



Bijdrage tot de kennis omtrent de ontwikkeling der crista quarta

<https://hdl.handle.net/1874/279422>

A. 4^p = 192, 1922.

4 Juli 192

BIJDRAGE TOT DE
KENNIS OMTRENT
DE ONTWIKKELING
DER CRISTA QUARTA



Diss.
Utrecht

1922

F. H. STIBBE

Diss. Utrecht 1922

BIJDRAGE TOT DE KENNIS
OMTRENT DE ONTWIKKELING
DER CRISTA QUARTA.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE

AAN DE

RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT

OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
DR. J. A. C. VAN LEEUWEN

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAIT TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER GENEES-
KUNDE TE VERDEDIGEN

OP

DINSDAG, 4 JULI 1922 TE 4 UUR

DOOR

FREDERIK HERMAN STIBBE, ARTS
GEBOREN TE SAMBAS. (N. O. I.)



VOORWOORD.

By het voltooiën van myn proefschrift is het my eene aangename taak U, oud-Hoogleeraren, Hoogleeraren, Lectoren en privaot-docenten in de Faculteit der Geneeskunde en der Natuur-Philosophie te Groningen, myne erkentelykheid te betuigen voor het onderwys, dat ik van U in mynen studietyd heb genoten. In het byzonder wensch ik U, Hooggeleerde Boeke, hooggeachte Promotor, myn oprechten dank te betuigen, voor den grooten steun en vele raadgevingen, by het bewerken van dit proefschrift ondervonden. Steeds waart gy bereid Uwe uitgebreide kennis ter beschikking te stellen en met de U eigen groote vriendelykheid waart gy bereid my eene plaats op Uw laboratorium en tevens het gebruik van Uw materiaal te geven. Ook myne erkentelykheid in deze te Uwen opzichte kan niet groot genoeg wezen.

Een woord van dank ook aan U Zeergeleerde de Lange, voor de hulp en voorlichting, welke ik van U heb mogen ontvangen.

En gy, Zeergeleerde de Burlet, hebt my zeer verplicht door Uwe buitengewoon groote bereidwilligheid, my Uwe kostbare praeparaten geleend te hebben.

Eindelyk zy het my vergund, U hooggeachte Benjamins, myn leermeester, zeer in het byzonder myne groote erkentelykheid en dank te betuigen, voor het uitstekende onderricht, dat ik het voorrecht had van U te mogen ontvangen en tevens

voor de groote toewyding, welke gy voor myne opleiding betoond hebt. Ik acht het voor my een groot voorrecht, een leerling geweest te mogen zyn, van zoo een by uitstek bekwame en vooraanstaande persoonlykheid. Uwe prettige en vriendschappelyke wyze van omgang en daarby Uwe groote belangstelling in myn werk, hebben my steeds zeer aangenaam getroffen.

Dit proefschrift, op Uw aanraden bewerkt en met Uwe hulp en voorlichting voleindigd, zy een bewys, van de goede verstandhouding, welke steeds tusschen ons bestaan heeft. Sta my toe U hier op deze plaats ook hiervoor dank te zeggen.

Ten slotte een woord van dank aan het personeel van het Laboratorium voor histologie en Embryologie en van het Instituut voor Embryologie voor de groote bereidwilligheid, waarmede zy my steeds van dienst zyn geweest.

INHOUD.

Hoofdstuk I. bl.

Inleiding	1
§ 1. De crista quarta (sive neglecta)	1
§ 2. Enkele gegevens uit de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan	9

Hoofdstuk II.

Nadere gegevens uit de literatuur omtrent de ontwikkeling van de crista quarta, tevens over de innervatie van het orgaan	13
--	----

Hoofdstuk III.

§ 1. Methode van onderzoek	21
§ 2. De ontwikkeling der crista quarta by de visschen	22
§ 3. De ontwikkeling der crista quarta by de amphibiën	26
§ 4. De ontwikkeling der crista quarta by de reptiliën	30
§ 5. De ontwikkeling der crista quarta by de vogels	33
§ 6. De ontwikkeling der crista quarta by de zoogdieren	37

Hoofdstuk IV.

Samenvatting	46
------------------------	----

HOOFDSTUK I.

Inleiding.

Alvorens tot het eigenlyke onderwerp van myn proefschrift over te gaan, zy het my vergund, met een enkel woord het orgaan, waarover het onderzoek loopt, nader te omschryven en daarna eenige voor ons onderwerp belangryke gegevens uit de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan mede te deelen.

§ 1. De crista quarta (sive neglecta).

In het jaar 1913 verscheen van de hand van Dr. C. E. Benjamins⁽⁴⁾ eene verhandeling, waarin hy aantoonde, dat er in het vliezig labyrinth van verschillende dieren, naast de drie bekende cristae acusticae, nog een vierde crista aanwezig was.

De meening van Benjamins, dat hy met een crista te doen heeft, berust op de kenmerken van dit orgaan, welke hy in al zyne praeparaten kon aantoonen en met talryke micro-fotografiën verduidelijkt heeft. Alvorens ik nader op zyn bewysvoering inga, zy het my vergund, te dezer plaatse het verschil in histologischen bouw tusschen een macula en crista acustica aan te duiden.

Een crista bestaat uit een bindweefselplooï van den wand van het vliezig labyrinth, het septum nerveum Scarpae genaamd. Deze verhevenheid is bekleed met een tweelagig zintuig-epitheel, waarvan de onderste laag bestaat uit basaal- of steuncellen, welke donker gekleurde kernen bezitten, terwyl de bovenste laag uit veel kleinere cellen, de haarcellen, d. z. peervormige cylindercellen, bestaat. Deze haarcellen bezitten één of meer fyne lange

haren, die samen de z. g. cupula vormen, die in het geharde en gekleurde praeparaat als een aaneengesloten massa met fyne overlangsche streepen gezien wordt.

Volgens Hensen zou deze cupula een kunstproduct zyn, eene meening, welke nog aanhangers heeft. Over de haarcellen heen ziet men vaak een hyaline membraan, eene soort membrana limitans, welke door de haren doorboord wordt. Terwyl aan de basis van de crista de zintuigcellen laag zyn, worden zy meer van de crista, af weer iets hooger en vormen het z. g. planum semilunatum van Steifensand, dat de crista als een sikkkel omvat. Aan de basis van crista in de bindweefselplooï verloopende de zenuwtakjes, die het zintuig innerveeren. De uitbreiding van de zenuwtakjes tusschen de zintuigcellen en de wyze van eindigen zyn een onderwerp geweest van nadere studie van verschillende onderzoekers. Volgens Cajal zou eene „gitterförmige Umfassung“ der haarcellen karakteristiek zyn voor de zenuweinden in de cristae, doch Bielschowsky, Brühl⁽⁵⁾ en Kolmer⁽⁸⁾ zagen iets dergelyks ook by de macula.

Held⁽⁶⁾ vond behalve de door onderzoekingen van v. Spee bekend geworden centrosomen in de haarcellen van het Corti'sche orgaan, ook iets dergelyks voor de haarcellen der macula en cristae acusticae. By een voldragen en pasgeboren dier zag hy tevens, dat „von dem oberflächlichen Korn des Diplosoma der Haarzellen ein derberer Faden abgeht, der bei den Haarzellen des Corti'schen Organs nur kurz, bei denen des N. Vestibularis aber außerordentlich viel länger ist und sich den Außenteilen dieser Sinneszellen, ihren Sinneshaaren anlegt. Auch ein von dem tieferen Korn abgehender Innenfaden ist stellenweise deutlich zu konstatieren Ob ihm irgend eine Beweglichkeit zukommt, die für seine Function von großer Bedeutung sein würde, ist eine Frage, deren Erörterung nicht hierher gehört.“

In 1918 gaf Winkler⁽¹⁷⁾ een nauwkeurige beschryving van de zenuweindiging in de crista en macula by de pasgeboren rat. Hy geeft aan, dat de zenuwdraden zich groepeeren in drie netten of plexus, die met elkaar innig samenhangen. De voor ons belangrykste van deze plexus is de meest peripheer gelegene, n. l. die zich ontplooit aan de binnenzyde van de vliezige

labyrinthwand vlak onder het epitheel (plexus endolymphaticus). Van dit zenuwnet uit gaan fyne takjes om de haarcellen heen, ze als het ware als kleine mandjes van vlechtwerk omvattende. („Les rameaux entourent les cellules bacillaires d'une petite corbeille de fibrilles“). Zoowel by de maculae als by de cristae kon Winkler deze zenuwverspreiding vinden.

Op de crista zyn nooit otolithen of otokoniën te vinden. Soms is de verhevenheid, gevormd door de bindweefselplooï, zeer laag, zelfs ontbrekend, zoodat de opbouw uit een meerlagig zintuig-epitheel van basaalcellen en cilindrische haarcellen, waarop fyne lange haren, het orgaan tot een crista stempelen. De Japanner Asai⁽³⁾ wist hier nog eens uitdrukkelijk op, waar hy in eene verhandeling over het gehoororgaan schryft, dat men wel eens „ein sehr wenig gewölbte, scheinbar der Macula sehr ähnliche Crista“ vindt.

„Tatsächlich kann man eine Crista oder Macula nach dem Vorhandensein entweder der Cupula terminalis oder der Otolithenmassen sicher unterscheiden.“

Een macula heeft ook een uit twee lagen opgebouwd zintuig-epitheel, en wel weer evenals de crista bestaande uit basaalcellen en haarcellen, met dit onderscheid echter, dat zy niet op eene verhevenheid gelegen, maar eerder vlak uitgespreid zyn, of zelfs in een min of meer schotelvormige uitholling liggen. De haarcellen bezitten slechts korte haren, waarop eene hyaline membraan ligt, de membrana tectoria, welke door deze haren doorboord wordt en waarop men steeds otolithen of otokoniën vindt. De innervatie vindt op dezelfde wyze plaats als by de crista beschreven, met dien verstande, dat de zenuwdraden over een grooter oppervlak uitgespreid naar binnen dringen. Zooals wy reeds hierboven zagen, helpt de wyze van zenuwuitbreiding en eindiging ons niet by de onderkenning van macula en crista. Wy zullen dus de andere kenmerken moeten benutten.

Na het bovenstaande kunnen wy aannemen, dat een crista meestal op een plooï van de vliezige wand van het labyrinth ligt, of als de plooï ontbreekt, toch een welving vertoont, verder lange haren heeft, welke samenkomen in een cupula, terwyl

nooit otolithen of otokoniën op de haren of cellen te vinden zyn. Een macula daarentegen heeft steeds eene min of meer concave oppervlakte, is vlak uitgespreid, heeft korte haren, waarop steeds otolithen of otokoniën voorkomen. Gaan wy nu, dit in het oog houdend, de microfotogrammen en de beschrijving daarvan in bovengenoemde publicatie na, dan blykt, dat het door Benjamins beschreven orgaantje inderdaad een crista is.

Behalve by een zeker aantal visschen kon hy het orgaan aantoonen by amphibien, reptielen, vogels en zoogdieren; slechts by enkele dieren, zooals de platvisschen werd het orgaantje gemist.

Wat de nadere plaatsbepaling van het orgaan betreft, daarover het volgende: in het algemeen ligt het in het onderste gedeelte van het gehoororgaan n. l. in den Sinus posterior utriculi, by den overgang hiervan in de ampulla posterior, dus tevens in de buurt van de inmondingsplaats van het horizontale kanaal, zoowel als van den ductus utriculo-saccularis. By de kikvorsch werd een afwykende vindplaats aangegeven, n. l. een dorsale uitstulping in den sacculus-wand. Wat de nadere localisatie betreft, konden drie typen onderscheiden worden: Type 1. De crista quarta wordt gevonden in den sinus utriculi-posterior zonder meer. Dit is het geval by beenvisschen, reptielen, vogels en zoogdieren.

Type 2. De crista quarta wordt wel gevonden in den sinus utriculi posterior, doch in een uitstulping naar beneden hiervan. By enkele beenvisschen en lagere amphibien vindt men dit type.

Type 3. De crista quarta ligt in een uitstulping van den sacculus. Dezen vorm vertoonen alleen de hoogere amphibien.

In zyne publicatie wyst de schryver erop, dat dit orgaantje reeds eerder door Retzius gevonden is, die het echter voor een macula hield en het, nadat hy het eerst andere namen gegeven had, ten slotte macula neglecta noemde. Benjamins toont nu vooreerst aan, dat deze macula neglecta en zyn crista quarta een en hetzelfde orgaan zyn, en meent dan dat het niet vinden van de voor de crista karakteristieke kenmerken door Retzius en de latere onderzoekers, gelegen moest zyn in de

toen ter tyde minder ver gevorderde fixeerings-techniek, in verband met de byzondere teerheid van de cupula-haren. Waar zoowel van de hand van Retzius, als van anderen eene geheele literatuur over dit onderwerp verschenen is en daarby van wisselende inzichten blyk gegeven wordt, lykt het my wel interessant, hieruit een en ander mede te deelen.

Retzius⁽¹⁴⁾ was de eerste, die in 1872 in zyne „Studien über den Bau des Gehörlabyrinthes“ het gehoororgaan van den snoek beschryvende, twee zintuigplaatjes op den bodem van den utriculus, dicht by den ductus utriculo-saccularis vond. Hy zag hierin het homologon voor de pars-basilaris cochleae der hoogere diersoorten en noemde daarom dit orgaantje de papilla partis basilaris. Latere onderzoekingen toonden echter aan, dat deze meening onjuist was, en nu noemde hy dit orgaantje de macula acustica neglecta, een naam, welke het sindsdien behouden heeft.

Ofschoon hy nooit de typische kenmerken voor een macula by dit eindorgaan vond, gaf hy het den naam van macula. „An der Macula acustica neglecta sah ich auch nie eine Deckmembran“, schreef hy, en evenmin zag hy daarop otolithen of otokoniën.

Volgens Retzius zou hoogerop in de dierreeks deze macula steeds kleiner en meer rudimentair worden en eindelyk by de zoogdieren ontbreken.

By zyne onderzoekingen zag Retzius tevens, dat de door hem gevonden macula by de verschillende diersoorten niet geheel op dezelfde plaats gelegen was. Als plaatsbepaling geeft hy op: „Die echte Macula neglecta liegt am Boden des Utriculus, oder an der Öffnung des Canalis Utriculo-saccularis, oder, bei niederen Amphibien in der eigentümlichen Ausstülpung dieses Kanales, welche ich „pars neglecta“ genannt habe, bei den höheren aber in einer von ihnen abgetrennten Ausstülpung der Sacculuswand.“ Na Retzius hebben verschillende onderzoekers het gehoororgaan nauwkeurig bestudeerd en ook speciaal de door hem beschreven macula neglecta.

Kuhn, de groote kenner van de anatomie van het gehoororgaan, heeft eerst het gehoororgaan van de visschen, later dat

van de amphibien en reptielen onderzocht en beschreven. Terwyl hy het over het gehoororgaan by *Esox lucius* ⁽¹⁰⁾ heeft en wel speciaal over de z. g. *macula neglecta*, zegt hy: „In ihrer näheren Zusammensetzung und in der Ausbreitung der beiden Nervenzweige in denselben liefern sie uns genau dieselben Verhältnisse wie die *Macula utriculi* und alle anderen im Fischlabyrinth vorkommenden Nerven-Endstellen.“ Met Retzius blyft Kuhn dus in dit orgaan een *macula* zien en ziet hy zelfs in wezen geen verschil tusschen de *macula utriculi* en de *macula neglecta*. Doch een paar jaar later in 1880 ⁽¹¹⁾ beschryft Kuhn het gehoororgaan der amphibien en als hy het dan over de „*crista der pars initialis cochleae*“ heeft, blykt uit zyne beschrijving duidelyk, dat hy hiermede dezelfde uitstulping van den *sacculus*, dicht by het *foramen utriculo-sacculare* bedoelt, welke door latere schryvers de *recessus dorsalis sacculi* genoemd wordt. De innervatie van dit deel van het vliezig labyrinth besprekend, zegt hy: „Der Ausbreitung dieser beiden Nervenzweige (n. l. van den *nervus partis initialis cochleae*) entspricht die Form der an der unteren Fläche des oberen Knörpelschenkels gelegenen *crista acustica* Das Nerven-epithel der *Crista* des Anfangtheiles der Schnecke besitzt genau die gleiche histologische Zusammensetzung wie an den schon beschriebenen anderen Abschnitten des Gehörbläschens.“

Als karakteristiek beeld geeft hy daarby een plaat van dit orgaantje by *Triton agnaticus*. Als men deze afbeelding bekykt, kan men zien, dat hier een *crista* afgebeeld is. Terwyl nu Kuhn hier precies de plaats beschryft, waar by amphibien de *crista quarta* gevonden wordt, geeft hy dit orgaantje ook den naam van *crista*, nog niet wetende, dat dit hetzelfde eindorgaantje is, dat hy by den snoek den naam „*macula*“ gaf.

