Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Bijdrage tot de kennis der Pupipara

https://hdl.handle.net/1874/287183

4 qu 192, 1927

BIJDRAGE TOT DE KENNIS DER PUPIPARA

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

J. D. F. HARDENBERG

Diss.
Utrecht
1927

BIJDRAGE TOT DE KENNIS DER PUPIPARA

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT
3969 3506

Diss. Utrecht 1927

BIJDRAGE TOT DE KENNIS DER PUPIPARA

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS Dr. B. J. H. OVINK, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 3 OCTOBER 1927 DES NAMIDDAGS VIER UUR

DOOR

JOHANN DIETRICH FRANS HARDENBERG

GEBOREN TE WILLEM I (AMBARAWA)

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

DRUKKERIJ J. VAN BOEKHOVEN — UTRECHT

AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN AANSTAANDE VROUW

VOORWOORD.

Bij het eindigen van mijn studietijd is het mij aangenaam mijn dank te kunnen betuigen aan allen, die mij in mijn studietijd geleid en voortgeholpen hebben.

Hooggeleerde NIERSTRASZ, *hooggeachte Promotor. De tijd, dien ik op Uw laboratorium onder Uw leiding mocht doorbrengen, zal mij altijd in herinnering blijven. Ik dank U voor het vele, wat ik van U geleerd heb en voor de hulp, die ik bij mijn promotie van U mocht ondervinden.*

Hooggeleerde JORDAN. *Ik heb het altijd betreurd, dat ik slechts zoo kort in staat ben geweest in Uw vak onder Uw leiding practisch te werken. Voor hetgeen U voor mij, reeds in mijn studententijd gedaan hebt, zal ik U steeds zeer dankbaar zijn.*

Hooggeleerde PULLE. *Met zeer veel genoegen moet ik altijd terugdenken aan den tijd, dat ik mij aan de plantensystematiek kon wijden.*

Hooggeleerde WENT. *Slechts korten tijd heb ik Uw onderwijs en leiding mogen volgen. Dat U daarna nog belang in mij steldet, daarvoor ben ik U zeer erkentelijk.*

Hooggeleerde RUTTEN. *Ofschoon uw vak naderhand officieel niet tot mijn studierichting behoorde, hebt U toch steeds mijn belangstelling voor de Geologie weten gaande te houden. De herinnering aan Uw colleges zal mij altijd levendig blijven.*

Hooggeleerde WESTER. *Ik dank U voor Uw bereidwilligheid, die mij in staat stelde, steeds voldoende materiaal voor mijn studie bij de hand te hebben.*

Zeergeleerde DE LANGE. *U hebt mij de beginselen der embryologie geleerd. Ik dank U, dat U mij in de gelegenheid gesteld hebt, op Uw Instituut mij aan Uw vak te wijden.*

Zeergeleerde SCHUURMANS STEKHOVEN. *Aan U heb ik mijn zoo interessant onderwerp te danken. Ik ben er U zeer dankbaar voor, dat U mij te allen tijde met raad en daad hebt willen ter zijde staan.*

Verder dank ik U allen, die mij op eenige wijze bij het samenstellen van mijn proefschrift behulpzaam zijt geweest.

INLEIDING.

De *Pupipara* of Luisvliegen zijn nauw verwant met de *Muscidae*, waarvan zij echter door hun levenswijze, hun aan het parasitisme aangepaste organisatie en hun ontwikkeling afwijken. Den naam *Pupipara* hebben ze te danken aan de voor deze groep typische wijze van voortplanting. Het bevruchte ei groeit in het moederdier uit tot een volwassen larve, die zich dadelijk na de geboorte verpopt. Deze manier van voortplanting, die bij de *Pupipara*, behoudens een enkele uitzondering, regel is, komt ook bij de *Muscidae* een enkele keer voor (*Glossina* o. a.). De pupipare Musciden gelijken in hun inwendige organisatie op de luisvliegen.

