnion-epithelium een algemeen voorkomend verschijnsel is. Ik kan deze woekeringen moeielijk anders beschouwen dan als ectoplacenta-rudimenten. Het voorkomen bij *Homo* die een archamniogenese heeft naast indeciduaten als *Ungulaten* en *Monotremen* wijst er op, dat het neo-amnion, hoe ook ontstaan, over de gansche groep der Amnioten homoloog is, wat geheel in overeenstemming is met de hier ontwikkelde theorieën.

Ten slotte wijs ik er op ook aan het einde van dit hoofdstuk, dat de archamniogenese alleen bij microcysten voorkomt, en dat bij mesocysten (exc. *Simiae*) en macrocysten de rudimenten van een archamnion vroeg verdwijnen. Zoo komt b.v. bij *Cavia* archamniogenese voor (*Cavia* heeft een placentanavel!), bij *Muridae* vonden wij een overgang naar oplossing van het archamnion, d.w.z. een overgang naar de neo-amniogenese — en bij de mesocysten *Leporinen* komt een typische neo-amniogenese voor. Weer één bewijs, dat de macrocysten van microcysten afstammen.

V. Archallantoïs

1. Allantoïszak en Allantoïsmesoblast

Het zijn voornamelijk twee opvattingen die in allerlei schakeeringen terugkeeren bij de verschillende auteurs, die over de phy-

1) Deze woekeringen ontbreken bij *Phocacna* en *Lagenorhynchus*, ze komen voor bij *Orea*, *Orcella* en *Platanista*.

logenese van de allantoïs beschouwingen ten beste gaven. De eene, oudste en meest gangbare theorie, vat de allantoïs op als uitstulping van de oerdarm, die dient als urinehouder tijdens het intrauterine leven van de vrucht, naar de andere theorie is de allantoïs eene mesoblastwoekering, waarin later een darmuitstulping verschijnt. (cf. HUBRECHT 1889 en 1902).

In werkelijkheid zijn beide theoricën m. i. gedeeltelijk juist, omdat onder allantoïs twee organen verstaan worden, die een verschillende phylogenetische oorsprong hebben: eene uitstulping van het hypoblast, en eene mesodermwoekering. Ik onderscheid beide organen als *allantoïszak* en *allantoïsmesoblast*. De pogingen meer dan eens herhaald, om alle vormen, die als allantoïs beschreven zijn, terug te brengen tot de allantoïszak acht ik niet geslaagd. Het van de zak zelfstandig bestaan van de woekering blijkt hieruit, dat de allantoïs zich haast zonder uitzondering aanlegt als solide mesoblastwoekering achter de primitiefstreep; dat bij primitieve vormen als *Primates* s. str., *simplicidentate Rodentia* enz. de zak rudimentair blijft en de woekering enorm groot is; dat de micrallantoïs (die voornamelijk uit mesoblast bestaat) zich eerder aanlegt dan de macrallantoïs (die een ruime zak vormt), terwijl de *Micrallantoïdea* ook om andere redenen primitiever moeten geacht worden dan de *Macrallantoïdea* ¹).

Wanneer deze meening juist is en de micrallantoïs primitiever is dan de macrallantoïs, dan moet de rudimentaire allantoïszak der *Micrallantoïdea* worden beschouwd als de oorsprong van de enorme zak der *Macrallantoïdea*. Dit is geheel in overeenstemming met de HUBRECHTSche beschouwingen omtrent de allantoïszak (HUBRECHT 1902 p. 63), waarnaar ik verwijs voor dit orgaan, waarvan het mij niet mogelijk is het prototype aan te wijzen in de organisatie van het archembryo, en dat dus reeds, naar mijne meening, in het archembryo een even raadselachtig rudiment is, als in het micrallantoïde neo-embryo. De oorsprong van de allantoïszak moeten wij dus met HUBRECHT zoeken in nog oudere typen.

¹) De micrallantoïdea zijn b. o. multipaar, de macrallantoïdea unipaar (cf. FLEISCHMANN l. c. p. 70).

2. Archallantoïs-theorie

Voor het allantoïsmesoblast is het daarentegen niet moeilijk een oorsprong te vinden in het archembryo. Ik zal ook hier, om vormelijke redenen, de theorie aan de feiten doen voorafgaan.

De reconstructie van het archembryo is nu gevorderd tot het inzicht, dat het archembryo eene kleine blaas is, omgeven met een machtige ectoplacentaire woekering van de trofoblast en aan de embryonale pool tot een archamnion ingestulpt. Na de vasthechting, wijzigde zich de voedselopname en dus de geheele fysiologie en hiermede het geheele organisme. In het vrijlevende stadium werd door de ectoplacenta de stofwisseling met de buitenwereld bewerkt. In den aanvang van het vastgehechte stadium, in de inleiding *Archplacentaire stadium* genoemd, kwam in de plaats van de verwerking van uterinevochten enz. door de ectoplacenta de opname van voeding en zuurstof uit het moederlijke bloed. Deze opname (en excretie) geschiedde door diffusie naar en van het embryonale bloed. Dit maakte eene rijkere vascularisatie noodig van het mesoblast van de archamnionhals en van het chorion in de omgeving van het archamnionkanaal, omdat de vasthechting dáár ter plaatse geschiedt. Deze rijkere vascularisatie en deze speciale functie leidde tot differentiatie van dit gedeelte van het mesoblast uit het in het archembryo nog homogene mesoblast en dit aldus gespecialiseerde deel noem ik *Archallantoïs*. De archallantoïs heeft dus niets te maken met de allantoïszak, haar ontstaan is te verklaren onafhankelijk van ieder ander orgaan als verbijzondering van het mesoblast, door verbijzondering van de functie daarvan.

Hier uit volgt, dat de archallantoïs eerst in het archplacentaire stadium is ontstaan.

Op een nog niet te verklaren manier treedt de archallantoïs met de allantoïszak in verbinding, die in de phylogenetische gang weer meer van belang wordt voor het organisme, doordat de allantoïszak, die naar alle waarschijnlijkheid in het archembryo en in de archplacenta een rudimentair, voor het organisme waarde-

loos orgaan is ¹⁾, in de neo-placenta de functie krijgt van urinehouder. De zak wordt hierbij grooter. Tegelijk verdwijnt de archallantoïs in de indeciduate neo-placenta omdat de functie die haar deed ontsaan uit de fysiologie van het embryo is verdwenen, zoodat ten slotte een orgaan resulteert, dat weinig meer gelijkt op de micrallantoïs der archplacentaire periode en dat dan ook als macrallantoïs onderscheiden moet worden. Het is voorloopig niet mogelijk om met alle zekerheid de oorzaak aan te geven die de micrallantoïs deed veranderen in de macrallantoïs, misschien moet de verklaring worden gezocht in de wijziging der excretorische functies bij het indeciduaat worden der kiemblaas. De diffusie van afgewerkte stoffen en de geregelde afvoer daarvan door het moederlijk bloed kon niet meer plaats grijpen, de uitscheiding naar het uteruslumen is minder krachtig, zoodat een urinehouder noodig werd.