Nog eenige jaren later beschryft Kuhn het gehoororgaan der reptielen en zegt dan, dat hy nu een eindorgaantje gevonden heeft, op den bodem van den *utriculus*, dicht by de *ampulla frontalis* (-posterior), dat tol toen, door geen ander beschreven zou zyn. De bouw van dit orgaan leek volgens hem op die der *macula utriculi* doch, behalve haren, zag hy er nooit

een otolith op. Iets later erkent hy echter, dat Retzius dit orgaantje het eerst by de beenvisschen beschreven heeft en vindt dan ook, dat het gelykt op het door Retzius beschreven orgaan. Ten slotte komt hy in het verloop zyner publicatie tot de conclusie, dat de vroeger door hem beschreven *crista partis initialis cochleae*, dezelfde is als de *papilla basillaris Retzii*, welke naam later weer veranderd is in *macula neglecta*. Kuhn noemt dus hetzelfde eindorgaantje, door hem by drie verschillende diergroepen gezien, afwisselend *macula* en *crista*. Terwyl men gedurende langen tyd op gezag van Retzius aannam, dat de *macula neglecta* niet by zoogdieren meer voorkwam, kon in 1904 Alexander ⁽¹⁾ voor het eerst aantoonen, dat dit niet altyd opging. De bouw en de ontwikkeling van het inwendig gehoororgaan van de mieregels (*echidna aculeata*) beschryvende, geeft hy een teekening, waarop een lichte heuvelvorm te zien is. Hy zegt, nadat hy het over een „*Epithelhügel*“ gehad heeft: „Die freien Enden der Haarfortsätze sind in einer gestreiften eosinroten Zone eingesenkt. Statolithen sind daran nicht erkennbar.“ Alweder ziet men, dat ook Alexander het orgaan als een *macula* beschouwt, terwijl hy daarby een beschrijving en afbeelding geeft, die sterk aan een *crista* doen denken.

Later vindt Alexander ⁽²⁾ hetzelfde by het vliezig labrynth van de mol. Na Alexander was het Stütz ⁽¹⁵⁾ die verschillende gehoororganen onderzocht heeft en daarby zyn speciale aandacht gewyd heeft aan de z. g. *macula neglecta*. In opdracht van zyn chef, Prof. Wittmaack, onderzocht hy 100 series van labrynth van den mensch en vond in den *utricleus* dicht by de *ampulla posterior*, vanaf de inmondingsplaats van den *ductus endolymphaticus* verloopend, een kam, bekleed met epitheel, dat veel op *cylinderepitheel* leek en veel overeenkomst had met het epitheel der andere *cristae acusticae*. By groote vergrooting, zou het onderscheid zonder nadere beschouwing der omgeving zelfs niet te zien zyn. Op den bodem van den *utricleus* zou dit kammetje hooger worden, daar andere weefsel-elementen aan de vorming ervan meededen. Hy ziet in deze „*Gewebsformation*“ een overblyfsel der *macula neglecta*. „Der Umstand, daß diese *Epithelhügel* mehr dem *Rapheepithel* der

Cristae acusticae als dem der *Maculae* gleichen, steht hiermit nicht im Widerspruch“, meent Stütz, „auch die ausgebildete sogenannte *Macula neglecta* der Vögel und Reptilien ähnelt in ihrem Aufbau mehr den *Cristae acusticae*.“

Deze uitspraak zou ook reeds Wittmaack⁽¹⁶⁾ gedaan hebben tydens eene verhandeling voor de „Duitsche Otologen-Vereeniging“, waar hy het gehoororgaan der vogels en reptielen besprak. Bovendien merkt Stütz op, dat deze „macula“ geen otolithen membraan bezit, „vielmehr eher ein der Cupula ähnliches Gebilde.“ Ofschoon hy dus nu zegt, by sterke vergrooting geen verschil te zien tusschen den bouw van een crista en deze vormsels, blyft hy ze toch „macula“ noemen.

Merkwaardig is een publicatie van Kolmer⁽⁷⁾, ongeveer in denzelfden tyd verschenen, als die van Benjamins, en waarin hy een beschryving geeft van het gehoororgaan van enkele insectievoren (mol, egel en spitsmuis). Aan de beschryving van een in den recessus utriculi gelegen kleine *macula neglecta* by de mol voegt hy een mooie afbeelding van een crista toe. Daarby schryft hy: „Otolithen fanden sich auf der Gallerte dieser *Macula* nicht, trotzdem sie sonst in den *Maculae* derselben Labyrinth wohl erhalten waren. Da die *Macula neglecta* sich von der *Crista-Anlage* ableitet, so müßte man sie eigentlich als „*Crista neglecta*“ bezeichnen, um ihre Zugehörigkeit zu den nicht otolithen tragenden Apparaten zu kennzeichnen.“

Ook by egel en spitsmuis vond hy iets dergelyks.

Tot de latere onderzoekers van ons orgaantje behooren o. a. ook 2 Japanners, n. l. Okajima⁽¹³⁾ en Asai⁽³⁾. De eerste onderzocht het by visschen, amphibiën, reptilien en vogels.

Hoewel hy neerschryft „Auch die ausgebildete s. g. *Macula neglecta* der Vögel und Reptilien ähnelt in ihrem Aufbau eigentlich mehr den *Cristae acusticae*. Wie diese findet sie sich auf einer leistenförmigen Erhebung und zeigt infolge dessen auch einen ganz analogen Aufbau ihrer Raphe. Auch in ihrer Deckschicht unterscheidet sie sich in sofern von der der *Maculae*, als sie eine Otolithen-Membran nicht besitzt, vielmehr eher ein der Cupula ähnliches Gebilde,“ gaat hy toch niet over het orgaantje

verder als *crista* te beschouwen, doch schryft in zyne verhandelingen steeds over de „*Macula*“ *neglecta*.

Wat Asai⁽³⁾ betreft, deze drukt zich positiever uit in zyn publicatie over het vliezig labyrinth van de pad (*Bufo Vulgaris*) en kikvorsch (*Rana Esculenta*) en schryft o. a. „es ist zu verwundern, daß die Nervenendstelle der Pars neglecta von den bisherigen Forschern überhaupt als eine *Macula* beschrieben wurde“. In het verdere verloop van zyn verhandeling geeft hy op verschillende plaatsen een bevestiging van de bevindingen van Benjamins, naar wiens publicatie hy dan verwyst.

Wy zien uit het voorgaande, dat vrywel de meeste onderzoekers opgemerkt hebben by de z. g. *Macula neglecta* eigenlyk met een *crista* te doen te hebben, doch onder den indruk van de groote autoriteit van Retzius de consequenties van hunne bevindingen niet hebben aanvaard. Slechts de latere onderzoekers spreken zich wat duidelyker hieromtrent uit, terwyl het aan Benjamins is mogen gelukken om een overtuigend bewys te leveren voor de aanwezigheid by een zeker aantal dieren van een vierde *crista*, inplaats van de *macula neglecta* van Retzius.

§ 2. Enkele gegevens uit de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan.

Uit de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgaan zyn hieronder slechts die gegevens vermeld, welke op eenige wyze samenhangen met het onderwerp van dit proefschrift. Zy zyn grootendeels ontleend aan de monografie van Krause⁽⁹⁾ terwyl ook eigen waarneming my by de samenstelling kon helpen.

Als in een bepaald stadium in de ontwikkeling van het gehoororgaan zich de ductus endolymphaticus uit het primitieve gehoorblaasje gevormd heeft, treedt spoedig daarop door insnoering aan de ventrale zyde van het gehoorblaasje een scheiding op in twee deelen, welke voorloopig nog in wyde communicatie met elkaar staan.

De twee deelen worden onderscheiden als *pars superior* en *pars inferior*. Uit de *pars superior* ontstaan *utriculus* en half cirkelformige kanalen en uit de *pars inferior*: *sacculus*,

lagena en cochlea. Als wy de verschillende platen en doorsneden, welke Krause in zyn standaardwerk geeft, bekyken, mogen wy aannemen, dat in een jong stadium by de dieren, die een ductus endolymphaticus bezitten, de inmondingsplaats van dit kanaal ligt op de grens tusschen sacculus en utriculus. In een later stadium is dit tengevolge van het tusschenschuiven van mesenchym niet meer het geval.

In het begin is de communicatie tusschen pars superior en inferior nog wyd, doch later wordt deze nauwer, doordat de randen van den bodem van den utriculus elkaar naderen. Als nu in een later ontwikkelingsstadium utriculus en sacculus zich meer en meer weer van elkaar verwyderen, wordt deze verbinding tusschen utriculus en sacculus buisvormig of verdwynt geheel, zooals by de baars. By hogere dieren krygen wy daarby tevens een tusschenwoekering van bindweefsel van den tegenoverliggenden utriculus-sacculus-wand, en wordt de buisvormige verbinding in twee deelen gesplitst, die elk aan de eene zyde met een der beide otolithenzakjes verbonden zyn en aan de andere in elkaar overgaan. By lagere dieren vormt zich aan de onderzyde van den sacculus een uitstulping, lagena genaamd. Daar ter plaatse vormt zich hooger op in de dierreeks van af de Sauropsiden het eigenlyke gehoororgaan, de cochlea, terwyl daarby tevens tot aan de zoogdierreeks toe onder in de cochlea nog de lagena behouden blyft. By de zoogdieren zelf mist men de lagena.

Het epitheel, dat de sacculus en utriculus bekleedt, is in een jong ontwikkelingsstadium nog niet gedifferentieerd. Vry spoedig echter vindt men aan den medialen utriculus- en sacculuswand als eerste aanduiding van zintuigepitheliën een meerlagig epitheel, dat later blykt den moederbodem te zullen vormen voor de verschillende eindorganen. Voor ons doel is het belangryk, na te gaan, welke organen uit sacculus en utriculus hun oorsprong nemen. Van de macula sacculi nu snoeren zich af het epitheel voor de lagena en de cochlea. Wat den utriculus betreft het volgende: zooals hiervóór vermeld, ontwikkelen zich uit dezen pars superior van het vliezige labyrinth de booggangen. Nog vóór dat door een eigenaardig

ontwikkelingsproces zich de booggangen duidelyk afteekenen, is reeds een verwyding aanwezig op drie plaatsen van den utriculus, dat zyn de toekomstige ampullae der booggangen. In deze ampullae nu zyn reeds in een betrekkelyk vroeg stadium epitheel-verdikkingen te zien, die later de cristae zullen vormen. By de meeste dieren is het meerlagige epitheel der drie cristae in een jong stadium in verbinding te zien met het hooge epitheel van de macula utriculi, waaruit volgt, dat voor deze dieren deze macula utriculi den moederbodem vormt voor de cristae der booggangen. Het eerste van de cristae ontwikkelt zich die van den canalis verticalis posterior en dan die van het voorste verticale kanaal en het laatst de crista canalis horizontalis. Verder is het nog van belang voor ons onderwerp te weten, dat in een vroeg stadium de crista-epitheliën niet altyd in heuvelvorm te zien zyn of liggen op een verhooging of plooi van den vliezigen wand, zooals by het volwassen dier, doch vlak uitgespreid kunnen zyn of zelfs in een schotelvormige verdieping liggen kunnen. In dit stadium ontbreken de lange cupula-haren nog geheel, en zyn de cristae slechts van de maculae te onderscheiden door de aanwezigheid van otokoniën op de laatste, welke kristalletjes reeds in een zeer vroeg stadium zich vormen. Het ontstaan van de cupula-haren op de cristae is nu by de verschillende diersoorten niet aan dezelfde ontwikkelingsstadiën gebonden. Wy zullen in het laatste hoofdstuk zien, op welke wyze zich de crista quarta vormt en in welke periode van het embryonale leven zich het afsplitsingsproces voltrekt. In het volgende hoofdstuk zullen wy eerst eens nagaan, welke gegevens daaromtrent uit de literatuur te putten zyn.

LITERATUUR BY HOOFDSTUK I.

1. G. *Alexander*, Zool. Forschungsreisen v. Semon. Bd. 3 T. 2 Lief. 1, 1904.
 2. G. *Alexander*, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 38, 1905.
 3. *Asai*, Mitteilungen aus der Mediz. Fakultät der Kais. Univ. Tokio Bd. XIX, 1918.
 4. a) C. E. *Benjamins*, Ned. Tydschr. v. Geneesk. 1913, eerste helft No. 23.
 b) C. E. *Benjamins*, Zeitschr. f. Ohrenhelik. Bd. 68 Bl. 101, 1913.
 5. *Bielschowsky* u. *Brühl*, Archiv. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 71, 1908.
 6. H. *Held*, Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße. Abhandl. der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 29, 1906.
 7. *Kolmer*, Sitzungsberichte der Mathem. Naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Bd. 122/III. 1913.
 8. *Kolmer*, Archiv. f. Mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 70, 1907.
 9. *Krause*, Handbuch der Entw.-Lehre (Entw.-Gesch. d. Gehörorgans) von *Hertwig*.
 10. *Kuhn*, Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 14, 1877.
 11. *id.* „ „ „ „ „ 17, 1880.
 12. *id.* „ „ „ „ „ 20, 1882.
 13. *Okajima*, Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XXI, 1913.
 14. *Retzius*, Studien über den Bau des Gehörlabyrinthes, Stockholm 1872.
 15. L. *Stütz*, Morphol. Jahrb. Bd. XLIV Heft 3, 1912.
 16. *Wittmaack*, Sitzungsber. d. Deutschen Otol. Gesellsch. 1911.
 17. C. *Winkler*, Arch. Néerland. d. physiol. de l'homme et des animaux, 1918.
-

HOOFDSTUK II.

Nadere gegevens uit de literatuur omtrent de ontwikkeling van de crista quarta, tevens over de innervatie van het orgaan.

§ 1. Over de ontwikkeling der crista quarta of volgens de nomenclatuur der verschillende schryvers „macula neglecta“, is tot nog toe niet veel geschreven, daar er weinig aandacht door de verschillende onderzoekers hieraan besteed is. Van de weinigen, die geprobeerd hebben, de ontwikkeling van dit orgaantje na te gaan, loopen bovendien de meeningen zeer uiteen. Krause (⁷), de meest gezaghebbende, zegt, in het „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelliere“ van Oskar Hertwig, waarin hy de ontwikkeling van het gehoororgaan behandelt, dat van het gemeenschappelyk neuroepitheel der Utriculus-sacculus wand, by de scheiding van het utriculaire en sacculaire deel een stukje „abgesprengt“ wordt en hieruit de „macula“ neglecta ontstaat. Hy laat dus in het midden of de moederbodem van ons orgaan aan den sacculus of aan den utriculus toebehoort.

Hoewel Retzius (¹²) dit niet aan jonge stadiën nagegaan heeft, meent hy, op grond van de gemeenschappelyke innervatie, dat de macula neglecta uit de crista posterior ontstaat. Later heeft Alexander (¹) dit nagegaan, en toen by een buideldier, in een jong stadium, de z. g. macula neglecta in den Sinus utriculi posterior gevonden dicht by de ampulla posterior. Door deze ligging en bovendien omdat de innervatie van de macula neglecta door een takje van den ramus ampullar. post. zou geschieden, kwam hy tot de conclusie, dat de crista posterior den moederbodem vormde voor de macula neglecta. Daar hy

de overgangsstadiën niet tot zyne beschikking had en het door hem genoemde dus niet in zyne preparaten gezien heeft, blijft dit slechts een vermoeden van hem. In een vroeger stuk ⁽²⁾ had hy al eens gemeend, dat by het konyn mogelyk de embryonale macula ductus reunientis de „vergeblich gesuchte Macula neglecta Retzii“ zou kunnen zyn. Een belangryke bydrage voor de kennis van de ontwikkeling van ons orgaan leverde Fleissig ⁽⁶⁾. Een moeilykheid in de beoordeeling van zyne resultaten brengt de tegenspraak die er in de deelen van zyne verhandeling te lezen is. Terwyl het eerste deel van zyn onderzoek by de gecko geschied is, schryft hy onder het hoofdje: „Die Entwicklung der Maculae neglectae“ zeer duidelyk, dat deze uit den sacculus ontspringt. Immers in stadium 7, lengte 7 mm vindt hy „Die Anlage der „Macula neglecta“ steht mit der Macula Sacculi in ununterbrochenem Zusammenhang; dagegen verbindet sie mit dem Epithel der Ampulla post. nur mehr eine indifferente, wenn auch etwas höhere Epithelbrücke“. In stadium 8, lengte 8 mm ziet hy „durch das foramen utriculo-sacculare hindurch geht die Macula sacculi ohne jede Grenze in die Anlage der Macula neglecta über“. De macula neglecta is dus volgens Fleissig gelegen in den Utriculus, doch door neuro-epitheel verbonden met de macula sacculi. Een ander beeld van de ontwikkeling van de macula neglecta krygt men, als men het gedeelte leest, dat onder het hoofd: „Ueber einen Streifen hohen Epithels an der lateralen Wand des embryonalen Reptilien- und Säugerlabyrinthes“ geschreven staat. Onder meer lezen wy daar: „Die lange Persistenz dieses hohen Epithelstreifens bei bereits vollkommener Abflachung der indifferenten Wandteile und sein Zusammenhang mit der Anlage der Macula neglecta (cursiveering van my) legte den Gedanken nahe, daß es sich hier um ein der Macula neglecta angehöriges Neuro-epithel handle. Mit Rücksicht darauf und in der Hoffnung, eine embryonale Anlage dieser Nervenendstelle zu finden, untersog ich auch das Labyrinth der Säuger daraufhin einer Untersuchung, welche ergab, daß sich auch bei dieser Ordnung im Bereich der hinteren Bogentasche an der lateralen Labyrinthwand ein von der Umgebung scharf abgegrenzter, auffallend

hoher Epithelstreifen nachweisen läßt“. Fleissig vindt by de rat de verhoudingen zeer duidelyk „Bei einem Rattenembryo von 11 mm Scheitelsteißeblänge sind alle 3 Bogengänge abgeschnürt. Die laterale Wand des Crus commune verdickt sich schon bald unterhalb der Spitze und ragt hügel förmig in das Lumen hinein, das dadurch einer Sickelform ähnlich wird. Die Verdickung liegt oben in der Mitte der lateralen Wand, nähert sich aber in ihrem Zuge nach abwärts dem hinteren Rande des Crus und geht schließlich wieder auf die Furche über, welche zwischen Mündungsteil des horizontalen Kanales und dem Utriculus verläuft. Der Streifen ist sehr hoch, das Epithel der Umgebung bereits wesentlich niedriger. Die Bildung erinnert nach der Form an eine Crista ampullaris“. Hy kon deze epitheelheuvel verder vinden by embryonen van het varken, konyn, hert en de kat, mol en mensch. Ik heb zyn beschryving uitvoerig weergegeven om:

1. den samenhang met den aanleg van de z. g. macula neglecta aan te streepen.
2. de ligging in den utriculus nader aan te duiden, waaruit blykt, dat onze crista quarta wat plaats betreft ermede overeenkomt.