Alle Pupiparen zijn huidparasieten en leven, met slechts één enkele uitzondering, op vogels en zoogdieren. Door hun parasitaire levenswijze is vooral hun uitwendige bouw sterk veranderd, zoodat het bij vele vormen moeite kost om ze als Dipteren te herkennen. Het is daarom gemakkelijk in te zien, dat men ze vroeger wel als luizen beschouwde. Alle Pupiparen hebben een breed, platgedrukt lichaam met een weinig beweegbaren kop, die tegen den thorax ligt. Kop en thorax bestaan uit normale harde chitine en het abdomen is bekleed door een plooibare, leerachtige chitine. Dit is van belang, omdat de inhoud van het abdomen gedurende de zwangerschap sterk toeneemt. Elk spoor van segmentatie kan hier verdwenen zijn. Bij het wijfje zijn de veranderingen van het abdomen natuurlijk sterker uitgedrukt dan bij het mannetje. De pooten en klauwen zijn opvallend krachtig vergeleken bij die der Musciden. Oogen en vleugels kunnen meer of minder rudimentair of zelfs geheel verdwenen zijn. Hiertegenover staat, dat er door het parasitisme nieuwe organen ontstaan zijn, zooals b.v. de ctenidiën aan kop, thorax en abdomen.

De verwantschap met de Musciden vertoont zich duidelijk in de anatomie van den kop. De Pupiparen behooren tot de groep der cycloraphe Dipteren. De antennen zijn klein en verborgen in groeven van den clypeus. Ook de monddeelen zijn volgens hetzelfde principe gebouwd als die der Musciden. Ook zenuwstelsel en darmkanaal vertoonen daar-

mede geen noemenswaardige verschillen. De anatomie van het manlijk genitaalstelsel is in hoofdzaak dezelfde. De vrouwelijke genitaalorganen wijken nog het meeste af, maar toch is het duidelijk dat de veranderingen, die op te merken zijn, vnl. in verband staan met de pupipariteit.

Tot de *Pupipara* rekent men een viertal families, n.l. de *Hippoboscidae*, *Streblidae*, *Nycteribiidae* en *Braulidae*. Hiervan hebben alleen de *Streblidae* hier te lande geen vertegenwoordigers.

Van de *Hippoboscidae* zijn hier in Holland aangetroffen:

1e	*Hippobosca equina* L.	op het paard.
2e	*Melophagus ovinus* L.	op het schaap.
3e	*Lipoptena cervi* L.	op de Cerviden.
4e	*Olfersia ardeae* Macq.	op reiger, roerdomp, e. d.
5e	*Ornithomyia avicularia* L.	op verschillende roofvogels.
6e	*Crataerrhina pallida* Olf.	op de gierzwaluw.
7e	*Stenopteryx hirundinis* L.	vnl. op de huiszwaluw.

Van de *Nycteribiidae* is *Nycteribia blasii* Kol. de eenige vertegenwoordiger en van de *Braulidae*, *Braula coeca* Nitzsch resp. op *Vespertilio*-soorten en op *Apis mellifica* L.

HOOFDSTUK I.

Biologie.

Alle Pupiparen zijn bloedzuigende huidparasieten van zoogdieren en vogels. Hierop maakt een uitzondering *Braula coeca*, die van honing leeft. Geheel apart staat *Ascodipteron speiserianum*. Het labium van dit dier functionneert, daar het aan zijn uiteinde een aantal met tanden voorziene kammen draagt (MUIR 1913), als een soort rasp, waarmee de huidcellen afgeschaafd worden. Resten van huidcellen worden ook in den darm teruggevonden, terwijl ik verder veronderstel, dat serum uit de wonde sijpelt en door het dier wordt opgezogen. Een nader onderzoek van de voedingsphysiologie van het dier is gewenscht (zie p. 73).