Ik besluit dit theoretisch exposé met de opmerking, dat uit de opvatting van de archallantoïs als orgaan, dat zich eerst in de archplacentaire periode heeft gevormd, en nog niet aanwezig was in het archembryo, — volgt, dat alle Indeciduatē, ook vogels en kruipende dieren, die een macrallantoïs hebben, deze archplacentaire periode in de phylogenese moeten hebben, doorge-maakt, d. w. z. dat alle *Allantoïdea* (ook de dooierhoudende) *primitief Placentalia* zijn geweest, omdat de macrallantoïs wel verklaard kon worden uit de micrallantoïs, maar niet omgekeerd. Ook hier komen wij dus weer vanzelf tot de conclusie, waartoe ieder der voorafgaande hoofdstukken heeft geleid.

3. Feiten

Uit de opvatting dat de archallantoïs niets anders is dan het mesoblast van de archamnionhals en aangrenzend chorion volgt, dat primitief de archallantoïs het geheele (arch)amnion omgaf. Dit nu wordt nog gerecapituleerd bij *Primates* VON SPREE 1896 beschrijft de (arch)allantoïs van zijn beroemd embryo *v. H.* als volgt:

1) HUBRECHT 1902 p. 63 zoekt eene functie voor de allantoïszak in de vorming van mesoblast. Ook hij beschouwt het allantoïsmesoblast als een orgaan voor de vascularisatie van het trofoblast (l.c.).

»Ein compacter aus Mesoblast bestehender Strang (Fig. 1 b), »der von der Mesodermbekleidung des Dottersacks aus, fast $\frac{3}{4}$ »des Amnion, das wie in ihn hineinversenkt erscheint, umgrei- »fend, in das Chorion übergeht'' (l.c. p. 5).

Zijn embryo *Gle.* (VON SPEE 1889) vertoont eene (arch)allantoïs, die in mindere mate één is met het amnion, doordat het amnion cranial is uitgezakt en het caudale gedeelte in den groei achter blijft (VON SPEE 1896 pag. 12). Dit verschil tusschen voor en achter, dat leidt tot eene steeds duidelijker emancipatie van de (arch)allantoïs (= hechtsteel), wordt met de ontwikkeling steeds grooter.

Is een keer aan oudere embryonen dit proces geconstateerd, dan mogen wij aannemen, dat op nog jongere stadiën, dan VON SPEE's embryo v. *H.* de (arch)allantoïs in nog meerdere mate het (arch)amnion omgeeft. Men mag dus aannemen dat de jongste *Anthropoiden-embryonen* bijna zuiver het archembryo recapitulereen, tenminste aan de embryonale pool.

Bij *Simiae* vond SELENKA 1891, 1892, 1900 eveneens eene omhulling van het amnion. De eenige Primate, waarvan de jongste stadiën zijn onderzocht, *Tarsius*, kan ons in dit opzicht weinig verder helpen, omdat hier een amniogenese door plooiën voorkomt.

Bij simplicidentate *Rodentia* groeit de (arch)allantoïs als eene vrije massieve mesoblastknobbel uit het caudale einde van de embryonale kiem naar de trofoblast, alleen in het begin is een samenhang met het (arch)amnion te constateeren. Op latere stadiën krijgt evenwel het amnion eene mesoblastbekleeding van uit de archallantoïs door »Wanderzellen'' wat m. i. wijst op de primitieve samenhang tusschen beide organen (SELENKA 1884 Taf. XVI fig. 61, 68, 74, 75 enz.).

Bovendien wordt algemeen bij *Rodentia* enz. eene vergroeiing van allantoïs en amnion op latere stadiën gevonden (zie b.v. van *Lepus*, STRAHL 1902, fig. 127, DUVAL 1892, *Cavia*, DUVAL 1892).

Verder wordt de primitieve eenheid van (arch)allantoïs en trofoblast waarschijnlijk gemaakt door het veel voorkomende verschijnsel, dat het chorion van uit de allantoïs perifeerwaarts een

eind weegs gevasculariseerd wordt (zie b.v. bij Roofdieren en *Pinnipedia* DUVAL 1895 p. 352, TURNER 1875, *Cheiropteren* VAN BENEDEN en JULIN 1884, *Monotremen* SEMON 1894 p. 24).

»Ueberall», schrijft KEIBEL 1890 p. 265, »pflegt sich die Bildung der Allantoïs durch Mesodermwucherung einzuleiten, ehe die entodermale Ausstülpung beginnt. Bei Säugern, auch solche ohne Keimblätterumkehr, pflegt sich diese Mesodermwucherung auf das Amnion zu erstrecken und sich erst nachträglich von demselben abzugrenzen».

VI. Archomphalon

Het laatste orgaan dat in dit verband moet worden besproken is de »dooierzak». Daar deze naam evenwel implicite de leer inhoudt, dat de alecithale kiemblaas der *Placentalia* afstamt van lecithale oervormen, zal ik in de plaats van dooierzak de term *omphalon* gebruiken, die reeds herhaalde malen in samenstellingen voorkomt (omphaloïde placenta, omphalopleura). Wij moeten ons dus weer de vraag stellen naar den bouw van het omphalon van het archembryo, dat ik als *archomphalon* zal onderscheiden van het gewijzigde neo-omphalon, dat bij vele recente Allantoïdea voorkomt.

Twee theorieën zijn hier mogelijk. De eene theorie gaat uit van het omphalon der *Primates*, met een alzijdige goed ontwikkelde area vasculosa, omgeven door een enorm exocoeloom; de tweede theorie neemt het groote omphalon van andere Allantoïdea als primitief. Ik noem het eerste *micromphalon*, het laatste *macromphalon*.

Voor de eerste theorie pleit het feit, dat sporen van degeneratie bij het micromphalon, tenminste op jonge stadiën niet te vinden zijn, en pleit het primitieve karakter der *Primates*-kiemblaas.

Voor de tweede theorie, die m. i. de meest waarschijnlijke is, pleit het feit, dat

1°. ook het micromphalon als macromphalon wordt aangelegd; dat dus het exocoeloom in de ontogenese vrij laat ontstaat. Bij *Tarsius* (HUBRECHT 1902) moge men hierover in twijfel zijn, de

Ungulaten zijn in dit opzicht bewijzend (BONNET 1889a, 1889b, ASSHETON 1899a, 1899b, WEYSSE 1895. Van de andere micromphaloïdea ontbreken voldoende gegevens. Het jongste stadium van Cetaceen (*Lagenorhynchus*) door GULDBERG beschreven (GULDBERG and NANSEN 1894), vertoont reeds een enorm exocoeloom en een kleine dooierzak.

2°. bij enkele macromphaloïdea eene zeer rudimentaire omphaloïde »placenta» voorkomt (*Insectivoren*, *Marsupialia*, enkele *Reptilia* cf. GIACOMINI, MINGAZINI, HAACKE, enz.), die eerder optreedt dan de allantoïde en meestal spoedig verdwijnt.