Wy zyn dus voor de moeilykheid geplaatst, uit het onderzoek van Fleissig niet te kunnen beslissen of by de Gecko de crista quarta uit het sacculus- of uit het utriculus-neuroepitheel ontstaat. Voor de andere dieren geldt het eerste deel van zyn onderzoek niet en kunnen wy den aanleg in den utriculus localiseeren. Eenige jaren later werd over de ontwikkeling van de macula neglecta geschreven door Okajima (⁹ en ¹⁰).

Deze onderzocht haar by een amphibie (hynobius, een salamandersoort) en by een beenvisch (salmo). By beide kon hy de ontwikkeling uit de pars inferior labyrinthi, dus uit het neuro-epitheel van den sacculus vaststellen.

By den salamander ligt het orgaantje in den sacculus, doch by de visch in den utriculus, toch geldt ook by deze laatste „daß die zweigeteilte Macula neglecta ebenfalls aus dem Neuro-epithel der Pars inferior labyrinthi ableitbar ist.“

Benjamins⁽⁵⁾ onderzocht de ontwikkeling by een visch (belone acus) en drie zoogdieren (egel, varken en tarsius spectrum). Hy komt tot de slotsom, dat by de visch de crista quarta zich ontwikkelt uit het neuro-epitheel van den sacculus en by de drie zoogdieren uit het utriculus-epitheel op de wyze als door Fleissig beschreven is voor zyn „Streifen hohen Epithels“.

Hy wyst op het feit, dat de differentieering van de crista quarta in een later stadium plaats vindt dan die van de cristae ampullarum. Nog twee schryvers moet ik thans aanhalen, n. l. Wenig⁽¹⁴⁾, die de macula neglecta by een amphibie, de pelobates (knoflookpad) onderzocht en vond, dat het orgaan uit het sacculaire deel ontstaat. Hy schryft o. a. „Der utriculare Bezirk bei Pelobates gibt also nur den drei Sinnesflecken den Ursprung: der Crista ant., der Crista ext. und der Macula utriculi, dem saccularen Teil fallen alle übrigen zu: die Crista post., die Macula sacculi, die Papilla lagenae, die Papilla basilaris und die Macula neglecta“. Op het eenige, hierop betrekking hebbend plaatje is duidelyk de samenhang van crista quarta en sacculus-macula te zien.

Kudo⁽⁸⁾ onderzocht een slangensoort *Trigonocephalus Japonicus*, en komt tot de slotsom, dat het orgaan stamt uit de pars inferior: „Is clearly derived from the macula partis inferioris sive sacculi“. Zyn beschryving berust op 4 embryonale en 1 volwassen stadium.

Vatten wy samen, wat ik in de literatuur heb kunnen vinden, dan kunnen wy vermelden dat:

Retzius en Alexander denken aan een ontstaan uit het neuro-epitheel van de crista posterior, zonder dat zy bewyzen hiervoor hebben kunnen bybrengen.

Krause zich onbestemd uitlaat.

Fleissig voor het Gecko-labyrinth in het eerste deel van zyn stuk den sacculus als moederbodem aangeeft en in het tweede deel den utriculus. Voor vier zoogdieren en den mensch echter alleen den utriculus.

Okajima geeft als moederbodem aan het neuro-epitheel van den sacculus n. l. by een salamander en een beenvisch.

Benjamins vindt hetzelfde by een beenvisch, doch by drie zoogdieren meent hy den oorsprong in den utriculus te mogen localiseeren.

Wenig vindt den oorsprong van het orgaantje in het sacculaire deel by een amphibie, *Pelobates*.

Kudo evenzoo by een slang.

§ 2. In nauw verband met de ontwikkeling der crista quarta staat de innervatie van dit orgaan in hare verhouding tot die der andere zintuigelementen. Als wy nu eerst eens nagaan, wat Retzius⁽¹²⁾ ons hieromtrent by de verschillende diersoorten leert, dan zien wy, dat de nervus acusticus zich by alle dierklassen in twee takken splitst, de ramus anterior en ramus posterior. In het algemeen gesproken geeft de ramus anterior takjes af voor de crista anterior en horizontalis en tevens voor de macula utriculi, terwyl de ramus posterior de eindorganen van den pars-inferior van het labyrinth verzorgt, d. z. crista posterior, macula sacculi, macula lagenae en by hoogere dieren de cochlea-elementen.

De innervatie van de macula sacculi en crista quarta vertoont echter by de verschillende diergroepen eenige variatie. Zoo stammen de vezels voor de macula sacculi by de ganoiden, urodelen, vogels en zoogdieren uitsluitend uit den ramus posterior, terwyl by de teleostei en reptiliën de zenuw, voor de macula sacculi bestemd, ook vezels ontvangt van den ramus anterior. Volgens Retzius nemen de anuren een aparte plaats in, wat de innervatie der macula sacculi betreft, waar deze macula hare vezels uitsluitend van den ramus anterior ontvangt. Wat nu de innervatie der crista quarta betreft, de vezels voor dit orgaan bestemd, stammen in hoofdzaak van het zenuwtakje voor de crista posterior, welke weer ontspringt uit den ramus posterior. Eene uitzondering wordt hierop gemaakt by de amphibiën, by wie het takje voor de crista quarta zelfstandig ontspringt uit den ramus posterior. By zoogdieren vond Retzius zyne macula neglecta niet, dus kan men over de innervatie niets vinden. By deze diergroep is de vezelbundel voor de cochlea bestemd en uit den ramus posterior stammend, vaak

zeer groot; Retzius geeft aan dat deze tak soms wel *Ramus inferior* genoemd wordt, terwyl dan de beide takken voor de *macula sacculi* en *crista posterior*, *ramus medius* genoemd worden. In het hierby gevoegde schema kan men de verschillende innervatie-vormen, zooals Retzius die beschryft, weervinden en vergelyken met die der andere onderzoekers.

Na Retzius was het Voit⁽¹³⁾ die in 1907, aan de hand van seriesneden van embryologisch zoogdiermateriaal de innervatie van de eindorganen van het vliezig labrynth naging. In de eerste plaats wist hy er op, dat door de draaiing van de deelen van het labrynth de *octavus* takken geworden zyn tot een *ramus superior* (ant.) en *inferior* (post.). Hy vindt dezelfde verhoudingen voor zoogdieren als Retzius, met dit verschil echter, dat by het Konyn, de Mol en enkele andere zoogdieren de *sacculus* zoowel uit den *ramus superior* als uit den *ramus inferior* geïnnerveerd wordt. Het voorste deel van de *macula sacculi* ontvangt zyn zenuwvezelen uit den *ramus anterior*, het achterste deel uit den *ramus inferior*. Alleen by *Echidna aculeata* vindt Voit geen *ramulus saccularis superior*.

Over de innervatie der *crista quarta* (of *macula neglecta*) rept Voit in het geheel niet. De bevindingen van Voit zyn in 1918 bevestigd door Oort⁽¹⁴⁾ die by zyne onderzoekingen naar de vertakkingen van den *n. octavus* by *Lepus*, *Felis domesticus*, *Capra hircus*, *Mus rattus* en *Homo*, dezelfde verhoudingen vond. Hy zag bovendien, dat er nog een verbinding bestaat tusschen den *ramulus saccularis* (komende uit den *ramus posterior*) en de vezelen, die den *n. cochlearis* vormen.

In het handboek van Winkler⁽¹⁵⁾ vinden wy slechts de verhoudingen by den mensch weergegeven. Over de innervatie van den *sacculus* wordt opgegeven, dat de daarvan stammende vezelen zich vereenigen met die, uit het slakkenhuis komende, tesamen den *n. cochlearis* vormend, terwyl de *utricle* en het booggangenstelsel hun vezelen uitzenden naar den proximalen zenuwtak van de *N. Octavus*, welke tak de eigenlyke *n. vestibularis* vormt.

Eindelyk wil ik hier vermelden, wat ik by Ariëns Kappers^(3 en 4) vond. Dit doe ik met genoegen, daar hy van

de latere schryvers de eerste is, die den naam „macula neglecta“ laat varen, en in zyn werk er op wylt, dat men spreken moet van een „crista“ neglecta.

In het algemeen is Ariëns Kappers het, wat de zenuwverzorging van het gehoor- en evenwichtsorgaan betreft, met de bevindingen van Retzius eens, behoudens enkele uitzonderingen. Zoo ontspringt volgens dezen schryver, het zenuwbundeltje voor de crista quarta ook by de teleostiers, reptilien, vogels en zoogdieren als een zelfstandig takje uit den ramus inferior van den n. acusticus. Wat de innervatie van de macula sacculi betreft, vindt Ariëns Kappers in tegenstelling met Retzius, dat deze hare vezels uitsluitend van den ramus inferior ontvangt by de teleostiers en reptilien, terwyl hy, wat de zoogdieren betreft, het eens is met de bevindingen van Voit.

Ik ben over de perifere zenuwverzorging van het octavusgebied wat uitvoeriger geweest, omdat uit de saamenhoorigheid van de zenuwtakjes van de macula neglecta met die van andere eindorganen, door Retzius, Alexander, en anderen, gevolgtrekkingen gemaakt zyn over de afhankelijkheid der ontwikkeling van ons orgaantje van de zintuig epitheliën dier medegeinnerveerde organen.

Wy zullen in het volgende hoofdstuk zien, dat die gevolgtrekkingen niet juist zyn geweest.

LITERATUUR BY HOOFDSTUK II.

1. *G. Alexander*, Zool. Forschungsreisen v. Semon Bd. 3, Teil 2, Heft 1, 1904.
 2. *G. Alexander*, Denkschr. der Mathem. Naturw. Classe der Kaiserl. Acad. d. Wissensch. Wien 1900.
 3. *C. U. Ariëns Kappers*, Die vergleichende Anatomie des Nerven-Systems der Wirbeltiere und des Menschen, Bd. 1, 1920.
 4. *C. U. Ariëns Kappers*, Ned. Tydschr. v. Geneesk. 1916, deel II.
 5. *C. E. Benjamins*, Zeitschr. für Ohrenheilkunde, Bd. 68, 1913.
 6. *J. Fleissig*, Anatom. Hefte, Bd. 37, Heft 1, 1908.
 7. *R. Krause*, Entw.-Geschichte des Gehörorgans in Hertwigs Handbuch der Entw.-Lehre, 1901.
 8. *T. Kudo*, Journ. Comp. Neurol., Bd. 29, 1918, p. 291.
 9. *Okajima*, Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. XXI, 1913.
 10. *idem* Anat. Anzeiger, Bd. 40, 1912.
 11. *H. Oort*, Anat. Anzeiger, Bd. 51, 1918.
 12. *G. Retzius*, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, 1881.
 13. *M. Voit*, Anat. Anzeiger, Bd. 31, 1907.
 14. *J. Wenig*, Morphologisches Jahrbuch 1913, Bd. 45, blz. 295.
 15. *C. Winkler*, Handboek der Neurologie, deel II, 1920.
-

HOOFDSTUK III.

§ 1. Methode van Onderzoek.

Uit den aard der zaak is men voor een onderzoek als het myne, waarby zoovele doorsnedenreeksen benoodigd zyn van verschillende ontwikkelingsstadiën, aangewezen op materiaal, dat men niet of slechts gedeeltelyk zelf heeft kunnen behandelen en bewerken. Alleen in geval men over de embryonale ontwikkeling zelf regelend op kan treden, zooals by het bebroeden van kippeneieren in den incubator of by het beschikken over muizen-kolonies, kan het materiaal geheel naar eigen verkiezing verzorgd worden. In dit geval werden de embryonen onmiddellyk gefixeerd met geneutraliseerde 10 % formaline oplossing, gevolgd door Zenkersche vloeistof en daarna op de gewone wyze behandeld met de opeenvolgende alcoholsterkten en xylol, om ten slotte ingebed te worden in paraffine. De oudere exemplaren werden eerst ontkalkt met salpeterzuur en na spoelen en ontzuren ingebed in celloidine.

Van verschillende exemplaren uit de verzameling van het Embryologisch Instituut van Dr. de Lange was de voorgeschiedenis niet bekend, daar zy stamden uit vroegeren tyd. Zy waren thans geconserveerd in 96 % alcohol.

Zoowel van de paraffine- als van de celloidine-preparaten werden ononderbroken doorsnedenreeksen gemaakt, meestal in horizontale richting, maar ook wel in frontale. De preparaten werden op de gebruikelijke wyze gekleurd met haematoxyline van Ehrlich, en eosine. Ik was zoo gelukkig om naast myn zelfgemaakte reeksen een aantal aan te treffen in de beide embryologische instituten en in het Anatomisch Instituut en hiervan een dankbaar gebruik te mogen maken.

Deze aanvulling heeft my in staat gesteld, van alle vyf diergroepen een of meer vertegenwoordigers te kunnen onderzoeken.

Dat het samenvoegen van al dat materiaal inderdaad een gelukkige omstandigheid is geweest, moge spreken uit het feit, dat men voor een dergelyk onderzoek van één bepaald dier soms vyf, zes of meer volledige reeksen noodig heeft om het verlangde stadium te kunnen opsporen. By deze doorsnede-reeksen waren behalve in horizontale of frontale richting ook wel enkele in sagittale richting vervaardigd, waardoor een goed overzicht verkregen kan worden van de ligging van ons orgaantje.

Wat de dikte der gebruikte preparaten van myzelf en anderen betreft, die varieerde voor de celloidine-doorsneden tusschen 20 en 45 mikron, terwyl de paraffine-preparaten steeds 10 mikron dik waren.

By myn onderzoek maakte ik gebruik van een grooter aantal doorsnedenreeksen, dan men hieronder vermeld vindt. Ik heb echter alleen die opgegeven, welke voor myn beschrijving noodig waren en b. v. de jongste stadiën of verschillende tusschenstadiën niet vermeld.

§ 2. De ontwikkeling der crista quarta by de visschen.

Door de onderzoekingen van Retzius, in verband met de mededeelingen van Benjamins, die eveneens vele vischsoorten onderzocht, is het bekend, dat byna alle beenvisschen een crista quarta bezitten.

By de platvisschen is dit orgaantje niet aangetoond kunnen worden. By de kraakbeenvisschen, haaien en roggen, die een eigenaardige afwyking van het booggangstelsel hebben, is in het kanaaltje, dat by hen de van de rest afgescheiden canalis posterior met den utriculus verbindt, een goed gevormde macula met otolith to vinden, terwyl by de inmonding van dit kanaaltje in den utriculus een mooi kammetje met zintuig-epitheel te zien is. Of dit de crista quarta is, is niet met zekerheid te zeggen.

Door den aard van het my ter beschikking staande materiaal moet ik van de klasse der visschen de Cyclostomen, Selachiers, Chondrostei en Dypnoi verder buiten beschouwing laten, en

my beperken tot de teleostei, de beenvisschen, waarvan bekend is, dat byna alle een crista quarta bezitten. Van deze groep kon ik in de verzameling van het Embryologisch Instituut, onder beheer van Dr. de Lange, een volledige reeks vinden van *Belone acus*, dezelfde preparaten, waaraan Benjamins ook zyn studiën maakte.

In den tusschen diens onderzoek en het myne verloopenden tyd, is de kleuring der preparaten dermate achteruit gegaan, dat zy zich niet meer voor fotografische weergave leenen en ik my heb moeten tevredenstellen met teekeningen. Bovendien bleek, dat in deze oude preparaten geen duidelyke cupula meer op de cristae te onderscheiden is, terwyl Benjamins de aanwezigheid daarvan in zyn beschryving vermeldt. Dit is van belang voor het waardeeren van myn teekeningen. Ten einde beter de ontwikkeling der crista quarta te kunnen volgen, is het zaak, eerst de ligging van het orgaanje in een ouder stadium na te gaan. Het oudste, my ten dienste staande exemplaar, was één van 75 mm lengte (No. 683), waarvan sagittale doorsneden vervaardigd zyn. Hierin komen wy op een bepaalde plaats, gelegen in den sinus utriculi posterior, een fraai zintuigheuveltje tegen, dat geheel beantwoordt aan den vorm en ligging eener crista quarta, zooals die by volwassen exemplaren beschreven is en door my gezien zyn in de preparaten van de verzameling in het bezit van Dr. Benjamins. Alleen kunnen wy, zooals hierboven uiteengezet, geen duidelyke cupula onderscheiden. Het hierop volgende stadium is van 58 mm lengte en vertoont geheel hetzelfde beeld als het voorgaande. In een ietwat jonger stadium, een embryo van 44 mm lengte, zyn dezelfde verhoudingen te zien, echter in beteren vorm bewaard, vandaar dat ik myne teekeningen naar dit exemplaar vervaardigd heb, en thans de nauwkeurige beschryving hiernaar doe volgen.