In verband met de min of meer zittende levenswijze van de meeste vormen, vinden wij in deze groep een sterke neiging om de vleugels te verliezen. Wij kunnen alle overgangen aantreffen van normaal ontwikkelde vleugels, die als zoodanig ook gebruikt worden, tot een totale afwezigheid van deze organen. Bij de reductie van de vleugels moet ook gelet worden op het gedrag van de halteren, aangezien we bij de Dipteren, wat het vliegvermogen betreft, twee factoren onderscheiden moeten, n.l. de vleugels eenerzijds en de halteren anderzijds. Daar algemeen wordt aangenomen, dat de halteren een functie te vervullen hebben bij het vliegen, is de toestand, zooals wij die bij de *Nycteribiidae* aantreffen, zeer opmerkelijk. Daar immers zijn, althans bij het volwassen dier, de vleugels spoorloos verdwenen (of deze nog in het embryo aangelegd worden, kon ik niet onderzoeken door materiaalgebrek), maar zij zijn in het bezit van goed ontwikkelde halteren. De beteekenis hiervan is mij onbekend. Het is daarom des te eigenaardiger, omdat we bij die vormen van *Streblidae* en *Hippoboscidae*, die sterk of geheel gereduceerde vleugels hebben, ook sterk of geheel gereduceerde halteren aantreffen. Ook het genus *Braula* sluit zich hierbij aan, door dat het geen spoor van vleugels of halteren bezit.

De Hollandsche naam voor deze groep (luisvliegen) is wel treffend gekozen, want evenals de echte luizen verlaten de vliegen (en hiervan

zijn slechts enkele op vogels parasiteerende Pupiparen uitgezonderd) den eenmaal gekozen gastheer niet meer, tenzij om bijzondere redenen, zooals het leggen van het puparium, dood van den gastheer, e. d. Vormen zonder bruikbare vleugels zijn hiertoe uit den aard der zaak wel gedwongen, maar ook soorten als b.v. de *Hippobosca's*, die toch normaal kunnen vliegen, verlaten hun gastheer niet (SCHUURMANS STEKHOVEN 1922—1923).

Nooit worden de puparia op den gastheer gedeponeerd, uitgezonderd *Melophagus*, *Lipoptena tolisina* en *Penicillidia progressa* (MUIR 1913). Het zwangere wijfje verlaat hiertoe haar gastheer en legt het puparium ergens in den omtrek in spleten van den grond, boomschors, e. d. Dit doen niet alleen vliegende vormen, zooals *Hippobosca* (SCHUURMANS STEKHOVEN 1922—1923), maar ook de vleugellooze vormen als *Lipoptena* en de geheele familie der *Nycteribiidae* (FALCOZ 1922). Wat de *Streblidae* met hun rijpe larven doen, is niet met zekerheid bekend.

Zooals boven reeds werd gezegd, vormt *Melophagus ovinus* hierop een uitzondering. Dit dier kleeft de puparia tusschen de wol van het schaap, daartoe in staat gesteld door een kleverig secreet, dat om het puparium heen zit en in de lucht verhardt. Dit secreet is waarschijnlijk afkomstig van de receptacula seminis (zie p. 29), want deze klieren vertoonen hun grootste activiteit op het moment, dat de pop geboren wordt. Voor de beide andere bovengenoemde soorten verwijs ik naar MUIR 1913, p. 357.

Het leggen van de pop, dat ik eenige malen observeerde, duurt drie tot vijf minuten. Het wijfje neemt daartoe geen bijzondere maatregelen; het geeft zich zelfs niet de moeite stil te zitten, maar wandelt heen en weer en het wordt dan aan het toeval overgelaten, waar de pop gelegd wordt. De bewering, die men in sommige parasitologische handboeken vindt, dat *Melophagus* de larven in den grond legt, berust op een onjuistheid. Proeven in die richting gaven een negatieven uitslag. Er werd geen enkel levensvatbaar puparium verkregen, hoewel een aantal larven werd geaborteerd. Doch dit is een verschijnsel, dat de meeste hoogzwangere wijfjes vertoonen, zoodra zij in voor hen abnormale omstandigheden worden overgebracht.