De rudimentaire area vasculosa is niet een bewijs, dat het macromphalon secundair is, omdat de geheele anti-embryonale pool van de kiemblaas een tendenz heeft te degenereren (*Rodentia!*).

Met de feitenkennis, die voor het oogenblik ter beschikking is, kunnen wij met vrij groote waarschijnlijkheid aannemen, dat dus in het archembryo een omphalon voorkwam, dat de geheele holte van de kiemblaas opvult, en met eene alzijdige area vasculosa bedekt is, die functioneert als omphaloïde placenta en dient voor de opname en afscheiding van stof- en gaswisselingsproducten naar de ectoplacenta, die, zooals bewezen is, eveneens alzijdig moet zijn.

Uit dit primitieve type hebben zich twee rijen ontwikkelt.

In de *macromphaloïde rij* blijft de relatieve grootte van het omphalon bewaard, alleen begint de anti-embryonale pool, en vooral de area vasculosa te degenereren¹⁾. Een begin van deze degeneratie vertoonen de *Insectivoren*, waar nog geen randsinus wordt gevonden. Bij *Carnivoren* is de eerste aanleg te zien van een randsinus in de vorm van dicht opeengedrongen bloedvaten, dit proces vindt zijn slot in het optreden van een typische randsinus (cf. HUBRECHT 1889, p. 302). Wat J. P. HILL 1898, p. 396 en SEMON 1895 beschrijven resp. als bilaminaire omphalopleura en

1) Deze tendenz tot degeneratie der area vasculosa aan de anti-embryonale pool is misschien zelfs bij Primaten waar te nemen, alwaar de area vasculosa het eerste in de nabijheid van het embryo zich vormt, zoo b.v. bij *Tarsius*, *Homo* evenals dat het geval is bij *Insectivoren*, *Carnivoren* enz.

prokalymma is het begin van degeneratie van het omphalon aan de anti-embryonale pool. (cf. BONNET 1889 a).

In de *micromphaloïde rij* wordt de relatieve grootte van het omphalon hoe langer hoe kleiner. De nutritorische (en excretorische) functie als omphaloïde placenta treedt op den achtergrond, de haemopoietische functie op den voorgrond (cf. VON SPEE 1896b, HUBRECHT 1902, p. 65). Embryo en chorion werden gevasculariseerd van uit de area vasculosa van het omphalon.

Tot de macromphaloïdea hooren *Insectivoren, Carnivoren, Rodentia, Manis, Marsupialia, Monotremen, Vogels, Reptiliën*.

Tot de micromphaloïdea, *Primates, Cetacea, Ungulaten*.

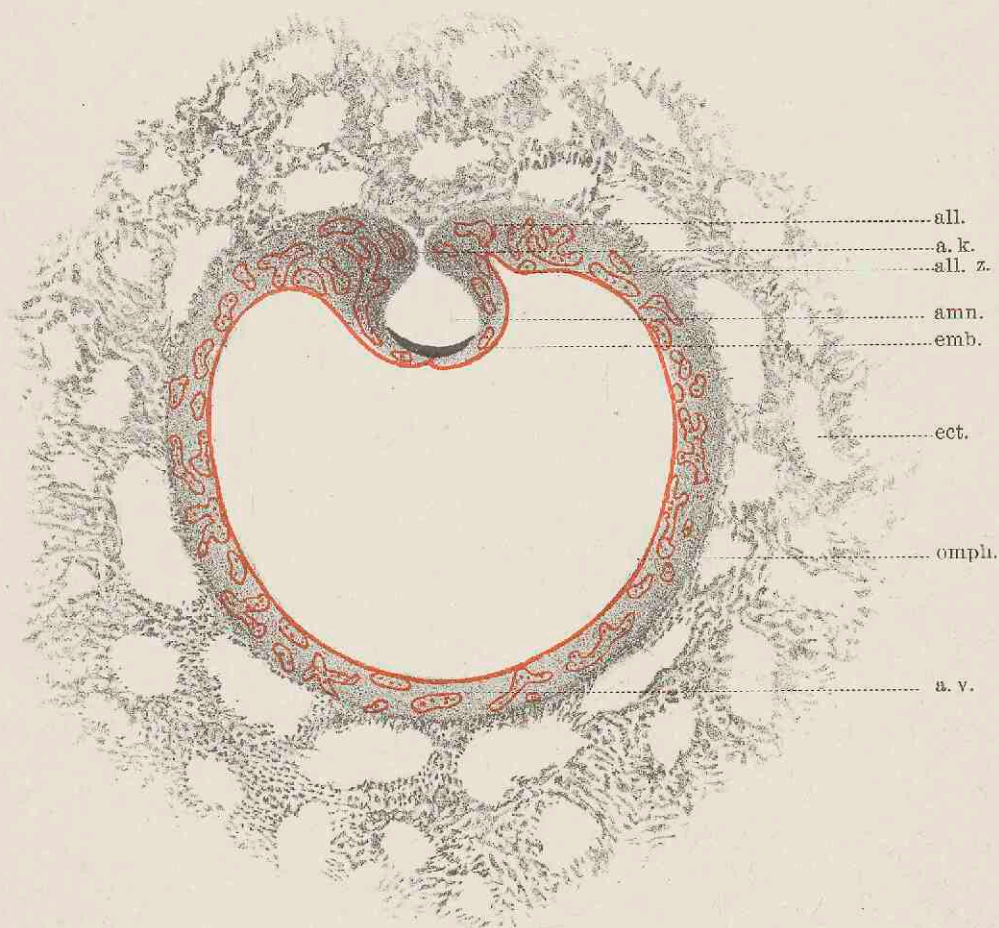
Reeds herhaalde malen is in de voorafgaande hoofdstukken er op gewezen, dat de lecithale kiemblaas secundair is bij de Allantoïdea. Een vergelijkend onderzoek naar de area vasculosa geeft hieraan een krachtige steun. De *primaire area vasculosa* van Vogels en Reptiliën, komt geheel overeen met de area vasculosa der Zoogdieren, terwijl de later zich vormende *secundaire* daarvan afwijkt (SIMON 1894 p. 52). Wij moeten de primaire dus opvatten als de meest primitieve, die bij de lecithale eieren van vogels en kruipende dieren alleen tijdelijk als recapitulatie wordt gevonden. Daar de area vasculosa gevormd wordt in nauwe aansluiting aan de stofwisseling in het meroblaste ei, kan men hieruit concludeeren, dat ook de lecithaliteit, als aanleiding tot het ontstaan van de secundaire area vasculosa, zelf secundair is tegenover de alecithale kiemblaas, waarin alleen de primaire area vasculosa wordt gevonden. Ook bij *Peripatus* vond WILLEY 1899, p. 602, dat de meroblaste eieren waren ontstaan uit holoblaste »as a step towards secondary oviposition on terra firma.”

VII. Overzicht van de theorie van het Archembryo der Amniote Vertebraten

1. Archembryonale Stadium

In ieder der vorige hoofdstukken heb ik getracht van een enkel orgaan het archembryonale of archplacentaire prototype te vinden,

Archembryo der Amnioten.