Doorloopen wy de preparatenreeks in lateraal-mediaal-waartsche richting, dan komen wy achtereenvolgens eerst het horizontale kanaal tegen, dan de ampulla horizontalis met crista horizontalis, de ampulla anterior met crista anterior, den utriculus, het crus commune en de canalis posterior. Een doorsnede van

den sacculus komt nu ook in het gezichtsveld. Nog verder mediaalwaarts gaande ziet men dan de crista posterior verschynen, de sacculus wordt grooter en de doorsneden van sacculus en utriculus beginnen elkaar te naderen. Eindelyk heeft de sacculus zich vereenigd met den utriculus en worden beide door een wyd kanaal met elkaar verbonden. Zoowel in sacculus als utriculus is duidelyk de vorming van een otolith waar te nemen, die in de nabyheid van het macula epitheel ligt. Nadat de canalis horizontalis met zyn achterste been en de canalis anterior in den utriculus uitgemondd zyn, ziet men op den bodem van den utriculus dicht by den ductus utriculo-saccularis, een mooi zintuigheuveeltje, waarheen fyne zenuw-elementen gaan (Zie fig. 1). Ofschoon ook dit eindorgaantje de cupula-haren mist, evenals de andere cristae in dit preparaat, ziet men er toch de crista-bouw aan, het bestaat n. l. uit meerlagig zintuig-epitheel, is op een verhevenheid gelegen, terwyl de bovenrand convex is.

Trouwens uit de beschryving van Benjamins weten wy, dat vroeger de cupula in deze preparaten wel te herkennen was. Verder mediaalwaarts gaande zien wy het orgaantje kleiner worden om ten slotte te verdwynen. Wy hebben hier dus te maken met een crista quarta, die nog op dezelfde wyze geplaatst is als by het volgroeide dier. Thans kunnen wy overgaan tot het bestudeeren van jongere stadiën.

Het eerst komen wy dan tegen een embryo van 28 mm lengte, waarvan eveneens sagittale doorsneden gemaakt zyn. Wy zien in deze reeks voor het eerst, uit welk gedeelte van het zintuig-epitheel de crista quarta haar oorsprong neemt. Fraaier nog is dit te zien aan een iets jonger exemplaar van 22 mm lengte en de beelden hiervan wil ik dan ook als voorbeeld hier nader beschryven. Volgen wy de doorsnedenreeks van buiten naar binnen, dan vinden wy in een gegeven preparaat de crista quarta aan den medialen wand van den utriculus terug, op den bodem in de nabyheid van den ductus utriculo-saccularis. In fig. 2 vinden wy een en ander geïllustreerd.

De doorsnede stelt in het bovendeel by u den utriculus voor, die in wyde gemeenschap staat met den sacculus (s).

Ter linkerzyde ziet men de macula sacculi (m. s.) waarheen zenuw-elementen gaan en waarboven de otolith (0) te zien is. Aan de rechterzyde nu vindt men op een verhevenheid gezeteld de crista quarta, zonder cupula-haren, doch voorzien van zenuwtakjes. Het orgaantje ligt in deze doorsnede nog grootendeels aan de utriculaire zyde van de gemeenschappelyke holte. Vervolgen wy de reeks, dan vinden wy eenige preparaten verder (fig. 3) dezelfde elementen terug. De macula sacculi is echter veel omvangryker en haar epitheel nadert dat van de crista quarta. Nog verder mediaal hiervan ziet men in de doorsnede hiervan eindelyk contact tusschen de epithelien van macula sacculi en crista quarta, beide echter nog gescheiden door de grensvlakken der cellen. Eén doorsnede verder is ten slotte de bewyzende directe samenhang van de epithelien te zien (zie fig. 4).

Van belang is het om nog jongere stadiën op dit ontwikkelingsmechanisme te onderzoeken. Daarvoor stonden my twee reeksen ter beschikking. Eén van een embryo van 15 mm en één van 9 mm lengte. In het eerste vinden wy dezelfde verhoudingen terug als in het zooëven beschreven geval, by het tweede echter is de differentiatie nog niet zoover gevorderd. Als wy de horizontale coupes van dit exemplaar bekyken zien we van boven naar beneden gaande eerst de canalis anterior en den utriculus, vervolgens canalis horizontalis, canalis posterior en sacculus verschynen. Sacculus en utriculus communiceeren wyd met elkaar. Op den medialen wand van den sacculus ziet men naar beneden gaande de macula sacculi komen. Verder naar beneden in het labyrinth krygt men een doorsnede te zien, waarin men de verschillende ampullen in den utriculus ziet uitmonden, de sacculus met macula is in nog wyde gemeenschap met den utriculus. Van een afzonderlyke crista quarta is dan nog niets te zien, wel echter ziet men op de plaats, waar wy steeds de crista quarta gevonden hebben, aansluitende aan het epitheel van de macula sacculi een kleine verheffing, bestaande uit zintuig-epitheel, dat zich duidelyk onderscheidt van dat van de macula sacculi. In dit zintuigheuveltje kunnen wy dus den eersten aanleg van de crista quarta zien.

Uit het hierboven medegedeelde meen ik de gevolgtrekking te mogen maken, dat by de beenvisschen, en speciaal by *Belone acus*, de *crista quarta* ontstaat in den *sacculus*, als een deel van de *macula sacculi*. In een later ontwikkelingsstadium wordt de *crista quarta* door het tusschen groeien van ander weefsel van haren moederbodem gescheiden. De plaats, waar de *crista quarta* in eersten aanleg ontstaat, behoort dus tot den *sacculus*, doch door het bovengenoemde tusschen groeien van weefsel schuift zy naar boven en bereikt het onderste *utriculus* gedeelte, dat direct aan den *sacculus* grenst.

Uit dezen ontwikkelingsgang is verklaard het gebonden zyn van de ligging van het orgaantje aan de nabyheid van den *ductus utriculo-saccularis* by beenvisschen.

§ 3. De ontwikkeling van de *crista quarta* by de amphibiën.

My ten dienste stonden van deze diergroep doorsnedenreeksen zoowel van urodelen als van anuren, en wel van de eerste die van *triton*, *salamandrina perspicillata* en van de laatste reeksen van *rhacophorus* en *rana esculenta*. Het gehoororgaan van deze dieren komt in groote trekken geheel met elkaar overeen. By alle is een fraaie *crista quarta* te vinden, in een uitstulping van den medialen *sacculus*wand. Die uitstulping is geheel naar achter gelegen en de *crista quarta* komt als fraai zintuigheuveltje met mooie *cupula*-pluim voor op den naar den *utriculus* toe gekeerden scheidingswand. Van de verschillende genoemde diersoorten, waarvan de preparaten deels in het embryologisch laboratorium van Dr. de Lange en verder in dat van Prof. Boeke aanwezig waren, kon door een gelukkige combinatie in het byzonder van *rana esculenta* een geheel volledige ontwikkelingsgang gevolgd worden. Het is om deze reden dat ik by myne beschryving het onderzoek hiervan tot grondslag neem. Ik kan dan by het vermelden van de resultaten by de andere amphibiën hiervan gebruik maken.

Beschryving

van den ontwikkelingsgang by *rana esculenta*:

Ik kon de volgende stadiën hiervan onderzoeken, n. 1. van een respectievelyke lengte von 26 mm, 15 mm, ruim 12 mm en 12 mm. Van deze jongere stadiën waren verschillende exemplaren aanwezig. Alle doorsneden waren frontaal. Beginnen wy weer met de beschryving van het oudste exemplaar van 26 mm, dan kunnen wy van voor naar achter gaande de volgende deelen voor ons oog voorby laten gaan. Vooreerst de canalis anterior, de crista anterior, vervolgens de ampulla horizontalis met hare crista en de utriculusholte. Deze laatste wordt naar achter toe grooter, de macula utriculi komt in het gezichtsveld en wy zien onder de utriculus-doorsnede die van den sacculus komen, nog meer naar achteren toe zien wy de macula sacculi, terwyl de macula utriculi in grootte afneemt. Mediaal van den utriculus zien we op een bepaalde plaats den ductus endolymphaticus, welke den utriculus-wand nadert. Pas eenige preparaten verder, nadat de macula utriculi reeds verdwenen is, zien wy den ductus endolymphaticus op den bodem van den utriculus inmonden. Nog één coupe verder is de wyde verbinding tusschen utriculus en sacculus tot stand gekomen. Gaan wy nu nog eenige doorsneden naar achteren dan zien wy dat door plooivorming het foramen utriculo-sacculare nauwer wordt en tevens dat de mediale sacculus-wand dicht by die opening eene uitstulping begint te vertoonen. Nog verder naar achter toe wordt deze recessus grooter, terwyl de macula sacculi kleiner wordt en lager in de sacculus-doorsnede te liggen komt. Aan den bovenwand van de uitstulping zien wy nu, vlak uitgebreid, een mooi epitheel-heuveltje, uit zintuig-epitheel bestaand, en gekroond met een cupula. Dit epitheel-heuveltje is de crista quarta.

Vervolgen wy de doorsneden nog meer naar achteren, dan ziet men de uitstulping en den sacculus als afzonderlyke ruimten. De crista quarta is dan geheel in deze afgescheiden uitstulping gelegen. In dit stadium vertoonen de andere cristae eveneens haren, tot eene cupula vereenigd, terwyl op de macula sacculi en utriculi otokoniën te zien zyn.

Wy vinden dezelfde verhoudingen terug by het volgende stadium van 15 mm lengte. De beschrijving hiervan kan ik dus nalaten en wil, omdat de preparaten er zich zoo goed voor leenen, alleen hiervan een paar afbeeldingen geven. Fig. 5 geeft weer de doorsneden van utriculus (U) en sacculus (S), die door een nauwe verbinding vereenigd zyn. De hierboven door my beschreven uitstulping is duidelyk te zien en daarin de fraaie crista quarta (cr. 4a) met cupula. De macula sacculi is reeds lager in het preparaat gedaald en kleiner dan eenige doorsneden vroeger.

Fig. 6 vertoont in vergrooten vorm de crista quarta. By de reproductie zyn helaas de fraaie cupula haren minder duidelyk te voorschyn gekomen.

Het hierop volgende stadium van ruim 12 mm lengte kan ik overslaan in myn beschrijving, daar de verhoudingen nog volkomen gelyk zyn aan die by de hierboven beschreven stadiën.

Als wy nu echter een nog iets jonger exemplaar n. 1. van 12 mm lengte nemen, dat in ouderdom by het kweeken slechts één dag met het vorige verschilt, dan blykt, dat wy hier het door ons verlangde stadium gevonden hebben.

Bekyken wy fig. 7, een doorsnede meer naar achteren gelegen, dan zien wy vooreerst utriculus (u) en sacculus (s) wyd met elkaar in verbinding staan. Aan den medialen sacculuswand merken wy de vroeger genoemde uitstulping op, waarin hoog epitheel aanwezig is, dat by de crista quarta tot een verhevenheidje toegenomen is. Hoewel er nog geen cupula-haren op te zien zyn, hebben wy hier toch met de crista quarta te maken, en wel voornamelyk wegens de vindplaats. Dat er geen cupula haren te zien zyn is geen bezwaar hierlegen, daar die ook ontbreken by de andere cristae in dit stadium. In contrast hiermede staat de sterke ontwikkeling van otokonien op de maculae, zooals te zien is in fig. 8, een doorsnede 40 mikron meer naar voren gelegen dan de voorgaande.

Ik wil er op wyzen, dat in deze doorsnede het epitheel van de macula sacculi en de crista quarta al beginnen tot elkaar te naderen. Eerst in het 60 mikron meer naar voor gelegen preparaat (fig. 9) is een volledige overgang van de beide epitheliën in elkaar waar te nemen.

In de drie door my gegeven figuren 7—9 is ook fraai te zien, hoe de zenuwvoorziening van de crista quarta uit een naby gelegen ganglion op zelfstandige wyze plaats heeft.

Wy vinden dus by *rana esculenta* eenzelfde ontstaan der crista quarta als by de beenvisschen n. l. uit het epitheel van de macula sacculi. Alleen blijft by deze anuren de crista in den sacculus gelocaliseerd en schuift niet naar den utriculus. Toch is opvallend de nabyheid van het foramen utriculo-saccularis, waaraan de plaats van het orgaantje gebonden is.

Het leek my van belang voor onze vraagstelling om ook de innervatie van ons orgaantje na te gaan in een jong ontwikkelingsstadium. Dit heb ik by *Belone acus* niet kunnen doen door de minder goed gebleven kleuring der preparaten. Ik heb aan een fraai geconserveerd *rana*-exemplaar van 12 mm lengte het perifere zenuw-apparaat van den octavus nauwkeurig bestudeerd.

Aan de hand van bygaand schema (fig. 10) kunnen wy zeggen, dat de tak voor de crista quarta, zooals ook Retzius en Ariens Kappers aangaven, als een zelfstandig takje uit den ramus inferior stamt. In tegenstelling met beide genoemde schryvers vind ik echter dat by deze anura de zenuwvezelen, voor de macula sacculi bestemd, eveneens van den ramus inferior stammen.

Van de groep der anuren onderzocht ik nog op het laboratorium van Dr. de Lange embryonen van *Rhacophorus*, en wel van respectievelyk 10 mm en 8 mm lengte. By beide vond ik op dezelfde plaats als by *rana* beschreven ons orgaantje weer, als een goed ontwikkeld zintuigheuveltje.

Van de urodelen onderzocht ik exemplaren van *Triton* van 3,8 cm en 4,3 cm lengte, waarbij ik ook weer op dezelfde typische plaats de crista quarta weervond; en verder embryonen van respectievelyk 1,3 mm, 2,4 mm, 8 mm en 12 mm van *Salamandrina perspicillata*. Evenals by de anuren vond ik ook hier by alle exemplaren in den recessus dorsalis de crista quarta weer. By geen der genoemde dieren kon ik het stadium treffen, waarin de samenhang van de crista quarta met het macula sacculi-epitheel te zien was. Daar echter de bouw van

het labyrinth tot by deze jongere stadiën zoo geheel overeenkomt met dat van rana, meen ik wel te mogen aannemen, dat hetgeen voor rana gevonden is, ook van toepassing is voor deze andere dieren uit dezelfde groep.

§ 4. De ontwikkeling der crista quarta by de Reptiliën.

Van deze dierklasse stonden my voor myn onderzoek slechts weinige exemplaren ten dienste. Ik was echter zoo gelukkig, op het laboratorium van Dr. de Lange embryonen van *Ptychozoön* (*Faltengecko*) van verschillenden leeftyd aan te treffen. Van dit dier zyn deels door my, deels door den amanuensis van het laboratorium horizontale doorsneden-reeksen gemaakt. De plaats van de crista quarta by deze diergroep kende ik reeds uit de preparaten uit de verzameling van Dr. Benjamins, waarin ik doorsneden van een volwassen ringslang aantrof. Zoowel by den ringslang als by het oudste exemplaar van *Ptychozoön*, van ongeveer volledigen broedtyd, kon ik op den medialen wand van den pars inferior utriculi, dicht by de ampulla posterior gelegen, de crista quarta vinden. Zy was als een mooi zintuigheuveltje gelegen op een bindweefselflooi en voorzien van lange haren tot een cupula vereenigd.

Aangezien ik slechts van *Ptychozoön* eene volledige reeks serie doorsneden kon vervaardigen, zal ik my, by de beschrijving van den ontwikkelingsgang van de crista quarta by de reptiliën, tot de beschrijving van deze preparaten beperken.

Bekyken wy nu eerst weer het oudste exemplaar van ongeveer volledigen broedtyd, dan vinden wy hierin, zooals boven vermeld, de crista quarta reeds geheel ontwikkeld. De horizontale doorsneden van boven naar beneden volgend, zien wy achtereenvolgens ampulla anterior, met hare crista, utriculus doorsnede, ampulla horizontalis met hare crista en de macula utriculi. Nadat wy het achterste been van het horizontale kanaal in den utriculus hebben zien inmonden en het begin der ampulla posterior in het gezichtsveld is gekomen, is op den medialen wand van den utriculus wand, dicht by de ampulla posterior, een epitheelheuvel te zien, bestaande uit meerlagig zintuig-epitheel, waarop lange cupula-haren. Dit is nu de

typische vindplaats van de crista quarta by de reptiliën. Nadat wy deze zitplaats vastgesteld hebben, kunnen wy naar het orgaantje zoeken in jongere stadiën.

Het eerstvolgende stadium in onze reeks is een exemplaar van halven broedtyd. Wy zien hierby weer dezelfde verhoudingen. De crista quarta is mooi te zien als een vry groot zintuig-epitheel heuveltje, waarop lange haren. Daar in dit preparaat de crista quarta zich beter voor reproductie leende dan het voorgaande, heb ik hiervan een teekening doen verwaardingen (zie fig. 11). Voor fotografische reproductie waren de preparaten niet geschikt, daar tydens de conservatie sterke schrompeling was ingetreden. Tengevolge hiervan was, zoowel by het voorgaande als by dit exemplaar, het verloop van den ductus endolymphaticus slecht na te gaan, wat jammer is, daar dit voor de nadere plaatsbepaling van het orgaantje van belang zou kunnen zyn.

Het volgende exemplaar, dat iets jonger is dan halven broedtyd, vertoont op de doorsneden, van boven naar beneden gaande, achtereenvolgens eerst de utriculus-doorsnede, den ductus endolymphaticus en canalis posterior, vervolgens de canalis anterior en terwyl de utriculus doorsnede grooter wordt, lateraal daarvan de sacculus doorsnede. Meer naar beneden gaande zien wy dat eene verbinding is tot stand gekomen tusschen sacculus en achterste deel van den utriculus. Iets verder splitst zich het achterste been van het horizontale kanaal af van den utriculus en nadat utriculus en sacculus weer van elkaar gescheiden zyn, komen de ampullae anterior en horizontalis in het gezichtsveld. Nog verder naar beneden gaande zien wy den ductus endolymphaticus in den sacculus uitmonden, terwyl in den sacculus zelf de macula sacculi te zien is. Iets later, nadat de cristae anterior en horizontalis, waarop nog geen haren te zien zyn, uit het gezichtsveld verdwenen zyn, verschynt eerst de macula utriculi. Als wy nu nog enkele doorsneden naar beneden gaan, zien wy op den lateralen utriculus wand een kleine verdikking, bestaande uit zintuig-epitheliën, waarop evenmin als op de cristae ampullarum, haren te zien zyn (zie fig. 12). Hoewel wat hooger gelegen dan wy verwachtten,

moeten wy hierin toch de *crista quarta* zien, daar op deze plaats geen ander zintuig-epitheel voorkomt. Wy zien dus, dat in dit ontwikkelingsstadium de *crista quarta* hooger in den *utriculus* en tevens dichter by de *macula utriculi* is komen te liggen. Een overgang tot het epitheel van deze *macula* is echter niet te zien. Wy moeten dus een nog jonger stadium hiervoor onderzoeken.