Alle andere soorten hebben geen kleverige puparia. Deze zijn volkomen chitineus en glad. Wel kan men in de literatuur vinden, dat zij aan de haren van den gastheer worden vastgekleefd, doch dit is gebleken onjuist te zijn (SCHUURMANS STEKHOVEN 1922—1923).

De vogelluisvliegen zijn lang niet zoo sterk gebonden aan hun toevalligen gastheer als bovengenoemde vormen. Daarom worden soorten als *Crataerrhina*, *Stenopteryx*, *Ornithomyia* e. d. op een relatief groot aantal vogels aangetroffen, al is er wel degelijk een bevoorrechte gastheer of groep van gastheeren aan te wijzen. Van deze soorten zijn alleen *Crataerrhina* en *Stenopteryx* mij uit eigen aanschouwing in de vrije natuur bekend van de *gierzwaluw* en de *huiszwaluw*. Beide genera zijn niet in staat om te vliegen. De imagines zitten niet voortdurend op de vogels, waarop zij slechts komen, om bloed te zuigen. De vliegen vond ik alle op en tusschen het nestmateriaal, waar ook de glanzend zwarte poppen te vinden zijn. Eenmaal te voorschijn gehaald, weten de vliegen zich al loopende en springende zeer snel te verwijderen. *Stenopteryx hirundinis* trof ik slechts aan in de dichte nesten van de huiszwaluw. Het aantal parasieten per nest wisselde vrij sterk, met als minimum: vijf (in een nest te Blauwkapel) en als maximum: een dertigtal (in een sterk geïnfecteerd nest te Loenen aan de Vecht). Ook in den omtrek van de nesten (aan den huismuur e. d.) trof ik de vliegen aan. In de open nesten van de boerenzwaluw vond ik ze zelf nooit en evenmin in de nesten van de oeverzwaluw. Het schijnt dus, dat *Stenopteryx* bij voorkeur op de huiszwaluw leeft, van welke vrijwel geen nest niet geïnfecteerd is. In de literatuur zijn ook de andere zwaluwen als gastheer bekend. *Crataerrhina pallida* werd door mij slechts in nesten van de gierzwaluw (Loenen) gevonden. Ook deze soort is volgens literatuuropgaven op andere zwaluwen te vinden. Het aantal exemplaren per nest bedroeg hier veel minder dan bij *Stenopteryx*, maar we mogen niet uit het oog verliezen, dat de gierzwaluwnesten, die open en bloot onder de dakpannen e. d. liggen, den parasieten veel kans tot ontsnappen bieden.

Bij de *Hippoboscidae* der zoogdieren vinden we de meest uiteenloopende getallen per gastheer en dit hangt klaarblijkelijk, althans voor een deel, af van den toevalligen gezondheidstoestand van den gastheer. Een ziek dier is altijd veel sterker geïnfecteerd dan een gezond. Heeft b.v. een normaal gezond schaap er dikwijls slechts een stuk of tien, bij een ziek dier telde ik er eens ruim vierhonderd. Brengt men op een gezond dier een aantal luisvliegen, dan is dit aantal na eenige dagen toch weer gereduceerd tot ongeveer het getal, dat er vóór de overbrenging reeds op aanwezig was. Slechts voor een deel draagt het schaap zelf aan deze vermindering schuld door bijten en krabben. Maar het is

ook beslist een feit, dat *Melophagus* in zoo'n geval het schaap vrijwillig verlaat.

Dit is voor de verspreiding van *Melophagus* van belang. Daar dit dier niet vliegen kan, kan infectie slechts plaats vinden door direct contact, doordat de vlieg van het eene schaap overgaat op het andere. Op plaatsen, waar de schapen zich dikwijls ophouden, kan men soms *Melophagus* op den grond vinden, doordat ze hetzij bij toeval, hetzij opzettelijk hun gastheer verlaten hebben. Op deze manier is het ook mogelijk, dat zij een volgend schaap infecteeren. Groot is de kans niet, want *Melophagus* is zeer gevoelig voor abnormale omstandigheden en tot hongeren absoluut niet in staat. Vermoedelijk heeft dit vinden van *Melophagus* op den grond aanleiding gegeven tot de bovenstaande bewering, dat zij hun poppen in den bodem zouden leggen.