- emb. = embryo.
 amn. = archamnion.
 a. k. = archamnionkanaal resp. archamnionporus.
 all. = plaats, waaruit zich na aanhechting de archallantois zal vormen.
 ect. = ectoplacenta.
 omph. = archomphalon met alzijdige area vasculosa.
 all: z. = allantoiszak.
 a. v. = area vasculosa.

een laatste taak blijft nog over: de synthese der afzonderlijke theorieën tot een enkele theorie van het archembryo en de archplacenta. De systematische eenheid der gezamenlijke theorieën is de proef op de juistheid van elk.

Nevenstaande textfiguur geeft eene doorsnede door het archembryo weer, waarin de verschillende organen, die het vergelijkend embryologisch onderzoek ons als archembryonaal leerde kennen, zijn weergegeven.

Zooals reeds is gezegd, komt het archembryo als zelfstandige overgeërfde aanleg nog het minst veranderd voor bij *Erinaceus* en *Homo* in de jongste ontwikkelingsstadiën.

Bij den overgang van de primitieve ovipariteit in vivipariteit bleef het embryo langen tijd in aanraking met stoffen in den uterus, die het als voeding gebruiken kon. Door functioneele aanpassing ontwikkelde zich de serosa tot trofoblast, zooals WILLEY 1899 dat ook bij *Peripatus novae-britanniae* constateerde. Eindelijk ontstonden er ectoplacentaire woekeringen van de trofoblast onder welke een goed ontwikkelde area vasculosa op de omphalonwand voor de toe- en afvoer van gas- en stofwisselingsproducten zorgde. Misschien dat reeds in het vrijlevende, archembryonale stadium het archamnion zich tot een zak sloot, hetzij ter beschutting van het embryo, hetzij ten gevolge van de uitbreiding der ectoplacenta.

2. Archplacentaire Stadium

Om een nog onbekende reden hechtte zich de kiemblaas vast aan de uteruswand. De ectoplacentacellen, phagocytair van aard, verteerden ter plaatse het uterusweefsel. Om de kiemblaas vormde zich een reflexa-wal (misschien om de haemorrhagie, gevolg der aanvreting van de moederlijke capillairen door de ectoplacenta, binnen de perken te houden). Zoodoende wijzigde zich de voedingswijze van de kiemblaas enorm, in de plaats van de opname van uterinevochten kwam de diffusie van stof- en gaswisselingsproducten tusschen bloed van moeder en vrucht. De ectoplacenta, aldus nutteloos geworden, degenereerde meer en meer, het eerste en het snelste

aan de anti-embryonale pool. Alleen in de vroegste ontogenese, in een stadium, dat wij met Roux kunnen noemen dat der zelfstandige overgeërfde aanleg der organen, wordt bij sommige dieren (*Erinaceus* en *Homo*) nog de enorme alzijdige ectoplacenta gevonden, die verdwijnt zoodra de periode van het functioneele leven begint (Roux 1896, I. p. 311, 348; II. p. 281).

Bovendien ontstonden er ingrijpende veranderingen aan de embryonale pool, waar de kiemblaas mee is vastgehecht aan de uteruswand.

1°. *De ectoplacenta*, gebouwd op verwerking van uterine vochten, was ongeschikt voor een zuiver diffusie-apparaat tusschen embryonaal en moederlijk bloed en werd syncytiaal (degeneratie?)

2°. In het archembryo ontstond na vasthechting eene overmatige vascularisatie van de embryonale pool als directe aanpassing aan de nieuwe voedingswijze. Het mesoblast van de archamnionhals kreeg zodoende eene nieuwe beteekenis en functie voor het embryo. *Dit gedeelte van het mesoblast differentieerde zich meer en meer uit het oorspronkelijk homogene extraembryonale mesoblast tot archallantois.*

3°. Als derde belangrijke modificatie, die onder de veranderde omstandigheden noodzakelijk was, dus kwam, was de *vergrooting van het diffusie-oppervlak* tusschen moederlijk en embryonaal bloed. De archallantoïsvaten vormden met de ectoplacenta in welker lacunen moederlijk bloed stroomde een dicht vlechtwerk van villi. Zóó ontstond de (*schijfvormige*) *archplacenta* die natuurlijk *doorboord* was, omdat op de plaats van het archamnionkanaal zich uitteraard geen allantoïde ectoplacenta kon vormen ¹⁾.

1) Deze opvatting der placenta, als allantoïde ectoplacenta is door DUVAL 1892 uitvoerig verdedigd en wordt meer en meer geaccepteerd. Ook hierin komen *Homo* en *Erinaceus* met elkander overeen. Boven is er reeds op gewezen, dat in het praeplacentaire stadium principieele verschillen haast niet konden worden aangegeven, ook de „deciduofracten” uit de laatste helft der praeplacentaire periode bij *Erinaceus* komen bij *Homo* voor. Men vergelijkte b.v. HUBRECHT 1889 pag. 47 en H. PETERS 1899 pag. 88 en taf. X, fig. 22.

Doch ook in het euplacentaire stadium (d. w. z. na de vorming der allantoïsvilli) gelijken *Homo* en *Erinaceus* op elkaar. De onderzoekingen van PETERS enz. hebben overtuigend bewezen dat de intravilleuze ruimten niets anders zijn dan enorm verwijde ectoplacentaire

Het volgende stadium, dat wij als het mesocyste kunnen onderscheiden van het microcyste, archplacentaire stadium is meer een overgang naar de macrocyste neoplacenta. De ectoplacenta wordt meer en meer rudimentair en uit de deciduate placenta ontstaat de kontradeciduate (*Talpa*, *Marsupialia* enz.) en de *Carnivoren*-placenta (zie pag. 46) waarvan de eerste een zwak ontwikkelde ectoplacenta heeft, terwijl in de laatste de ectoplacenta verdwijnt vóór de aanhechting en geen deel heeft aan de opbouw der placenta.

Reeds in het microcyste archplacentaire stadium is bij enkele vormen de allantoïs blaasvormig geworden, dit komt bij de mesocysten nog meer algemeen voor; bovendien werd de kiemblaas grooter en de reflexa rudimentair. In de plaats der discoïde placenta kwamen andere vormen, de zonaire placenta ¹⁾ en de tweevoudige placenta (*Tupaia*) (niet te verwarren met de multiple placenta's, besproken op pag. 51). De aanhechting der kiemblaas geschiedde in het macrocyste later dan in het microcyste archplacentaire stadium. Om het ontstaan uit de archplacenta van de mesocyste placenta met hare meestal veel uitgestrekter placentaarstreek te begrijpen is de waarneming van ASSHETON 1894 interessant, die bij het konijn constateerde, dat de placentaarstreek in de ontogenese naar verhouding meer toenam dan de rest van de kiemblaas (zie zijn schema pl. 17, fig. 42).

lacunen zooals HUBRECHT 1889 reeds had voorspeld. Hetzelfde kan worden gezegd van de apen ofschoon SELENKA nog steeds aan de oude theorie van het uitgroeien der villi vasthield. Bij *Cercocebus cynomolgus* teekent hij b.v. eene syncytiale weefselplaat, die de villi aan de periferie verbindt en dus de intravillieuze ruimten naar buiten afsluit. (SELENKA 1900, fig. 28 Sy'; 1891, taf. XXXV, fig. 11 en van *Hylobates*. SELENKA 1900, fig. 10, 11, 20). Deze plaat is m.i. niets anders dan de degenererende ectoplacenta.