Als wy dan een nog iets jonger exemplaar nemen, zal het blyken, dat wy het gewenschte ontwikkelingsstadium gevonden hebben. Vervolgen wy de horizontale doorsnedenreeks van boven naar beneden, dan zien wy eerst de *ampullae anterior* en *horizontalis* met hunne *cristae* die nog in samenhang staan met het epitheel van de *macula utriculi*. Vervolgens den *ductus endolymphaticus*, welke tegelyk met het *crus commune* in den *utriculus* inmondt. Nadat de *canalis horizontalis* zich afgesplitst heeft, zien wy vóór de *utriculus*-doorsnede de *sacculus*-doorsnede in het gezichtsveld komen. Bekyken wy fig. 13 nauwkeurig, dan zien wy dat de *macula utriculi* (m. u.) ter linkerzyde overgaat in een wat breeder wordend zintuig-epitheel (cr. 4 a) dat wy van nu af scherp in het oog zullen houden. De *sacculus*-doorsnede wordt meer naar beneden gaand grooter, de *macula* komt te zien en op eenige doorsneden verder blykt de verbinding tusschen *utriculus* en *sacculus* tot stand gekomen te zyn, terwyl het epitheel van de *maculae sacculi* en *utriculi* in elkaar overgaat (fig. 14). Aan de *utriculaire* zyde van de holten, schynbaar in het epitheel van de *macula sacculi* overgaand, zien wy by cr. 4 a een klein zintuig-heuveltje, waarheen zenuwvezelen uit een, in de nabijheid daarvan gelegen ganglion heengaan. Hoewel ook hier geen haren te zien zyn op dit heuveltje, evenmin als op de andere *cristae*, mogen wy op grond van bouw en vindplaats, wel aannemen, hier met de *crista quarta* te maken te hebben. Hierboven hebben wy gezien, dat dit zintuig-heuveltje direct overging in het epitheel van de *macula utriculi*, er rest ons nu aan te toonen, dat de overgang op het epitheel van de *macula sacculi* slechts schynbaar is. Daartoe moeten wy het preparaat met grootere vergrooing bezien. In fig. 15 is de grensplaats aangegeven. Wy kunnen daarop duidelyk plooi-

vorming zien, zooals voorkomt by het aan elkaar grenzen van twee epitheellagen van verschillende herkomst. Wy mogen dus, in afwyking met onze bevindingen by de beenvisschen en *rana esculenta* aannemen, dat by de *plychozoön* de *crista quarta* uit de *macula utriculi* ontstaat, terwyl het orgaantje by de verdere ontwikkeling in den *utriculus* gelocaliseerd blyft. Toch ligt zy ook hier in de nabylheid van het *foramen utriculo-sacculare*.

By het laatst beschreven exemplaar heb ik de innervatie van de *crista quarta* nagegaan. In tegenstelling met Retzius, doch in overeenstemming met Ariens Kappers vond ik, dat de zenuwvezelen voor de *crista quarta* als een zelfstandig takje ontspringen van den *ramus inferior* van den *nervus octavus* (zie fig. 15 en 16).

Wat de *macula sacculi* betreft: In tegenstelling met Ariens Kappers vond ik, dat deze, zooals ook Retzius aangeeft, hare vezels zoowel van den *ramus anterior* als van den *ramus posterior* ontvangt.

§ 5. Ontwikkeling der *crista quarta* by de vogels.

By deze diergroep was ik zoo gelukkig, de verschillende ontwikkelingsstadia voor myn onderzoek benodigd, te kunnen verkrygen door gebruik te maken van den incubator, welke op het laboratorium van Prof. Boeke aanwezig is. Ik heb my hierby beperkt tot de kip, daar ik van dit dier eene uitgebreide reeks kon verkrygen. Om my te vergewissen, waar ik by deze dierklasse de *crista quarta* zou vinden, heb ik eerst de reeks - doorsneden van de duif, welke in het bezit zyn van Dr. Benjamins, doorgezien. Hierby trof ik by het volwassen exemplaar het orgaantje aan, gelegen in den *sinus inferior utriculi*, dicht by den overgang op de *ampulla posterior*, en wel op den medialen *utriculus*-wand.

De bouw van het orgaan was gelyk aan die der andere *cristae* en vertoonde mooie lange haren tot een *cupula* vereenigd. Als wy nu, dit wetende, de horizontale doorsnedenreeks van een volwassen kip van boven naar beneden doorzien, komen achtereenvolgens in het gezichtsveld de *ampullae anterior* en *horizontalis* met hunne *cristae*, vervolgens de *utriculus*, me

macula en de sacculus met macula. Nog verder naar beneden gaande zien wy ook den ductus utriculo-saccularis in het gezichtsveld. Eenige doorsneden verder, nadat de ductus utriculo-saccularis zich weer afgesplitst heeft en het achterste been van het horizontale kanaal in den utriculus ingemond is, zien wy in de onderste utriculus-doorsnede de ampulla posterior met het begin der crista posterior, terwyl voor in deze doorsnede, min of meer mediaal gelegen een zintuig-heuveltje te zien is, voorzien van lange haren, welke tot een cupula vereenigd zyn. Op dezelfde plaats waar wy by de duif de crista quarta vonden is dus ook by de kip dit orgaantje aanwezig.

Op frontale doorsnede van het andere gehoororgaan van ditzelfde dier is de crista quarta nog fraaier te zien. Als wy nu nog eenige doorsneden verder naar achter gaan, zullen wy in dit preparaat mooi kunnen zien, dat de crista posterior en crista quarta ieder door een eigen zenuwtakje verzorgd worden vanuit een in de nabijheid gelegen zenuwstam.

Van reeds uitgebroede kuikens kon ik nog twee exemplaren onderzoeken n. l. respectievelyk 3 dagen oud en juist uitgebreed. Hierby vond ik dezelfde verhoudingen, als hierboven beschreven. Thans komen wy aan de reeks embryonale stadiën.

Het oudste van 18 dagen broedtyd leverde nog geheel dezelfde beelden als het voldragen dier.

Het hierop volgend exemplaar van deze reeks is een van 12 dagen broedtyd. Ook hier vinden wy op den medialen wand van den sinus utriculi posterior de crista quarta weer (zie fig. 17) doch nu kleiner dan by het voorgaande exemplaar en slechts herkenbaar aan den vorm van een epitheel-verdikking, waarop by groote vergrooting eenige haartjes te zien zyn. Het orgaantje wordt door enkele fyne zenuwvezeltjes geïnnerveerd. Ook op de andere cristae in in dit stadium geen mooie pluim te zien.

Ook het volgende exemplaar van onze reeks, ongeveer 10 dagen broedtyd oud, geeft ons dezelfde verhoudingen te zien.

Bekyken wy nu het daaropvolgende exemplaar van de reeks van ca. 16 dagen broedtyd, waarvan horizontale doorsnedenreeksen gemaakt zyn, dan zien wy, van boven naar beneden gaande, achtereenvolgens weer de ampullae anterior.

en horizontalis met hun cristae, de utriculus-doorsnede met macula. Verder naar beneden gaande is de verbinding tusschen utriculus en sacculus tot stand gekomen en zien wy tevens, dat de ductus endolymphaticus in den utriculus is uitgemond.

Bekyken wy fig. 18, een doorsnede eenige preparaten verder naar beneden gelegen, dan zien wy vooreerst by U den utriculus, die in wyde verbinding staat met den sacculus (s). By d. e. zien wy de laatste resten van den ductus endolymphaticus, die, zooals ik hierboven beschreef, in den utriculus uitmond. Geheel boven rechts ziet men de inmonding van de horizontale ampulla in den utriculus. Het epitheel van de crista horizontalis (cr. h.) kon ik eenige preparaten vroeger geheel met dat van de macula utriculi (m. u.) zien samenhangen. In deze figuur is echter de macula utriculi (m. u.) daarvan afgescheiden. Ten slotte wys ik op een epitheel-verdikking (cr. 4a) die begint te komen ter hoogte van de vroegere uitmondingsplaats van den ductus endolymphaticus.

Fig. 19 stelt een doorsnede voor, 4 preparaten verder caudaalwaarts gelegen. Utriculus (U) en sacculus (S) staan nog in wyde verbinding en op den medialen utriculus-wand ziet men de zooeven genoemde epitheel-verdikking, thans als een duidelyk zintuig-heuveltje (cr. 4a). Dat wy hier met de crista quarta te maken hebben, mogen wy, afgaande op den bouw en de vindplaats, als vaststaande aannemen. De innervatie van dit zintuig-epitheel geschiedt uit het in de nabyheid daarvan gelegen ganglion. Macula utriculi en crista quarta zyn elkaar in dit stadium, zooals wy op de figuur zien, dicht genaderd. Een directe overgang der epitheliën in elkaar is echter niet waar te nemen.

Het volgende jongere exemplaar van ca. 4 dagen broedtijd, dat ik op het laboratorium van Dr. de Lange kon verkrygen, zal ons omtrent de ontwikkeling der crista quarta uitsluitsel geven.

Als wy de horizontale doorsnedenreeks van boven naar beneden vervolgen, zien wy eerst de utriculus-doorsnede met een nog weinig gedifferentieerde crista anterior, vervolgens de sacculus-doorsnede met macula. In de utriculus-doorsnede zien we verder caudaalwaarts ook de macula en nog samenhangend

met haar de *crista horizontalis*. Op een gegeven hoogte, kort vóór de verbinding tusschen *sacculus* en *utricleus* tot stand komt, zien wy (fig. 20) in den *utricleus* (U) aan de mediale kant van de *macula* een epitheel-heuveltje, bestaand uit zintuig-epitheel (cr. 4a), dat overgaat in het epitheel der *macula utriculi*.

Gaan wy twee doorsneden verder naar beneden, dan zien wy dit epitheel-heuveltje van de *macula utriculi* gescheiden op den medialen *utricleus*-wand gelegen, terwyl de verbinding tusschen *utricleus* en *sacculus* tot stand is gekomen (fig. 21). Alweer is het epitheel van de *macula sacculi* zeer dicht genaderd tot dat van dit zintuig-heuveltje en by oppervlakkige beschouwing zou men zelfs een samenhang kunnen aannemen. By nader bekijken echter blijkt de scheiding duidelyk. Trouwens hierboven hebben wy reeds het volkomen overgaan in het epitheel van de *macula utriculi* beschreven. Daar geen ander eind-orgaantje op deze plaats voorkomt, mogen wy weer op grond van den bouw en de vindplaats zeggen, dat dit epitheel-heuveltje ons orgaantje, de *crista quarta*, is, over welks oorsprong wy nu nader ingelicht zyn. De innervatie van de *crista quarta* geschiedt vanuit het ganglion, gelegen ter hoogte van de grens van *sacculus* en *utricleus*.

Als wy nu nagaan wat wy gevonden hebben, dan mogen wy aannemen, dat by de kip de *crista quarta* in den *utricleus* uit de *macula utriculi* ontstaat. In een jong stadium is het hoog in het vestibulum gelegen en komt en by haar verdere ontwikkeling hoe langer hoe lager in den *utricleus* te liggen, doch blyft by het volwassen dier in den *utricleus* gelocaliseerd en wel in den *sinus utriculi posterior*.

De innervatie van de *crista quarta* heb ik getracht by een exemplaar van ca. 10 dagen broedtijd na te gaan. In hoofdzaak vond ik dezelfde verhoudingen als Retzius en Ariens Kappers in hunne werken opgeven. Wat de innervatie der *crista quarta* betreft, hierover wyken de meeningen van genoemde schryvers uiteen en komen myne bevindingen overeen met die van Ariens Kappers, die vond, dat de *ramulus neglectus* zelfstandig ontstaat uit den *ramus inferior nervi octavi* (zie fig. 22).

§ 6. De ontwikkeling der crista quarta by de zoogdieren.

Deze klasse van het dierenryk leverde my by het onderzoek groote moeilykheden op. Immers waar by de tot nu toe behandelde dierklassen de in één groep byeenhoorende dieren in den bouw van het gehoororgaan groote overeenkomst vertoonen, moest ik verwachten, dat dit by de zoogdieren niet het geval zou zyn, daar toch de verschillende groepen hiervan zooveel verschil in algemeenen bouw en karakter hebben. Speciaal wat betreft vorm en vindplaats van de crista quarta en haar ontwikkelingsgeschiedenis verwachtte ik nogal belangrijke afwykingen te zullen vinden. Om dit by het volwassen of voldragen dier na te gaan onderzocht ik gehoororganen van insectivoren, knaagdieren, roofdieren en primaten, waarvan ik exemplaren in de collectie van Dr. Benjamins, op het laboratorium van Dr. de Lange en op het laboratorium van het anatomisch instituut vond, terwyl ik zelve een doorsnedenreeks vervaardigde van de kat. By alle onderzochte dieren, t. w. *Talpa europea*, *Erinaceus*, *Mus musculus*, *Felis domestica*, *Tupaja*, *Tarsus spectrum*, *Vespertilio*, *Roussettus*, *Nycticebus* en *Galeopithecus*, vond ik in den sinus utriculus posterior op de grens van het horizontale kanaal en de ampulla posterior, ons orgaantje als een fraai zintuig-heuveltje, voorzien van een pluim van min of meer lange haren, weer.

Het was my onmogelyk, volledig embryologisch materiaal te verkrygen van de 5 genoemde groepen en ik heb my moeten beperken tot de insectivoren, vleermuizen, knaagdieren en primaten.

A. Ontwikkeling van de crista quarta by den egel.

Op het laboratorium van het Anatomisch Instituut kon ik een volledige doorsnedenreeks van den egel verkrygen, waarvan ik een dankbaar gebruik heb gemaakt. De exemplaren, welke ik voor myn onderzoek benut heb, waren respectievelyk van 40 mm, 20 mm, 15 mm en $9\frac{1}{2}$ mm lengte.

Bezien wy eerst de reeks horizontale doorsneden van het oudste exemplaar van 40 mm, dan zien wy van boven naar

beneden gaande achtereenvolgens de ampullae anterior en horizontalis met hunne cristae, den utriculus en de macula utriculi. Vervolgens zien wy den sacculus en macula sacculi in het gezichtsveld komen.

Iets verder naar beneden gaande zien wy den ductus endolymphaticus en den ductus utriculo-saccularis. De sacculus wordt nu kleiner en verdwynt uit het gezichtsveld, terwijl wy het achterste been van het horizontale kanaal in den utriculus zien inmonden. Ook de macula utriculi is nu niet meer te zien. Nog eenige doorsneden verder, als het achterste been van het horizontale kanaal reeds byna weer van de utriculus-ruimte af gesplitst is, zien wy in den sinus utriculi posterior een mooi heuveltje, uit zintuig-epitheel bestaand, dat niet anders dan de crista quarta kan zyn. De haren, welke hierop hooren te staan, zyn afgevallen en vinden wy in de eerstvolgende doorsnede terug. Zooals wy dus zien, ligt ons orgaantje op de typische vindplaats. In fig. 23 vindt men de crista quarta van twee opeenvolgende doorsneden in één beeld weergegeven.

Nemen wy nu het volgende exemplaar van onze reeks, ter grootte van 20 mm, dan vinden wy hierby ongeveer dezelfde verhoudingen terug; op alle cristae ontbreken in dit stadium echter de cupula-haren. De crista quarta ligt in dit stadium nog iets hooger in den utriculus, n. l. juist ter hoogte van de inmondingsplaats van het achterste been van het horizontale kanaal.

Het daarop volgend exemplaar van 15 mm geeft ons ook weer ongeveer dezelfde verhoudingen te zien, n. l. de cristae zonder haren, terwijl de crista quarta weer iets hooger in den utriculus ligt. In fig. 24 ziet men de crista quarta in den utriculus, nadat de ductus endolymphaticus (d. e.) eenige preparaten eerder zich van den utriculus (U) heeft afgesplitst, terwijl een paar doorsneden verder het horizontale kanaal (h. c.) in den utriculus zal inmonden. De macula utriculi is reeds uit het gezichtsveld verdwenen. Men ziet nu by cr. 4a. ons orgaantje liggen in den sinus utriculi posterior.

Het laatste exemplaar, ter grootte van 9,5 mm zal ons nu doen zien, van welk epitheel de crista quarta haar oorsprong

neemt. De reeks doorsneden hiervan zyn niet zuiver horizontaal uitgevallen.

De reeks van boven naar beneden volgend, zien wy eerst weer de ampulla posterior met een weinig gedifferentieerde crista posterior, vervolgens zien wy het achterste been van het achterste been van het horizontale kanaal zich afsplitsen, terwijl de utriculus-doorsnede grooter is geworden en zien wy tevens de macula utriculi. Verder in de reeks zien wy, kort nadat het horizontale kanaal zich afgesplitst heeft, tusschen haar inmondingsplaats en de macula utriculi een epitheel-heuveltje, bestaande uit zintuig-epitheel, dat overgaat op het epitheel der macula utriculi (zie fig. 25).