Deze toevallige verspreiding, voor *Melophagus* wel de eenige, gaat natuurlijk voor alle soorten in meerdere of mindere mate op. Maar toch komt bij goed vliegende vormen er nog als tweede factor een min of meer gerichte verspreiding bij, doordat de dieren van den eenen gastheer op den anderen overvliegen. Vooral schijnt deze methode van belang te zijn bij de vogelluisvliegen. Hieruit is dan ook het feit te verklaren, dat in het algemeen deze soorten meer gastheeren hebben dan de niet vliegende.

De zoogdierluisvliegen hebben niet zoo'n groote keus van gastheer, omdat ze door hun klauwen, die de haren omvatten en dus aan een bepaalde haardikte zijn aangepast, meer afhankelijk zijn bij hun keuze, dan de vogelparasieten, die tusschen de veeren kruipen. De *Nycteribiidae*, die op de vleermuizen met hun eigenaardige gevormde haren leven, toonen daaraan dan ook aanpassingen. De klauwen en ook ctenidiën zijn bij deze groep voorzien van ribbels en gleuven.

Met de wijze van verspreiding hangt natuurlijk de wijze van voortplanting ten nauwste samen. Vormen, die te allen tijde op hun gastheer verblijven, planten zich het geheele jaar door voort. Dit zijn in onze breedten de soorten, die op zoogdieren leven en verder alle tropische soorten.

In de tropen geschiedt de voortplanting het geheele jaar door in het zelfde tempo, althans voor zoover bekend. Exacte onderzoekingen ontbreken tot nog toe over dit onderwerp.

Ook de zoogdierbezoekende soorten in ons klimaat planten zich gedurende den winter voort. Het tempo is dan echter, ten gevolge van de

verlaagde temperatuur, verlangzaamd, waardoor de duur van het larvenleven en den poptoestand verlengd wordt. Met soorten als *Stenopteryx* en *Crataerrhina* is het echter anders gesteld. Gedurende den winter zijn de gastheeren verdwenen en de imagines dus zonder voedsel. In de zwaluwnesten vinden we in dien tijd geen levende volwassen dieren. De vlieg overwintert in poptoestand. Deze poppen worden gelegd omstreeks Augustus—September. In een nest (afkomstig uit Gouda) werden op 13 September nog pas gelegde poppen aangetroffen. Deze poppen komen nu niet eerder uit dan in April—Mei van het volgend jaar (volgens mondelinge meedeeling van Prof. DE MEYERE). De winterpoppen, die ik in mijn bezit had, kwamen pas half Juni uit, doch ik geloof, dat deze om de een of andere reden te laat uitkwamen (zie p. 8). De poppen komen waarschijnlijk dus uit in den tijd, dat de zwaluwen weer tot hun oude nesten terugkeeren. Deze worden opnieuw geïnfecteerd en ook nieuwgebouwde nesten bevolken zich in dezen tijd door overbrenging.

Deze vliegengeneratie, die vermoedelijk wel den geheelen zomer in leven zal blijven, legt nu eenige keeren achter elkaar een pop. Deze poppen komen spoedig uit en de jonggeboren vliegen leven nu naast hun oudergeneratie voort en helpen de vliegenbevolking der nesten te vermeerderen. De winterpoppen gebruiken dus voor hun ontwikkeling ruim zes maanden. De zomerpoppen hebben hiervoor gemiddeld 22 dagen noodig.