SELENKA 1903, pag. 41 geeft van *Hylobates* eene afbeelding uit het euplacentaire stadium, waarin met geringe moeite het vermoedelijk homologon kon worden gevonden van wat ik bij *Erinaceus* beschreef als anallantoïde ectoplacenta. (RESINK 1902, fig. 6, 13 etc. pl.). Naar alle waarschijnlijkheid zal ook bij *Homo* deze anallantoïde ectoplacenta worden gevonden als een laag, die tot nu toe als van moederlijken oorsprong werd beschouwd.

Ook de andere dieren vertoonen groote overeenstemming met de placenta van *Erinaceus*; zoo is de syncytiale netlaag van *Erinaceus* zeer fraai ontwikkeld bij *Cavia* (DUVAL 1892, fig. 132, 133, 135 enz.). Het is hier evenwel niet de plaats eene vergelijkende histologie der deciduate placenta nader uit te werken.

1) Bij de fret komt een placenta zono-discoïdalis voor. STRAHL 1896.

3. Neoplacentaire stadium

Als laatste stadium wordt de kiemblaas weer vrij van de uteruswand. De enorme grootte van de kiemblaas wijzigde stof- en gaswisseling van het geheele organisme. De organen in de archplacentaire periode uit het nog ongedifferentieerde archembryonale materiaal of door omvorming van archembryonale organen ontstaan worden rudimentair en verdwijnen met de laatste overblijfselen van archembryonale organen (archallantoïs, archamnion, ectoplacenta, reflexa, alzijdige area vasculosa) en als eenige embryonale organen bleven over de blaasvormige enorme neo-allantoïs en het neo-amnion.

Welke ontwikkeling de voeding der embryonale vrucht in de toekomst zal nemen is moeielijk te zeggen. Bij *Monotremen*, *Reptiliën* en *Vogels* is op dit stadium gevolgd een lecithale periode. De vraag moet worden gesteld, of dit het eindpunt is van alle ontwikkelingsrijen der Amnioten. Een strict paralellisme komt toch niet voor, daar bij de lecithale Amnioten alle aanduiding ontbreekt van een neo-placentaire periode met villivorming zooals bij de alecithale Indeciduaten tenzij men de indecidueate placenta van *Seps*, enz. (zie pag. 54) als zoodanig wil opvatten. De mogelijkheid moet dus worden aangenomen, dat bij deze laatste de dooierproductie in de verdere phylogenese zal uitblijven en daarmede de secundaire ovipariteit. De lichte baring, in vergelijking met de Deciduaten, maakt trouwens de Indeciduaten met de ovipare Amnioten vergelijkbaar.

Naar alle waarschijnlijkheid is voor de lecithale ovipare Amnioten een kort archplacentair stadium in de stamontwikkeling typisch. In de meerdere of mindere gelijkvormigheid der embryogenese en in het voorkomen van rudimentaire organen uit eene vroegere periode heeft men een maatstaf van de ouderdom eener phylogenetische ontwikkeling. Hiernaar te rekenen is de neo-placentaire periode bij de vogels het langst, bij de Reptiliën korter en bij de Monotremen het kortst; in omgekeerde rede hiermede staat natuurlijk de duur der archplacentaire periode.

4. Ouderdom en oorsprong der embryonale organen

Wij kunnen ook in deze vorm eene recapitulatie geven van de in de vorige hoofdstukken ontwikkelde theorieën, dat wij ons de vraag stellen naar de betrekkelijke ouderdom der embryonale organen.

Het jongst gevormde orgaan na de neo-placenta is wel de neo-allantoïs (s. macrallantoïs), die slechts bij enkele Allantoïdea voorkomt, terwijl bij de overige (*Primateen!*) de archallantoïs (s. micrallantoïs) nog persisteert.

Dan volgt het neo-amnion en de archplacenta, ontstaan in de archplacentaire periode in alle groepen, omdat beide in alle groepen (met treffende gelijkheid in bouw, wat het amnion betreft) worden gevonden, zij het als rudiment, zooals het geval is met de archplacenta. De archallantoïs is het vroegst na de aanhechting ontstaan, omdat de functie daarvan dadelijk noodig was.

De ectoplacenta is eerst ontstaan in de archembryonale periode, dus nadat de *Protallantoïdea* vivipaar werden, evenzoo de omphaloïde placenta, die fysiologisch nauw aan de ectoplacenta is gebonden.

De beide overige organen allantoïszak en archamnion zijn vermoedelijk ouder. Ik verwijs voor de eerste naar HUBRECHT 1902, p. 64. Onder de *Evertebraten*¹⁾ vinden wij organen, die op het archamnion gelijken o. a. bij Insecten. Bij *Lepismiden* vond HEYMANS 1897²⁾ zelfs een open archamnionhals. Zie verder voor de Trochophoralarve (WOLTERECK 1902, textfig. 1, 3).

Het is zeer verleidelijk om ten slotte het archamnion te homologiseeren met de mondplaat (resp. subumbrella) van *Coelenteraten*, dit zou in overeenstemming zijn met de HUBRECHT'sche theorie, dat de primitiefstreep, op den bodem van het archamnion gevormd, te homologiseeren is met het stomodaeum der *Coelenteraten* (HU-

1) RYDER 1886 meent bij visschen een rudiment van een amnion aan te moeten nemen.

2) Die Serosa schliesst sich hier nicht, es bleibt vielmehr in ihr eine Oeffnung, der Amnionporus, dauernd erhalten. Das Amnion selbst dient hier bei *Lepisma* nicht wie bei anderen Insecten zur Umhüllung des Keim streifens, sondern stellt lediglich eine Verbindung zwischen diesem und der Serosa dar. HEYMANS l. c. p. 617.

BRECHT 1902, p. 69). De sluiting van het archamnion is denkbaar als een gevolg van de drang naar oppervlakte-vergrooting der ectoplacenta en mogelijk ook als gevolg van de behoefte naar beschutting van het embryo.

Hoe vreemd en gewaagd deze theorie prima vista ook moge lijken, is het toch op zich zelf niets verwonderlijks, dat in het archembryo dergelijke zeer primitieve organen worden gerecapituleerd. Naar de theorie van SEDGWICK 1893 en MAC BRIDE 1894 vertoonen de vrij levende larven de meest primitieve bouw, en daar het archembryo eerst kort een intrauterien leven is begonnen, mag men verwachten, dat naast cenogenetische modificaties ten gevolge van dit parasitisch bestaan eenige primitieve larvale karakters te herkennen zijn, onder welke ik het archamnion meen te moeten rekenen, dat, naar boven nader is uiteengezet, zijn oorsprong moet hebben vóór de archembryonale periode, en dan is de overeenstemming tusschen een wijd geopend archamnion en de mondplaat der *Coelenteraten* inderdaad frappant. Ik wil er hier nog op wijzen, dat R. WOLTERECK 1902 bij de trochophoralarve cellen met excretorische functie vond, die misschien naar plaats en functie als voorloopers kunnen worden geacht der ectoplacenta. De afsnoering van een deel van de larve bij het uitgroeien van het volwassen dier, dat wij bij Allantoïdea waarnemen, is eveneens niet zonder voorbeeld bij Evertebraten.