Daar wy by de andere dieren op deze plaats de crista quarta gevonden hebben, mogen wy aannemen, hier met ons orgaantje te doen te hebben. Nog verder naar beneden gaande, zien wy het orgaantje kleiner worden en uit het gezichtsveld verdwynen. Nog eenige doorsneden verder zien wy, nadat de ampulla anterior en hare crista byna uit het gezichtsveld verdwenen zyn, den utriculus in den sacculus overgaan, terwijl het epitheel van de macula utriculi in dat der macula sacculi overgaat.

Op grond van hetgeen wy by dit jongste exemplaar vinden, mogen wy dus aannemen, dat by den egel de crista quarta in den utriculus en uit het macula-epitheel ontstaat.

By de verdere ontwikkeling van het gehoororgaan komt de crista quarta lager in den utriculus te liggen, en is by het volwassen dier gelocaliseerd in den sinus inferior dicht by de inmonding van de ampulla posterior.

B. Ontwikkeling van de crista quarta by Tupaja.

By een ander insectivoor, de Tupaja, waarvan ik op het Embryologisch laboratorium van Dr. de Lange een elftal volledige doorsnedenreeksen kon onderzoeken, vond ik in het algemeen dezelfde verhoudingen als by den egel.

By het oudste dier, een embryo van boongrootte ongeveer, vond ik de crista quarta op de typische plaats, evenwel zonder

cupula-haren (fig. 26). De andere cristae in dit preparaat ver-
toonden echter ook geen haren. Een samenhang met de macula
utriculi was hier nog niet te zien.

Nemen wy nu een iets jonger exemplaar van 1.5 mm
grootte en bekyken wy de horizontale doorsnedenreeks, dan
zien wy, van boven naar beneden gaande: utriculus-doorsnede,
voorst vertikale kanaal en sacculus-doorsnede, welke laatste
in groote open verbinding staat met den utriculus. Vervolgens
komt de ductus endolymphaticus in het gezichtsveld, het crus
commune mondt in den utriculus, terwyl het voorste been van
het horizontale kanaal als een uitstulpinkje van den utriculus
te zien is. In de utriculus-sacculus-doorsnede zien wy lager
in de reeks de beide maculae.

Nog verder naar beneden gaande zien wy eene verbinding
tusschen ductus cochlearis en den sacculus tot stand komen,
terwyl de ductus endolymphaticus in den utriculus is uitgemon-
d. Vervolgens zien wy de canalis posterior zich hier afsplitsen
en nadat de macula utriculi in groote is afgenomen, komt op
de grens van het horizontale kanaal in den sinus utriculi
posterior een zintuig-heuveltje in het gezichtsveld, de crista
quarta (zie fig. 27, cr. 4a).

Als wy de doorsnedenreeks verder vervolgen zien wy
dit epitheel-heuveltje langzaam aan hooger en spitsier worden
en ten slotte overgaan in het epitheel der macula utriculi (zie
fig. 28—29—30).

C. De ontwikkeling van de crista quarta by *Rousettus amplexi-caudatus* (Tjoddot).

Van de groep der chiroptera vond ik op het laboratorium
van Prof. Boeke eene uitgebreide collectie doorsneden-reeksen
van de *Rousettus*. Zelf heb ik van een ouder embryo van
25 mm lengte eene horizontale doorsnedenreeks gemaakt en
daarby ons orgaantje weer op de typische plaats, d. i. in den
sinus inferior utriculi, vlak by de inmonding van ampulla
posterior in den utriculus gevonden en wel als een flink ont-
wikkeld zintuig-heuveltje. Van het groote aantal reeksen ver-

meld ik alleen die, welke voor ons doel noodig zyn. Zoo onderzocht ik een exemplaar van 16.9 mm lengte, waarbij ik de crista quarta vond op dezelfde plaats als by dat van 25 mm lengte. By deze twee exemplaren is de crista quarta reeds als een geïsoleerd eindorgaantje aanwezig.

Nemen wy nu een embryo van 15 mm lengte, waarvan horizontale doorsneden vervaardigd zyn, dan zien wy van boven naar beneden gaande achtereenvolgens: de ampulla anterior en horizontalis met hunne goed ontwikkelde cristae, welke in dit stadium nog niet van cupula-haren voorzien zyn. Vervolgens zien wy de utriculus-doorsnede en den ductus endolymphaticus. Meer naar beneden gaande komen wy in de utriculus-doorsnede de macula tegen, terwijl de ductus endolymphaticus evenals het achterste been van het horizontale kanaal in den utriculus inmondt. In den sinus inferior vinden wy nu op den lateralen wand ons orgaantje weer terug. Als wy de doorsnedenreeks nu meer naar beneden vervolgen zien wy, nadat het horizontale kanaal zich weer afgesplitst heeft en de ampulla posterior in den utriculus is ingemond, het epitheel van macula utriculi en crista quarta elkaar naderen en ten slotte in elkaar overgaan (fig. 31).

D. Ontwikkeling der crista quarta by de muis.

Wat de knaagdieren betreft: hiervan heb ik getracht een reeks muizen-embryonen te verkrygen. Door onberekenbare omstandigheden is dit helaas niet in voldoende mate gelukt, wat wel jammer is, daar by muizen na de geboorte de crista quarta zoo fraai ontwikkeld is, gelyk ik waar kon nemen uit de preparaten van de collectie Benjamins. Doch nu ik het ontwikkelingsmechanisme van de crista quarta by verwante diersoorten heb leerenkennen, is het my mogelyk om dit ook by dit onvolledige materiaal te kunnen benaderen. Het jongste embryo, waarvan ik reeksen maakte, was 14 dagen oud. By onderzoek bleek, dat het labrynth niet voldoende ver ontwikkeld was om de zaak te kunnen beslissen. Gelukkiger was ik by het doorzoeken van de reeks preparaten, afkomstig van een

embryo van 16 dagen. Zooals ik reeds hierboven mededeelde, vindt men by de volwassen muis op de voor de zoogdieren typische plaats de crista quarta. Gaan wy nu de horizontale doorsnedenreeks van dit embryo van 16 dagen na, dan zien wy de crista quarta als een klein zintuigheuveeltje weer in den sinus utriculi posterior, dicht by de ampulla posterior. Vervolgen wy de doorsnedenreeks naar boven toe, dan zien wy de crista quarta zonder grenzen overgaan in de macula utriculi, welke als het ware in het verlengde van de crista ligt.

Daar de doorsnede zich niet voor reproductie leende, heb ik hiervan afgezien.

E. Ontwikkeling der crista quarta by *Galeopithecus*.

Van deze prosimia vond ik in de collectie van het Instituut van Dr. de Lange eene reeks doorsneden.

By het oudste exemplaar kon ik op de bekende plaats in den sinus inferior utriculi, dicht by de ampulla posterior de crista quarta vinden. Ook by jongere embryonen kon ik het eindorgaantje steeds terug vinden, echter ontbrak het stadium, waaruit de verbinding met den moederbodem te zien was. Na de reeks van embryonen met geïsoleerde crista quarta volgde een jong exemplaar van 7 mm lengte, waarbij het labyrinth niet ver genoeg ontwikkeld was. By *Galeopithecus* kan ik dus het vraagstuk niet oplossen, en kan ik alleen zeggen, dat tot op een vry jong stadium terug het orgaantje geheel overeenkomt in zitplaats en vorm, zooals by andere zoogdieren door my gevonden is.

F. Ontwikkeling der crista quarta by *Nycticebus*.

Van dit dier vond ik op het Instituut van Dr. de Lange ook eene uitgebreide collectie doorsneden-reeksen. By het oudste exemplaar van 30 mm vond ik ons orgaantje weer op de voor de zoogdieren typische plaats in den sinus inferior utriculi, dicht by de ampulla posterior. Maar verder in de reeks naar beneden gaande, kon ik evenmin als by de *Galeopithecus* een stadium aantreffen, waarin ik een overgang van

het epitheel van de crista quarta op dat van het oorspronkelyke moeder-epitheel kon vinden, daar tusschen het jongste exemplaar, dat nog een geïsoleerde crista quarta vertoonde, en het exemplaar van 10 mm lengte, dat nog geen voldoende ontwikkeld labrynth had, juist het geschikte stadium ontbrak. Voor nyc-ticebus kan ik dus slechts herhalen, hetgeen ik by het vorige dier gezegd heb.

G. Ontwikkeling der crista quarta by *Tarsius spectrum*.

Thans ga ik over tot de beschryving der ontwikkeling van de crista quarta by de primaten. Vooreerst kon ik een groote reeks doorsneden vinden van *Tarsius spectrum* in de collectie van het Instituut van Dr. de Lange. Het is dezelfde reeks, waaruit Benjamins indertyd zyne gegevens putte. Ik zal van de 10 reeksen, die ik doorzicht, hier slechts twee nader beschryven.

In de eerste plaats dan een ouder exemplaar van 20,8 mm lengte. Hierby vindt men weer op dezelfde typische plaats ons orgaantje, als een flink epitheel-heuveltje, cupula-haren zyn er echter niet te zien, evenmin als op de andere cristae in deze preparaten.

Elk jonger embryo in de reeks gaf nu telkens hetzelfde beeld te zien, zonder dat ik een beslissing omtrent de herkomst van ons orgaantje kon nemen. Eerst by een exemplaar van 8,5 mm lengte vond ik het verlangde. Ik zal de beschryving thans laten volgen.

Gaan wy de horizontale doorsneden-reeks na, dan zien wy, van boven naar beneden gaande, eerst het achterste deel van den utriculus en mediaal daarvan den ductus endolymphaticus. Verder naar beneden gaande zien wy, kort voor de afsplitsing van het achterste been van het horizontaal kanaal, dicht by de ampulla posterior een fraai zintuig-heuveltje, de crista quarta, echter zonder haren, evenals by de andere cristae in dit preparaat (fig. 32). Dit epitheel-heuveltje ziet men in doorsneden lager op overgaan op den top van een bindweefselplooi (fig. 33), die gelegen is by de inmondingsplaats van de ampulla posterior in den utriculus.

Nog lager in de doorsnedenreeks ziet men nog steeds dat epitheel boven op de plooï, doch wat lager geworden. De macula utriculi komt in het gezichtsveld en eindelyk op een bepaalde plaats ziet men den overgang van het epitheel der crista quarta in dat der macula utriculi (fig. 34). Ook hier zien wy dus, dat de crista quarta uit de macula utriculi ontstaat.

H. Ontwikkeling van de crista quarta by den mensch.

Ten slotte heb ik getracht, de ontwikkeling van ons orgaanje by den mensch na te gaan. Reeds eerder heeft Benjamins by een embryo van de 6e maand aangetoond, dat ook by den mensch in dit stadium op de typische vindplaats de crista quarta voorkwam.

Ik onderzocht reeksen van embryonen van 4, $3\frac{1}{2}$ en $2\frac{1}{2}$ maand oud. By alle drie kon ik het orgaanje terug vinden op de gewone plaats in den utriculus. Van het jongste exemplaar duid ik dit hier nader aan.

Ik vond dicht by het achterste been van het horizontale kanaal de crista quarta, als een klein zintuig-heuveltje, weer, echter zonder cupula-haren. Op de andere cristae ziet men in dit stadium reeds eene aanduiding van haren. Jongere stadia kon ik te Utrecht niet verkrygen, doch Prof. Bolk heeft my in staat gesteld, de doorsneden-reeksen, op zyn laboratorium aanwezig, door te zien. Hier vond ik by een embryo van eene kop-stuittengte van 30 mm dezelfde verhoudingen weer, welke ik ook by de andere zoogdieren zag. Als wy deze doorsneden van boven naar beneden doorzien, komen wy achtereenvolgens tegen de ampulla anterior en horizontalis, met goed ontwikkelde cristae (echter zonder cupula-haren) en de utriculus-doorsnede. Nog iets verder komt de macula utriculi in het gezichtsveld en zien wy den ductus endolymphaticus in den utriculus monden. Meer naar achteren in het gezichtsveld zien wy de ampulla posterior, die ten slotte in den utriculus mondt. Hier ter plaatse zien wy nu op de plooï, gelegen tusschen utriculus-ruimte en ampulla posterior, de crista quarta als een fraai zintuig-heuveltje

liggen (fig. 35). Als wy nu nog enkele doorsneden meer naar beneden gaan, zien wy eindelyk het epitheel van de crista quarta overgaan in dat van de macula utriculi (fig. 36).

Ook hier is het my dus gelukt, den directen overgang van de crista quarta op het epitheel van de macula utriculi aan te toonen.

Ten slotte heb ik getracht, de innervatie van de crista quarta by de zoogdieren na te gaan. Daartoe heb ik gebruik gemaakt van de doorsneden-reeks van tarsius spectrum van $8\frac{1}{2}$ mm. Met Voit, Oort en Ariens Kappers vind ik, dat de macula sacculi hare vezels zoowel van den ramus superior als van den ramus inferior krygt, doch een verbinding tusschen den ramulus saccularis en ramulus cochlearis, zooals Oort opgeeft, kon ik niet vinden. Voorts vond ik, dat de vezels voor de crista quarta als een zelfstandig takje van den ramus inferior ontspringen, dicht by die voor de crista posterior.

HOOFDSTUK IV.

Samenvatting.

Thans zal ik myne bevindingen omtrent de ontwikkeling der crista quarta vergelyken met die der vroeger genoemde schryvers:

By de beenvisschen vond ik, dat de moederbodem van de crista quarta ligt in den sacculus. Dit komt overeen met de bevindingen van Benjamins en Okajima. Door tusschenschuiven van weefsel komt het orgaantje ten slotte in den utriculus terecht.

By de amphibiën zag ik, dat de crista quarta eveneens uit de macula sacculi ontstaat, doch in tegenstelling met hetgeen by de beenvisschen geschiedt, later in den sacculus geïsoleerd ligt. Dit is in overeenstemming met de bevindingen van Okajima en Wenig.

By de reptiliën kon ik zien, dat de crista quarta ontstaat uit de macula utriculi en by het volwassen dier in den pars superior van het labyrinth gelocaliseerd blijft. Fleissig vindt dit by de Gecko ook, althans zegt hy dit in het tweede gedeelte van zyn stuk. In het eerste deel van dezelfde beschrijving deelt hy echter mede, dat de moederbodem van de crista quarta in den sacculus gelegen is. Kudo meent by den slang den moederbodem in den sacculus te moeten zoeken.

By de vogels kon ik aantoonen, dat de moederbodem eveneens in de macula utriculi te zoeken is. Hoewel het orgaantje by de verdere ontwikkeling zich hoe langer hoe meer van de macula utriculi verwydert, blijft het toch in den utriculus gelocaliseerd, n. l. in den sinus inferior van deze ruimte. Daar deze dierklasse nog nooit onderzocht is, wat betreft de ontwikkeling der crista quarta, kan ik hier geen vergelyking maken met de bevindingen van andere schryvers.

By de zoogdieren, te weten de *erinaceus europeus*, *Tupaja tana*, *Rousettus*, *mus musculus*, *tarsius spectrum* en *homo*, ontstaat de *crista quarta* ook uit de *macula utriculi*. Benjamins heeft ook den *pars superior* van het labyrinth reeds als de plaats, waar de *crista quarta* ontstaat, aangegeven, evenals Fleissig. Alexander echter meent, zonder bewyzen daarvoor by te brengen, dat de *crista quarta* uit het epitheel van de *crista posterior* zou ontstaan. De grootste tegenstelling met myne bevindingen vormt de veronderstelling van Retzius. Deze meent, dat op grond van de door hem gevonden gemeenschappelyke innervatie by alle diergroepen in de *crista posterior* de moederbodem zou zyn van de *crista quarta*. Uit het voorgaande hebben wy gezien, dat de veronderstellingen van Retzius en Alexander niet juist zyn gebleken.

Slotconclusie.

De *crista quarta* ontstaat:

By de twee laagste dierklassen: de beenvisschen en amphiëën, uit de *macula sacculi* en by de overige klassen: reptiliëën, vogels en zoogdieren, uit de *macula utriculi*.

1	Sagittale doorsnede belone-acus (44 mm)	57
2	Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)	57
3	Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)	57
4	Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)	57
5	Frontale doorsnede rana esculenta (15 mm)	58
6	Frontale doorsnede rana esculenta (15 mm)	58
7	Frontale doorsnede rana esculenta Aa (12 mm)	58
8	Frontale doorsnede rana esculenta Aa (12 mm)	58
9	Frontale doorsnede rana esculenta Aa (12 mm)	59
10	Innervuring der crista quarta bij de rana esculenta	59
11	Horizontale doorsnede Ptychozoön $1\frac{1}{2}$ broedtijd	59
12	Horizontale doorsnede Ptychozoön 3	59
13	Horizontale doorsnede Ptychozoön 4	60
14	" " " 4	60
15	" " " 4	60
16	" innerveering der crista quarta bij de ptychozoön	60
17	Horizontale doorsnede kip 12 dagen broedtijd	61
18	" " " 6 " "	61
19	" " " 6 " "	62
20	" " " 4 " "	62
21	" " " 4 " "	63
22	Innervering der crista quarta bij de kip	63
23	Horizontale doorsnede egel (40 mm)	63
24	" " " (15 mm)	63
25	" " " (9,5 mm)	63
26	" " tupaja tana (308 a)	64
27	" " " " (578)	64
28	" " " " (578)	64
29	" " " " (578)	64
30	" " " " (578)	65
31	" " rousettus (49)	65
32	" " tarsius spectrum (744)	65
33	" " " " (744)	65
34	" " " " (744)	66
35	" " mensch (kop-stuiklengte 30 mm)	66
36	" " " " " " " "	66
37	Innervatie der crista quarta bij de tarsius spectrum	66

Schematische voorstelling van de innervatie van de deelen van het labyrinth, figuur 1—8	67
Schematische voorstelling van de innervatie van de deelen van het labyrinth, figuur 9—15	68

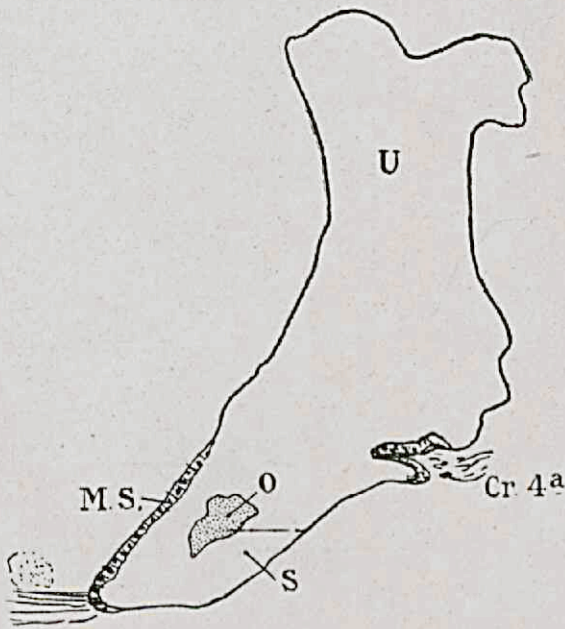


Fig. 1.