Om dit na te gaan werden de poppen in een thermostaat van ongeveer 30°C. (de temp. van het bewoonde nest) gebracht. Iedere pop werd apart in een genummerd buisje gedaan en de datum van het overbrengen in den thermostaat en die van het uitkomen werden opgeteekend. De thermostaatlucht werd vochtig gehouden om uitdrogen der poppen te voorkomen. Het meeste van belang waren natuurlijk die poppen, waarvan de datum van het leggen bekend was. Zij zijn te herkennen aan de lichte kleur. Een pas gelegde pop bij alle *Pupipara* is wit, behalve de spiraalculairplaat aan het achtereinde, die reeds dadelijk glanzend bruin (*Melophagus*) of zwart (alle andere soorten) is. De rest van de pop wordt in het verloop van twee à drie dagen gelijk van kleur aan de spiraculairplaat. *Hippobosca* doet dit reeds in een tijdsverloop van 3—4 uur (SCHUURMANS STEKHOVEN 1922).

Het maximum voor den duur van het popstadium was 23 en het minimum 21 dagen. Een absolute waarde valt aan deze getallen niet

te hechten, door de betrekkelijke weinige gegevens, die mij ten dienste stonden. Echter kunnen we gerust aannemen, dat, althans in de periode van het nestelen, de duur ruim drie weken bedraagt. Voor de poppen, waarvan de datum van geboorte onbekend was, kon ik door terug te rekenen ongeveer concludeeren, dat de meesten einde Mei of begin Juni gelegd waren. Vermoedelijk waren dus de poppen, die ik gebruikte, de eerste poppen van het seizoen. De duur van het larvestadium bedraagt n.l. naar schatting een veertien dagen ongeveer (Dit is naar analogie van *Melophagus*, waar de duur van het popstadium 28 dagen en de duur van de larveperiode ongeveer drie weken is, bij een temp. van ongeveer 25°C., dat is de gemiddelde temp. van de wol (SWINGLE). Ik vond dit bij eigen onderzoek bevestigd. Daar het imago ongeveer één à twee weken noodig heeft, om tot volle ontwikkeling te komen, moeten de dieren, die de desbetreffende poppen gelegd hebben, ongeveer in het begin van Mei geboren zijn. Dit klopt met het bovenaangehaalde omtrent het uitkomen van de winterpoppen.

De naam *Pupipara* heeft betrekking op de ontwikkeling, al is hij niet geheel juist. In de eerste plaats vinden we bij deze dieren geen poppen, maar z.g. puparia, daar de laatste larvehuid tegelijkertijd ook als pophuid dient. In de tweede plaats worden er geen puparia geboren, maar volwassen larven.

De larve bevindt zich gedurende de ontwikkeling in den uterus van het moederdier. Het rijpe ei verlaat het ovarium en komt dan terecht in den linker of rechter oviduct. Daar schijnt het te blijven, tot de bevruchting heeft plaats gehad (LEUCKART 1858). Om het ei bevindt zich een chitinehuidje en aan de voorste pool bevinden zich in een instulping de micropylae. Zoodra één spermatozoïde één der mycropylae is gepasseerd, worden deze afgesloten. In de instulping wordt een stof afgescheiden, die de spermatozoïden aantrekt, zoodat daarin altijd een kluwen van spermatozoïden te vinden is. Ook kan overal tegen den chitinewand aan het sperma in meerdere of mindere mate aangetroffen worden. Aan de caudale pool van het ei is meestal een opeenhooping van spermatozoïden te zien. Of dit een physiologische, dus een chemotaktische, dan wel een zuivere mechanische oorzaak heeft, is mij niet bekend. Het ei ligt n.l. in den parigen oviduct met de caudale pool naar het atrium toe, waar het sperma bewaard wordt. Het ei, dat van den parigen oviduct naar den uterus voortbewogen wordt, gaat, met de caudale pool vooraan, door het atrium en neemt zoodoende als het ware

een kap van spermatozoïden mee. De kap van sperma om de caudale pool ligt na eenigen tijd ventraal van het ei, precies tegenover de ventrale uterusklier, die in dezen tijd een secreet afscheidt. Hierin blijven de spermatozoïden een tijd lang in leven. In den loop der ontwikkeling verdwijnen zij langzamerhand. Wat daarmee gebeurt, kan ik niet zeggen.