Bij het eindigen van dit opstel kan ik niet nalaten mijn dank te brengen aan den heer prof. HUBRECHT, die zijne rijke verzameling embryologisch materiaal te mijner beschikking stelde, waardoor het mij mogelijk was uit eigen ervaring over het alhier gerefereerde te oordeelen. Ook aan de heeren Prof. R. BONNET en M. WEBER, die mij met voorlichting of door het toezenden van preparaten in mijn onderzoek steunden breng ik mijn besten dank.

LITTERATUUR.

- Anderson 1878. Anatomical and Zoological Researches of the Western Yunnan-Expeditions. London.
- R. Assheton 1894. A reinvestigation into the early stages of development of the rabbit. *Quart. Journ. of micr. Science.* Vol 37.
- 1898*a*. The segmentation of the ovum of the sheep with observations on the hypothesis of a hypoblastic origin of the trophoblast. *Quart. Journ. of Micr. Science.* Vol 41.
- 1898*b*. The development of the pig during the first ten days. *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. 41.
- 1898*c*. *Journal of Anatomy and Physiology* XXXII.
- F. M. Balfour 1881. *Comparative Embryology* II.
- Van Beneden et Julin 1880. Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Chéiroptères. *Arch. de Biol.* I.
- 1884. Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères (Lapins et Chéiroptères). *Arch. de Biol.* V.
- 1899. Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (*Vespertilio murinus*). *Anat. Anzeiger.* Bd. 3. S. 709.
- R. Bonnet 1884. Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafe I. *Archiv für Anat. und Physiol.* Anat. Abth.
- 1889*a*. Beiträge u. s. w. II. *Archiv für Anat. und Physiol.* Anat. Abth.
- 1889*b*. Die Eihäute des Pferdes. *Verh. Anat. Ges. Berlin* III.
- 1891. Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere.
- 1897. Beiträge zur Embryologie des Hundes. *Anatomische Hefte.*
- 1901. Beitr. u. s. w. Erste Fortsetzung. *Anat. Hefte.*
- 1902. Zweite Fortsetzung. *Anat. Hefte.*
- W. H. Caldwell 1886. On the arrangement of the embryonic membranes in marsupial animals. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.* XXIV.
- Chapman 1901. Observations upon the placentation and young of *Dasyus sexcinctus*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.*
- M. Duval 1884. Etudes histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseaux. *Journal de l'Anat. et de la Phys.* T. XX.

- M. Duval 1892. Le Placenta des Rongeurs. Extrait du Journal de l'Anatomie et de la Physiologie Années 1889—92. Felix Alcan, Paris.
- 1895. Le Placenta des Carnassiers. Extrait du Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. Année XXX. Felix Alcan, Paris.
- 1897. Etude sur l'Embryologie des Chéiroptères. Extrait du Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Année XXXI, XXXII. Felix Alcan. Paris.
- Ch. A. F. Eternod 1899. Premiers stades du développement de la circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humain. An. Anz. XV.
- A. Fleischmann 1889. Embryologische Untersuchungen I. Untersuchungen über einheimische Raubtiere. C. W. Kreidel. Wiesbaden.
- 1891. Embryologische Untersuchungen II. A. Die Stammesgeschichte der Nagethiere. B. Die Umkehr der Keimblätter. C. W. Kreidel. Wiesbaden.
- 1893. Embryologische Untersuchungen III. Die Morphologie der Placenta bei Nagern und Raubtieren. C. W. Kreidel. Wiesbaden.
- Frommel 1888. Über die Entwicklung der Placenta von *Myotis Murinus*. Wiesbaden.
- C. Giacomini 1898. Un oeuf humain de 44 jours. Arch. Ital. de biol. T. XXIX.
- E. Giacomini 1891*a*. Matériaux pour l'étude du développement du *Seps chalcides* Arch. Ital. de Biol. XVI.
- 1892. Contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monit. Zool. Ital. II, III.
- 1893. Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monit. Zool. Ital. IV.
- R. Göhre 1892. Dottersack und Placenta des Kalong (in Selenka 1892).
- Guldberg and Nansen 1894. On the development and structure of the whale. Bergens Museum V.
- W. Haacke 1885. Über eine neue Art uterinaler Brutpflege bei Reptilien. Zool. Anzeiger Bd. VIII.
- W. Heape 1883. The development of the mole, *Talpa europaea* I. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 23.
- 1886. Ib. II. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 27.
- Heymons 1897. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Zeitschr. f. Wiss. Zoolog. Bd 62.
- J. P. Hill 1897. The placentation of *Perameles* (Contribution to the embryology of the Marsupialia). Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XL.
- 1890. Contributions to the embryology of the Marsupialia. Quart. Journ. of Micr. Science. XLIII.
- His 1880. Anatomie menschlicher Embryonen I.
- 1882. » » » II.
- 1885. » » » III.
- A. A. W. Hubrecht 1888. Keimblätterbildung und Placentation des Igels. An. Anz. III.