Sagittale doorsnede belone-acus (44 mm)

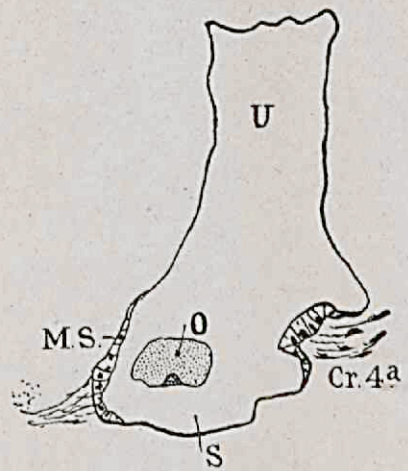


Fig. 2.

Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)

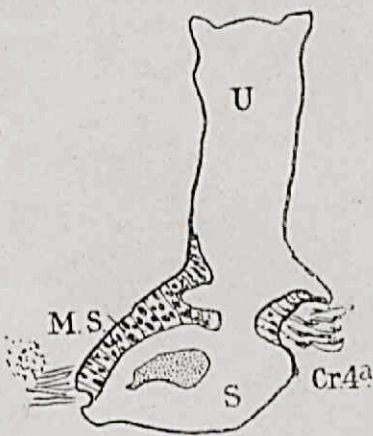


Fig. 3.

Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)

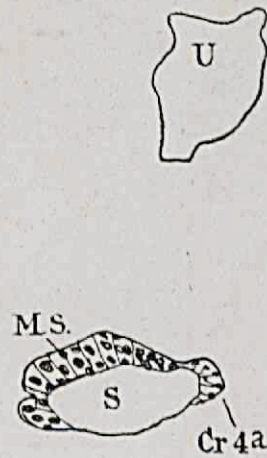


Fig. 4.

Sagittale doorsnede belone-acus (22 mm)

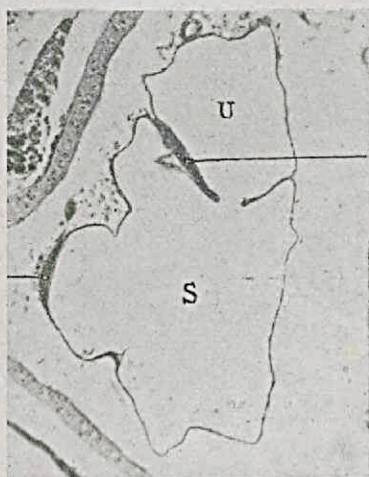


Fig. 5.
Frontale doorsnede rana esculenta
(15 mm)



Fig. 6.
Frontale doorsnede rana esculenta
(15 mm)

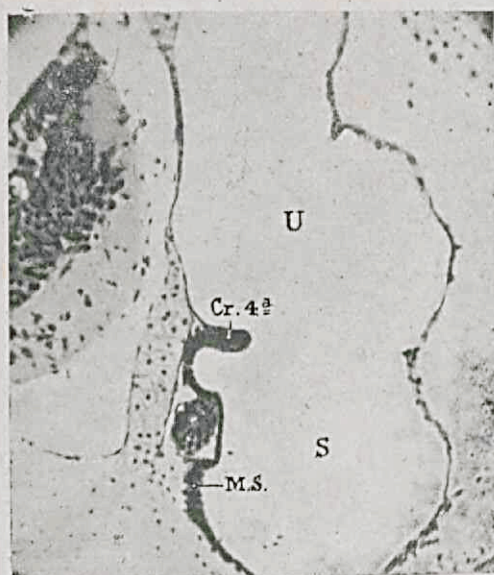


Fig. 7.
Frontale doorsnede rana esculenta Aa
(12 mm)



Fig. 8.
Frontale doorsnede rana esculenta Aa
(12 mm)



Fig. 9.

Frontale doorsnede rana esculenta ♀a 12 mm

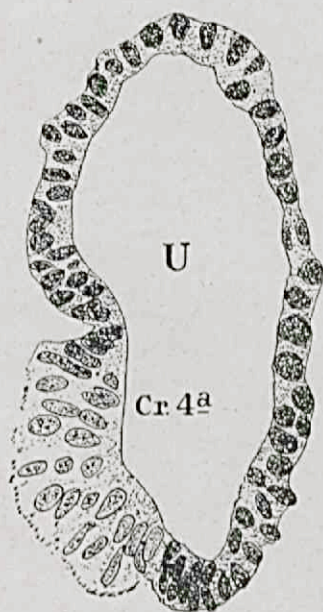


Fig. 12.

Horizontale doorsnede Ptychozoön 3.

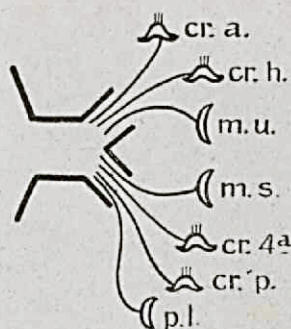


Fig. 10.

Innervierung der crista quarta
bij de rana esculentaFig. 11. Horizontale doorsnede Ptychozoön $\frac{1}{3}$ broedtijd.

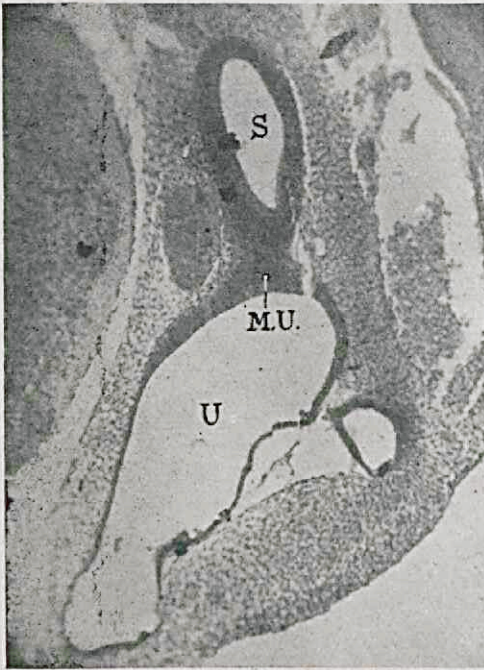


Fig. 13.
Horizontale doorsnede Ptychozoön 4.

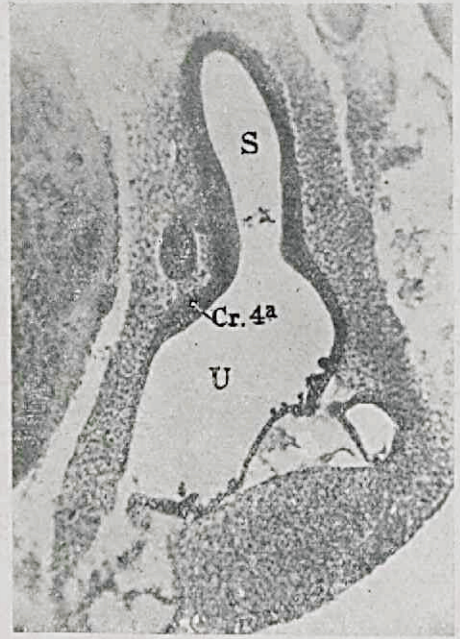


Fig. 14.
Horizontale doorsnede Ptychozoön 4.

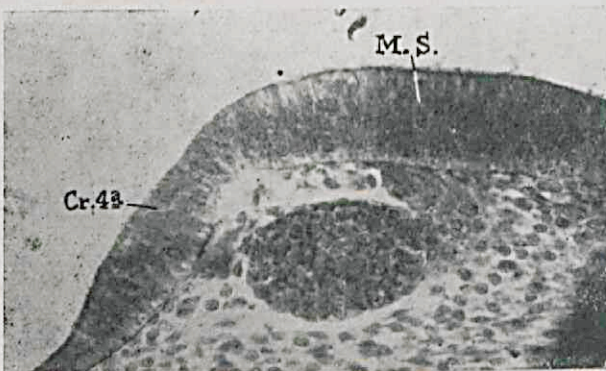


Fig. 15.
Horizontale doorsnede Ptychozoön 4.

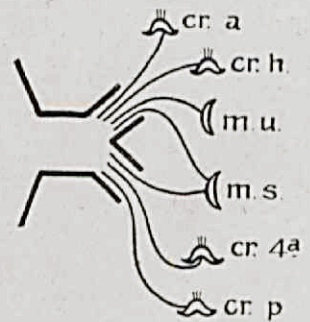


Fig. 16.
Horizontale innervating
der custa quarta bij de
Ptychozoön.

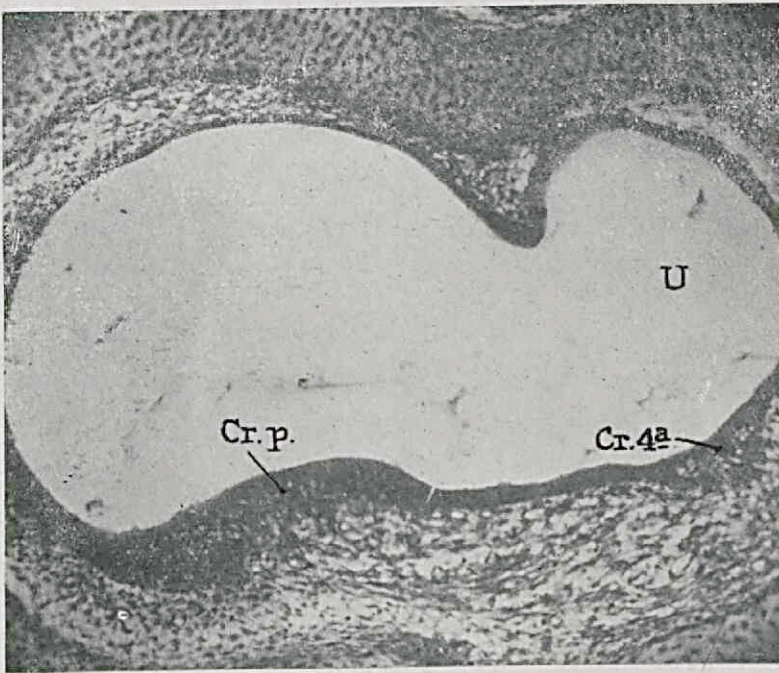


Fig. 17. Horizontale doorsnede kip — 12 dagen broedtijd.

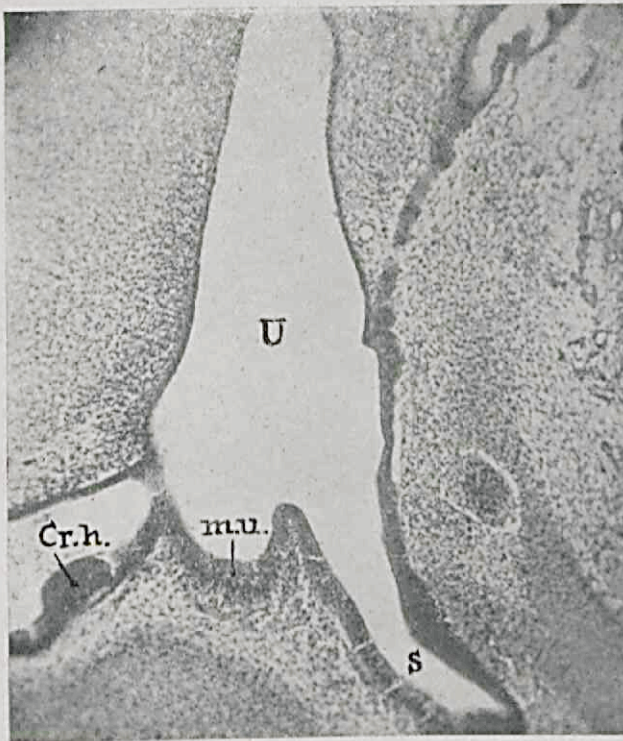


Fig. 18. Horizontale doorsnede kip — 6 dagen broedtijd.

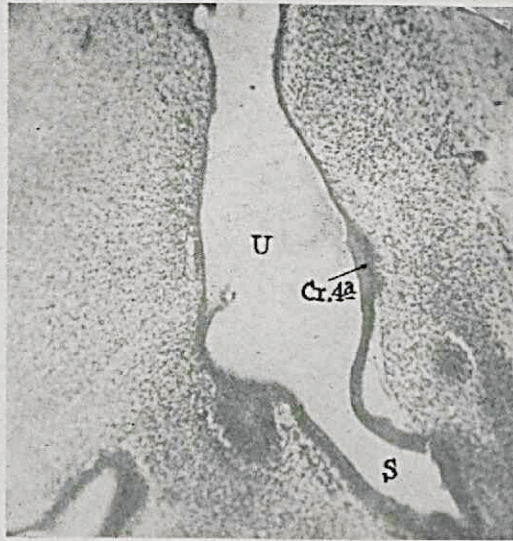


Fig. 19. Horizontale doorsnede kip — 6 dagen broedtijd.

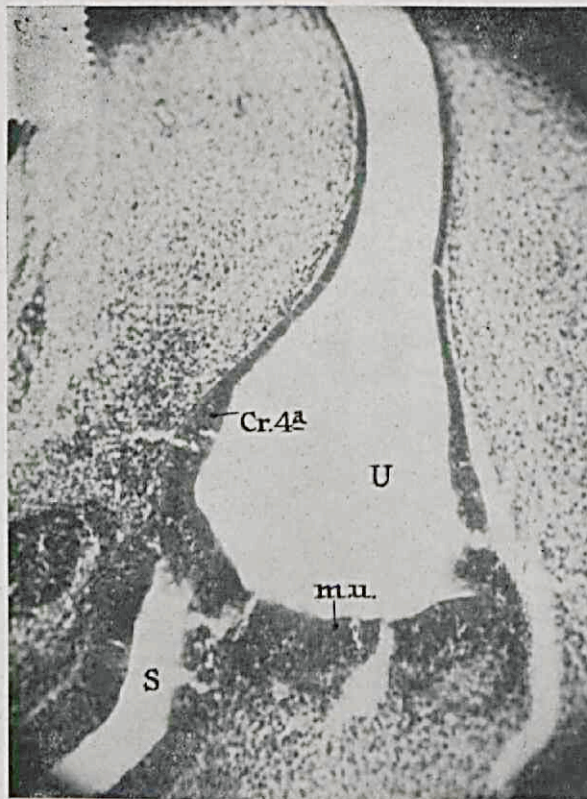


Fig. 20. Horizontale doorsnede kip — 4 dagen broedtijd.

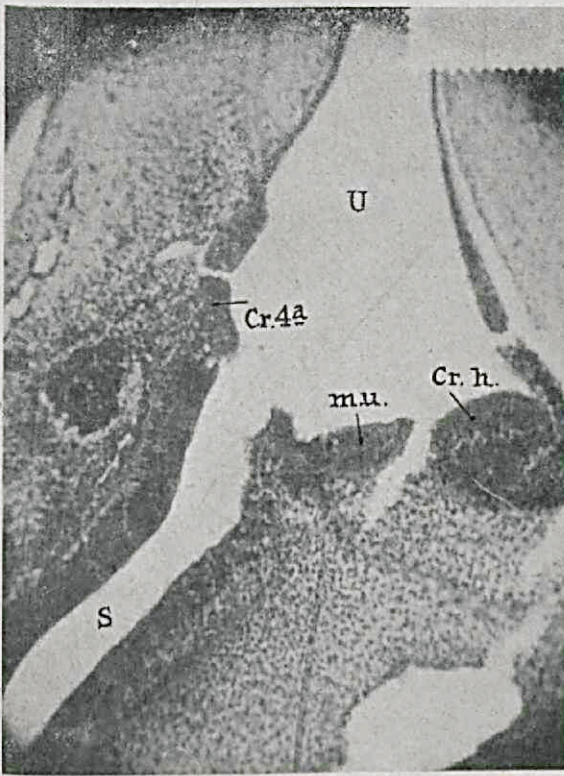


Fig. 21. Horizontale doorsnede kip — 4 dagen broedtijd.