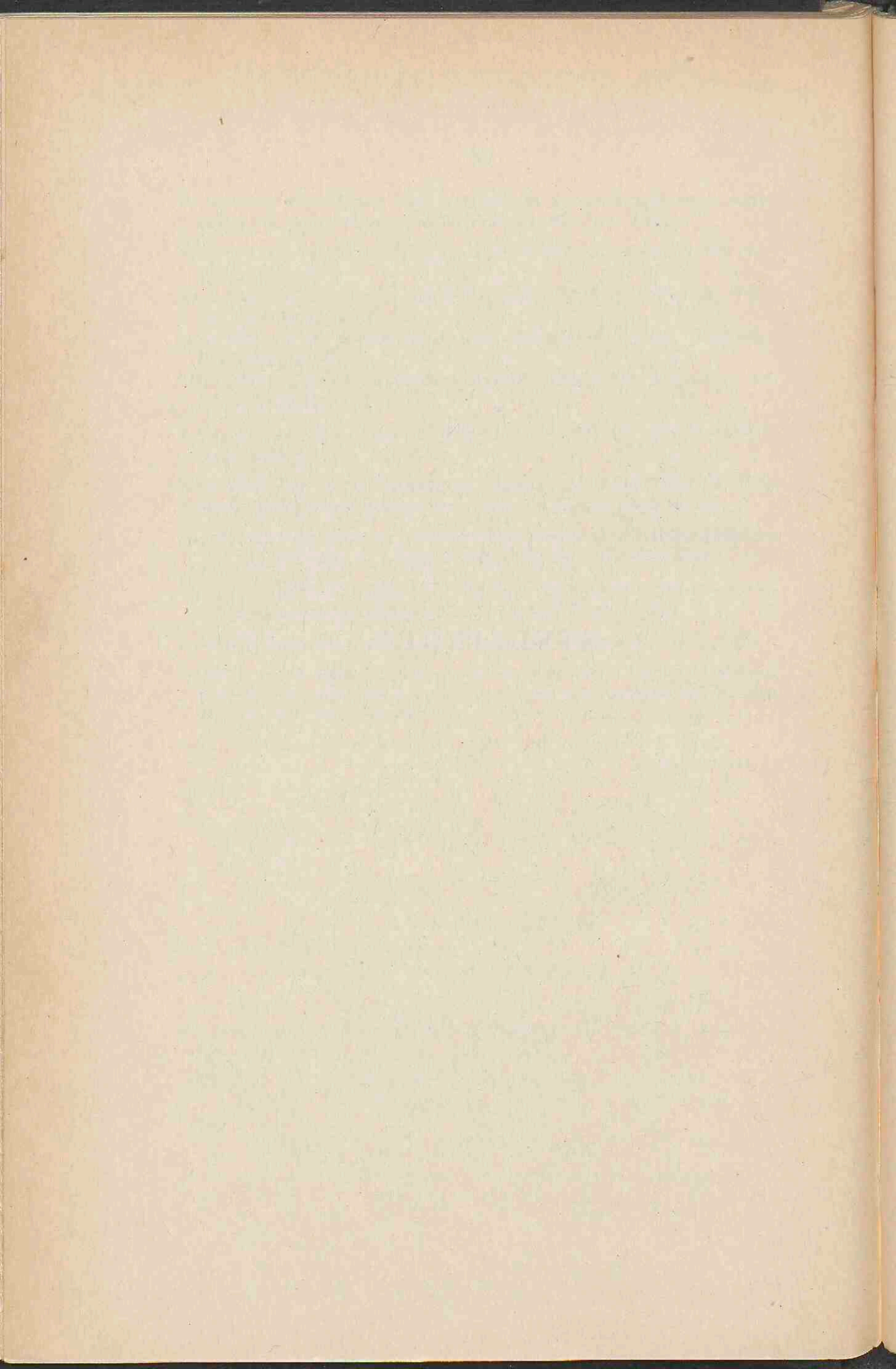
- A. A. W. Hubrecht 1889. Studies in Mammalian Embryology I. The placentation of *Erinaceus*. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 30.
- 1890. Studies in Mammalian Embryology II The development of the germinal layers of *Sorex vulgaris*. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 31.
- 1894. The placentation of the shrew (*Sorex vulgaris*). Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 35.
- 1895*a*. Die Phylogenese des Amnion und die Bedeutung des Trophoblastes. Verh. der Kon. Akademie van Wetenschappen Amsterdam.
- 1895*b*. Spolia nemoris. Quart. Journ. of Micr. Science XXXVI.
- 1896. Die Keimblase von *Tarsius*. Festschrift für Gegenbauer.
- 1898. Ueber die Entwicklung der Placenta von *Tarsius* und *Tupaia*, nebst Bemerkungen über deren Bedeutung als haematopoietische Organe. Extracted from the Proceedings of the international congress of Zoology. Cambridge.
- 1902. Furchung und keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*. Verh. d. Kon. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, Deel VIII.
- Huxley 1864. Elements of comparative Anatomy.
- J. Hyrtl. 1870. Die Blutgefäße der menschlichen Nachgeburt.
- J. W. Jenkinson 1900. A reinvestigation of the early stages of the development of the mouse. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 43.
- F. Keibel 1888. Zur Entwicklungsgeschichte des Igels. An. Anz. III.
- 1890. Ein sehr junges menschliches Ei. Arch. f. Anat. und Phys. An. Abth.
- 1893. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines I. Morphol. Arbeiten. Bd. III.
- 1895. Ib. II. Morph. Arbeiten. Bd. V.
- A. Koelliker 1879. Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2e Aufl.
- J. Kollmann 1900. Über die Entwicklung der Placenta bei den Makaken. An. Anz. XVII.
- Lacchi 1892. Di un uovo umano mostruoso (con tavola). Monit. Zool. Ital.
- Fr. Legge 1897. Sulla disposizione degli annessi fetali nel *Gongylus ocellatus*. (Forsk.) Bull. Acad. Med. Roma. Anno XXIII.
- 1899. Ulteriori osservazioni sulla disposizione degli annessi fetali nel *Gongylus ocellatus*. Allantoide e circolazione. Monit. Zool. Ital. X.
- E. W. Mac Bride 1894. Sedgwick's theory of the embryonic phase of ontogeny as an aid to phylogenetic theory. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 37.
- F. Mall 1893. A human embryo of the second week. An. Anz. VIII.
- 1900. A contribution to the study of pathology of early human embryos. Johns Hopkins Hospital Reports. IX.
- F. Marchand 1902. Eigentümlicher cylindrischer Gang, welches das chorion-mesoderm des Eies N^o. 1 in der Gegend der Haftstelle des nur sehr mangelhaft erhaltenen Embryos durchsetzt. Verh. d. Anat. Ges. in Halle a. S. XVI, p. 249.

- Maximow 1900. Die ersten Entwicklungsstadien der Kaninchenplacenta. Arch. mikr. Anat. XVII.
- E. Mehnert 1894. Ueber Entwicklung, Bau und Funktion des Amnions und Amnionanges nach Untersuchungen von *Emys lutaria taurica* (Marsili). Morph. Arb. IV.
- Pio Mingazzini 1898. Ricerche sullo sviluppo del *Gongylus ocellatus* Forsk. Boll. Acad. Gioen. Sc. Nat. Catania. Fasc. 53/54.
- Ch. Sedgwick Minot 1891. A theory of the structure of the placenta. An. Anz. VI.
- K. Mitsukuri 1900. On the foetal membranes of *Chelonia*. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. IV.
- Nasse 1863. Die Eihüllen der Spitzmaus und des Igels. Arch. f. An. u. Phys.
- P. Nolf 1895. Étude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez le murin (*Vespertilio murinus*). Arch. Biol. XIV.
- R. Owen 1857. Description of the foetal membranes and placenta of the Elephant (*Elephas indicus* Cuv.) with remarks on the value of placental characters in the classification of the Mammalia. Phil. Trans. Roy. Soc. London CX.
- 1868. Comparative anatomy of vertebrates animals, III.
- H. Peters 1899. Ueber die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentations-Stadium. Leipzig u. Wien.
- H. Rabl 1896. Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anfangsgebilde und mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 48.
- A. I. Resink 1902. Beiträge zur Kenntniss der Placentation von *Erinaceus europaeus* (in Auszug mitgetheilt). Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. Dl. VII.
- Rosenstadt 1897. Ueber das Epitrichium des Hühnchen. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 49.
- Roux 1896. Gesammelte Abhandlungen.
- J. Ryder 1886. The origin of the amnion. Amer. Nat. XX.
- H. Schauinsland 1901. Beitr. zur Kenntniss des Amnion, seine onto- und phylogenetische Entwicklung. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. und Aerzte. Hamburg.
- 1902. Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien und der Vögel. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausg. von Dr. O. Hertwig.
- A. Sedgwick 1893. On the Law of Development commonly known as von Baer's Law: und on the significance of ancestral rudiments in embryonic development Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 35.

- E. Selenka. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere.
 — 1883. Heft I. Die Keimblätter und Primitiv-organe der Maus.
 — 1884. » III. Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere.
 — 1887. » IV. Das Opossum (*Didelphys virginiana*).
 — 1891. » V. 1^e Hälfte. Beutelfuchs und Kangurubratte (*Phalangista et Hipsiprymnus*). 2. Zur Entstehungsgeschichte des Amnions. 3. Das Kantjil (*Tragulus javanicus*). 4. Affen Ostindiens.
 — 1892. Heft V. 2^e Hälfte 4. Affen Ostindiens. Fortsetzung. 5. Keimbildung des Kalong (*Pteropus edulis*). 6. Dottersack und Placenta des Kalong von Dr. R. Göhre.
 — Menschenaffen. (*Anthropomorphae*). Studien über Entwicklung und Schädelbau.
 — 1900. Heft II, III. Entwicklung des Gibbon (*Hylobates* und *Siamanga*).
 — 1903. Heft V. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten.
- R. Semon 1895. Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Zool. Forsch. in Australien. Jena.
- Siegenbeek van Heukelom 1898. Über die menschliche Placentation. Arch. Anat. u. Phys.
- Sobotta 1902. Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalten. Arch. Mikr. Anat. Bd. 61.
- Graf Spee 1896 a. Vorgänge bei der Implantation des Meerschweincheneies an der Uteruswand. Verh. An. Ges. Berlin.
 — 1896 b. Entwicklung der Drüsen des menschlichen Dottersacks. Anat. Anzeiger. Bd XII.
 — 1896 c. Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies. Arch. für Anat. und Phys. Anat. Abth.
 — 1898. Ueber die menschliche Eikammer und *Decidua reflexa*. Verh. Anat. Ges. Kiel.
- H Strahl 1894. Ueber Umwandlung einer gürtelförmig angelegte in eine doppelscheibenförmigen Placenta. Verh. Anat. Ges. V.
 — 1896. Zur Kenntniss der Frettchen placenta. An. Anz.
 — 1899. Der Uterus gravidus von *Galago agisymbanus*. Schr. d. Senckenbergischen naturf. Ges. zu Frankfurt a. M.
 — 1901. Eine neue Placentarform. Verh. An. Ges. Bonn.
 — 1902. Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta. Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthieren.
- Van der Stricht 1899. La fixation de l'oeuf de chauve-souris à l'intérieur de l'uterus (*V. noctula*). Verh. An. Ges. Tübingen.
- Studiati 1855. Miscellanea di osservazioni zootomiche. Vol. III.
- A. Tafani 1887. La circulation dans le placenta de quelques mammifères. Arch. Ital. de Biol. VIII.

- F. Taussig 1902. Ueber einen cystisch und syncytial veränderten Allantoisgang in einem einmonatlichen Abortiv-ei. An. Anz. XXII.
- Wm. Turner 1872. On the placentation of the Cetacea. Trans. Roy. Soc. Edinburg. XXVI.
- 1873. On the placentation of the sloths (*Choloepus hoffmanni*). Trans. Roy. Soc. Edinb. XXVI.
- 1875. On the placentation of seals. (*Halichoerus Gryphus*). Trans. Roy. Soc. Edinb. XXVII.
- 1876*a*. Lectures on the comparative Anatomy of the placenta; first Series. Edinburgh.
- J. Vernhout 1894. Ueber die Placenta des Maulwurfs. (*Talpa europaea*). Anat. Hefte V.
- M. Weber 1891, p. 58. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Indien.
- A. W. Weyssse 1894. On the blastodermic vesicle of *Sus scrofa domesticus*. Proc. Americ. Acad. of Arts and Science. Vol. 30. Cambridge Mass.
- A. Willey 1898. Trophoblast and Serosa. A contribution to the morphology of the embryonic membranes of insects. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 41.
- G. Wolff 1889. Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jen. Ztschr. XXII.
- R. Woltereck 1902. Trochophora studien I. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius* Arten der Nordsee. Zoologica. Bd. XIII. Heft 34.

STELLINGEN.



STELLINGEN.

I.

De placenta is geheel en al embryonaal.

II.

De discoïde perforate placenta is de meest primitieve der deciduate placentavormen.

III.

De in deciduaten stammen polyphyletisch of van deciduaten.

IV.

De meroblaste Amnioten stammen af van placentale Oeramnioten.

V.

De vroege embryogenese van Homo en Erinaceus recapituleert het volledigst het nog vrijlevende archembryo der Protamnioten.

VI.

De allantoïs bestaat uit twee organen sui generis, het allantoïsmesoblast en de allantoïszak.

VII.

Het allantoïsmesoblast is ontstaan kort na de vasthechting van het archembryo.

VIII.

De allantoïszak is een orgaan, waarvan de oorsprong moet worden gezocht in evertibrate oervormen der Amnioten.

IX.

De amniogenese door plooivorming is ontstaan uit de amniogenese met geëntypeerd kiemblad.

X.

De entypie is eene recapitulatie van het archamnion.

XI.

Het archamnion is het homologon van de mondplaat (resp. subumbrella) der Coelenteraten.

XII.

Het archembryo is macromphaloïd, de kleine dooierzak der Primaten, Cetaccen, Ungulaten is secundair.

XIII.

De PETERS'sche hypothese van het actieve invreten van het menschelijke ei is niet geheel juist. De inplanting van het menschelijke ei komt tot in bijzonderheden overeen met de inplanting van het ei bij de egel (door invreting en omwalling).

XIV.

De randsinus van de area vasculosa heeft zich ontwikkeld uit eene alzijdige area vasculosa.

XV.

De mutabiliteitstheorie van DE VRIES geeft geene verklaring van de orthogenetische ontwikkeling der soort. Het uitschakelen van iedere teleologische gedachte uit het transformisme, is niet de hooge verdienste maar de platheid van de selectie-leer.

XVI.

De tegenwoordige inrichting van het middelbaar onderwijs kan onmogelijk het onderricht in de natuurlijke historie vruchtdragend maken. Eene reorganisatie moet voornamelijk omvatten:

- a. Inkrimping van het aantal leerlingen per klasse tot hoogstens 20.
- b. Inkrimping der leerstof en der lessen in de overige vakken, met differentiatie van het lesplan naar aanleg, neigingen en toekomstigen werkring der leerlingen.
- c. Invoering van schoolexamens met staatstoezicht in de plaats der tegenwoordige eindexamens.
- d. Gelegenheid tot practischen arbeid.
- e. Speciale opleiding der leeraren in methodiek en *Heimathkunde*.