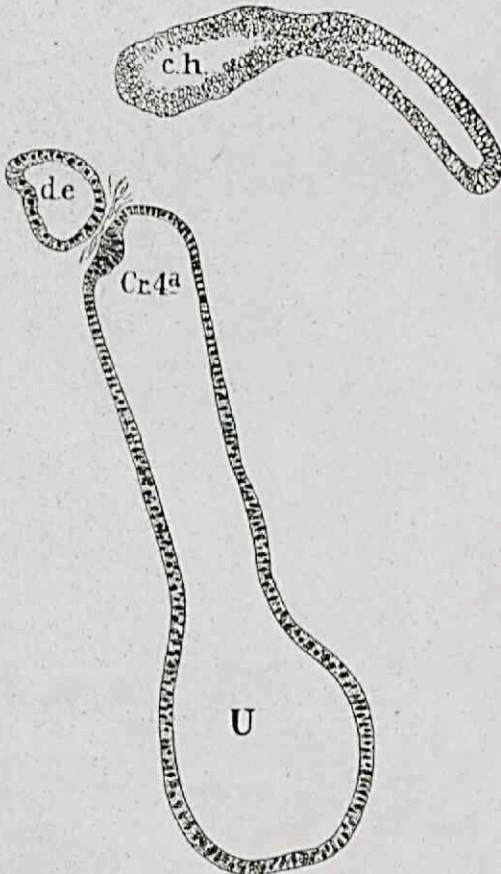


Fig. 24. Horizontale doorsnede egel (15 mm)

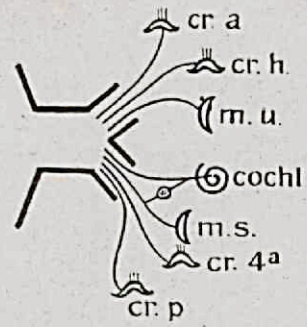


Fig. 22

Innervering der custa quarta bij de kip.

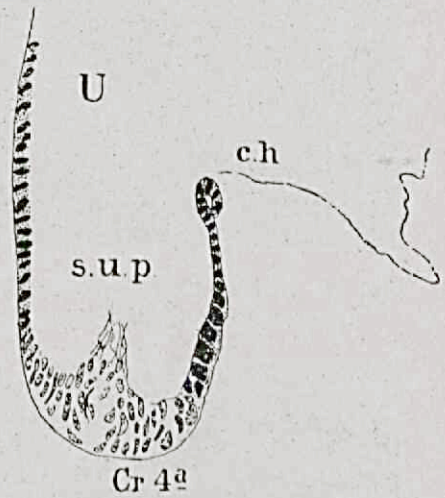


Fig. 23.

Horizontale doorsnede egel (40 mm)

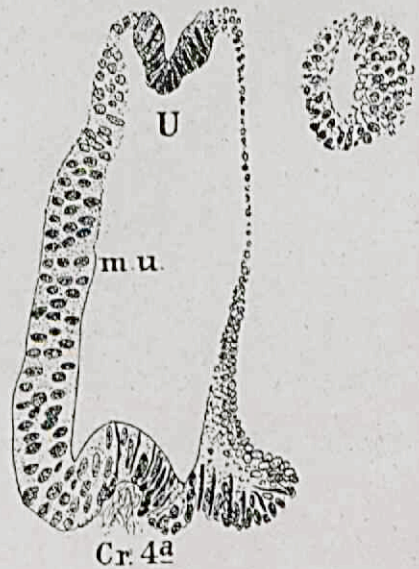


Fig. 25.

Horizontale doorsnede egel (9,5 mm)



Fig. 26. Horizontale doorsnede tupaja tana (308 a)



Fig. 27. Horizontale doorsnede tupaja tana (578)



Fig. 28. Horizontale doorsnede tupaja tana (578)



Fig. 29. Horizontale doorsnede tupaja tana (578)



Fig. 30.
Horizontale doorsnede tupaja tana (578)

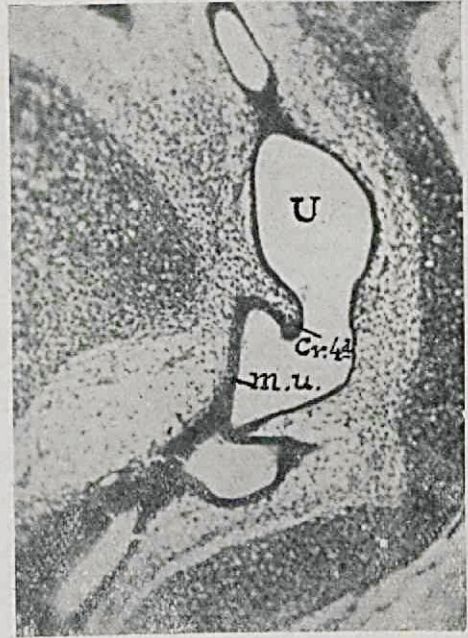


Fig. 31.
Horizontale doorsnede rousettus (49)

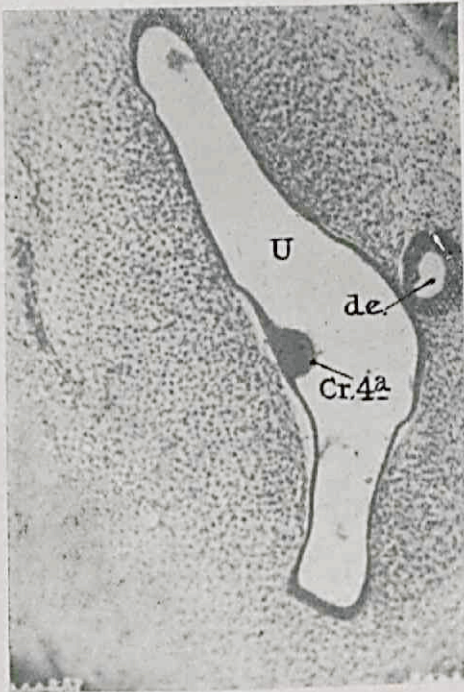


Fig. 32.
Horizontale doorsnede tarsius spectrum
(744)



Fig. 33.
Horizontale doorsnede tarsius spectrum
(744)

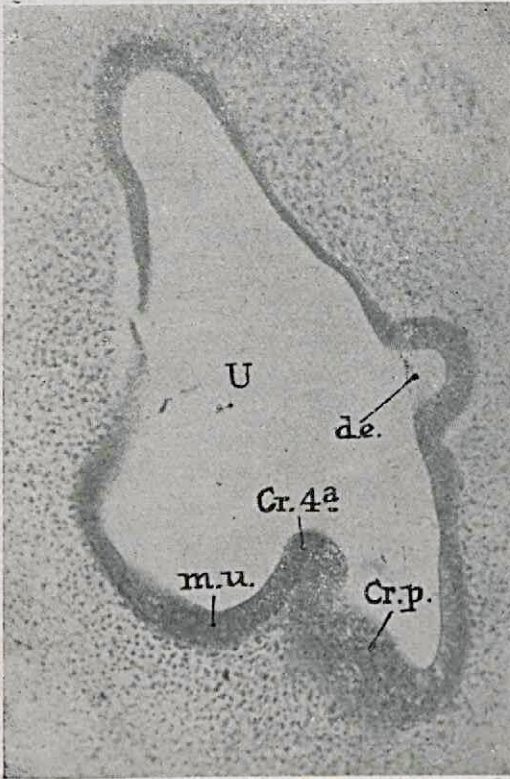


Fig. 34. Horizontale doorsnede tarsius spectrum (744).

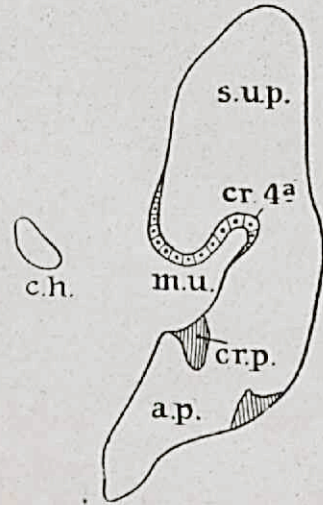


Fig. 35. Horizontale doorsnede mensch (kop - stuiklengte 30 mm)

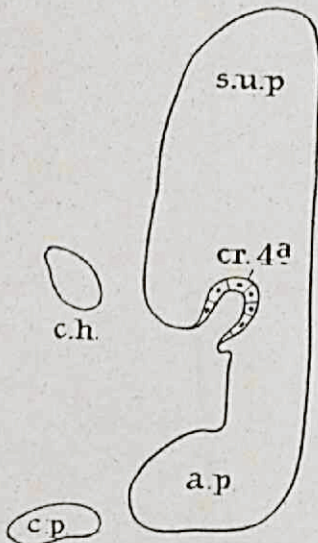


Fig. 36. Horizontale doorsnede mensch (kop - stuiklengte 30 mm)

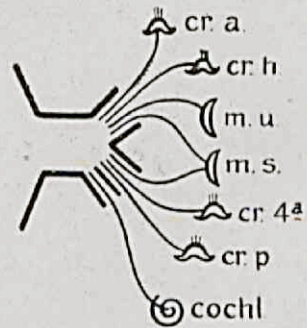
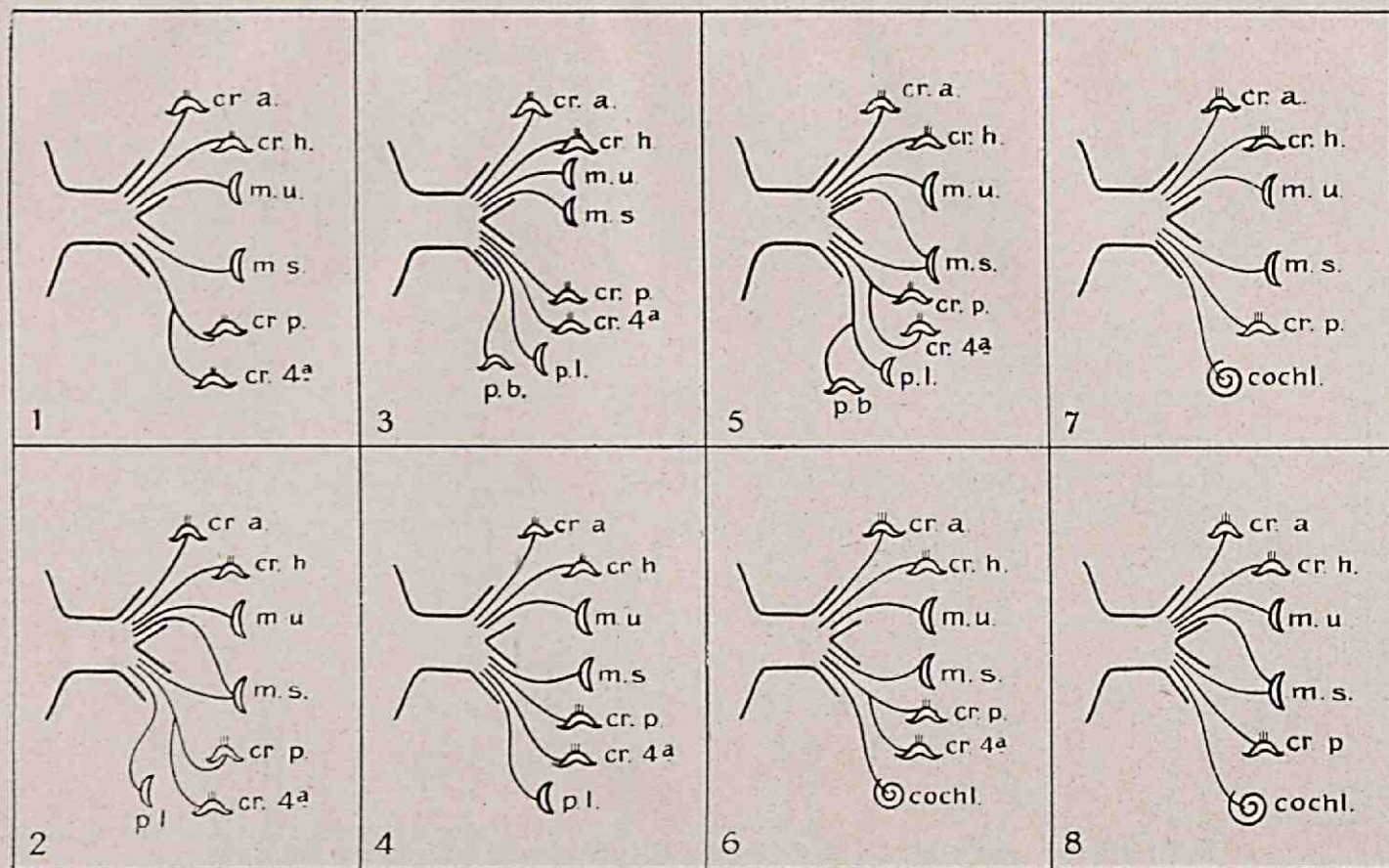


Fig. 37. Innervatie der costa quarta bij de tarsius spectrum.



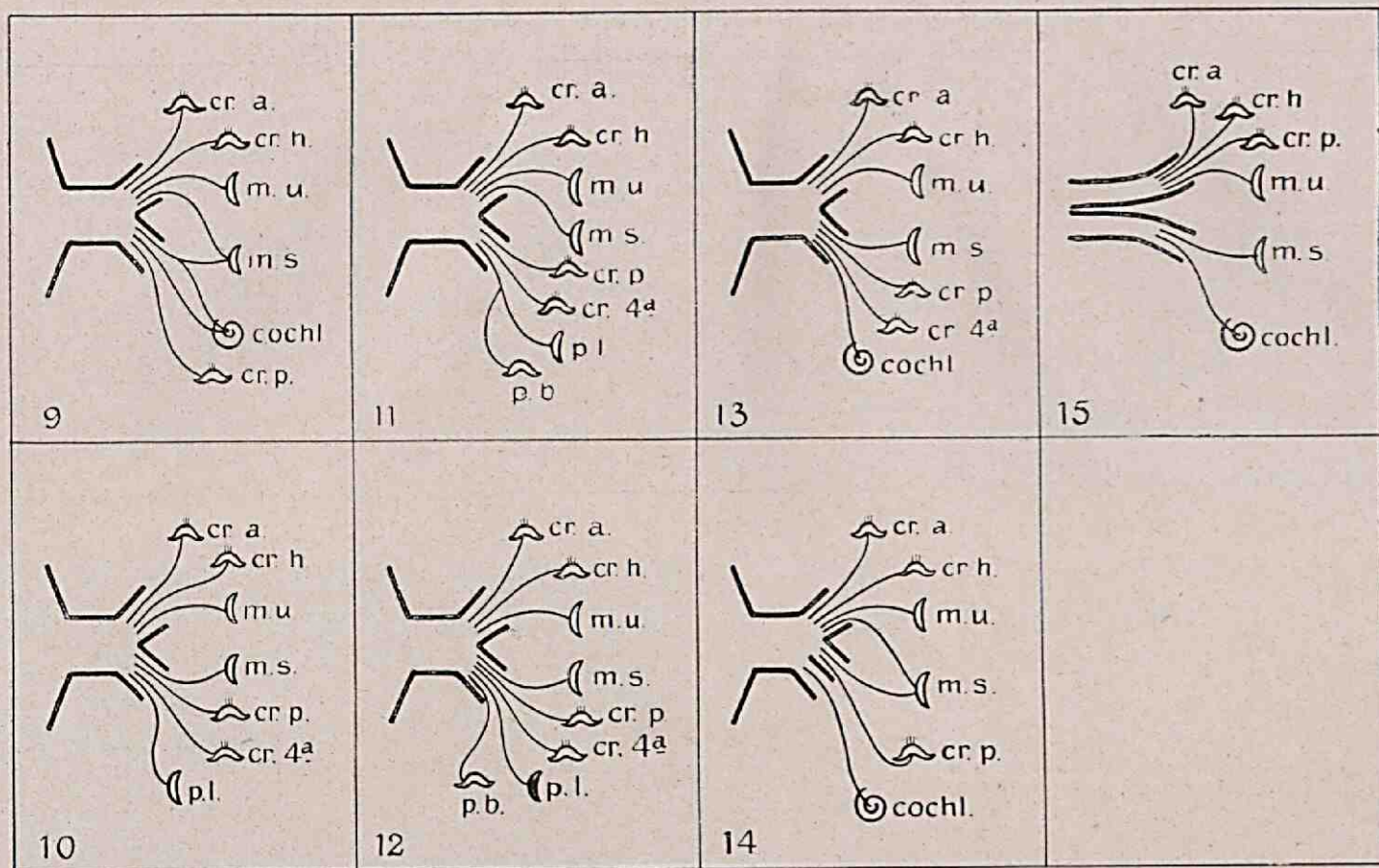
Schematische voorstelling van de innervatie van de deelen van het labyrinth.

1. Visschen (Ganoïden)
n. Retzius.
2. Beenvisschen n. Retzius.

3. Anuren n. Retzius.
4. Urodelen n. Retzius.

5. Reptilien n. Retzius.
6. Vogels n. Retzius.

7. Zoogdieren n. Retzius.
8. Zoogdieren n. Voit.



Schematische voorstelling van de innervatie van de deelen van het labrynth.

9. Zoogdieren n. Ovet.
10. Beenvisschen n. Arriens
Kappers.

11. Anuren n. Arriens
Kappers.
12. Reptiliën n. Arriens
Kappers.

13. Vogels n. Arriens
Kappers.
14. Zoogdieren n. Arriens
Kappers.

15. Mensch. Winkler.

STELLINGEN

I

Uit de zelfstandige ontwikkeling van de crista quarta door de geheele dierreeks, moet men besluiten, dat het orgaan eene zekere functie moet hebben.

II

Het ependym van het centraal kanaal van het centraal-zenuwstelsel gedraagt zich morphologisch en physiologisch als een zintuigorgaan.

III

Het verdient aanbeveling voor ons land de geographische verspreiding van hooikoorts verwekkende planten na te gaan.

IV

By haemolytische anaemiën verrichte men geen splenectomy.

V

Actieve immuniseering door inspuiting van toxine-antitoxine waarborgt in den regel eene onvatbaarheid tegen diphterie van langen duur.

VI

By dubbelzijdig glioom van het oog beproeve men eene stralen behandeling.