De wanden van den onparigen oviduct zijn klierachtig. De kliercellen werken pas het sterkst, nadat het ei den oviduct verlaten heeft. Zoo lang het ei in den oviduct ligt, maken de wandcellen den indruk absoluut in rust te zijn. Waarvoor het secreet van deze cellen dient, is mij onbekend.

De overgang van het ei van den parigen oviduct via atrium en via den onparigen oviduct naar den uterus geschiedt door contractie van spieren in den wand. Dit schijnt snel te gebeuren. Althans in mijn series had ik stadia, waar het ei nog in den follikel lag en waar het ei reeds in den uterus aanwezig was. Tusschenstadia trof ik niet aan.

Het ei in den uterus is volkomen eender georiënteerd als het moederdier. De ventrale zijde van het embryo is dus naar de ventrale zijde van de moeder gekeerd, enz. Slechts in enkele gevallen was de oriëntatie niet geheel eender en lag het embryo scheef. Vermoedelijk is dat te wijten aan plotselinge contracties van de uterusklieren tijdens de fixatie.

In den uterus ontwikkelt het ei zich verder. In het blastodermstadium reeds ontstaat onder de eischaal een tweede chitinelaag. Tegen den tijd, dat het stomodaeum opent, heeft de eerste vervelling plaats. De eischaal scheurt aan de rugzijde open en wordt door het grooter worden van de larve, tijdens den groei, langzamerhand geheel afgeworpen. De eischaal is dan als een ineengeschrompelde chitinemassa aan de ventrale zijde van het embryo te vinden. Als de larve bijna volwassen is, heeft een tweede vervelling plaats. De derde huid dient tevens als pophuid.

De eerste vervelling is vooral duidelijk te constateeren bij *Stenopteryx* en *Crataerrhina*, waar de eischaal anders van bouw is als de eerste larvehuid (zie p. 45 en fig. 11 en 18).

Zoodra de larve een goed ontwikkelden mond en darm heeft beginnen de z.g. melkklieren van de moeder te secerneeren. Deze klieren leveren een door eosine slechts licht te kleuren secreet, waarin een groot aantal korrels van onregelmatigen vorm en verschillenden diameter, die op kristalloïden gelijken (zie p. 28). Te zelfder tijd, dat de melkklieren hun „melk" leveren, zien wij de dooierkorrels, die veel regelmatiger

in grootte en rond tot ovaal in omtrek zijn, in den darm in zeer kleine granula uiteenvallen. Deze granula verminderen steeds meer, naarmate het aantal kristalloïden in den darm toeneemt en zij worden dan ook geresorbeerd door den darmwand. Dat het darmepitheel resorbeert, blijkt uit de vacuolen, die aan de van het lumen afgekeerde zijde liggen.

In den dorsalen oesophaguswand bevindt zich een kegelvormig orgaan, dat eenigszins te vergelijken is met een tong. Deze is zeer gespierd. De spieren loopen vanaf het punt, waar de medio-dorsale tongwand overgaat in den medio-dorsalen oesophaguswand, waaiervormig uit naar den ventralen wand van het orgaan. Door deze spieren kan het volumen van de tong verkleind worden en dus dat van den oesophagus vergroot. Hierdoor worden de kristalloïden naar binnen gezogen. De larve schijnt bij dit zuigen een rhythmische beweging uit te voeren (40—50 keer per minuut). Dit werd door LEUCKART beschreven. Ikzelf heb dit verschijnsel niet te zien kunnen krijgen.

Het opzuigen van het voedsel gebeurt zeer grondig. Nooit vond ik meer dan 1 of 2 kristalloïden in het uteruslumen, vlak voor den mond. De uitmonding van de klieren ligt dan ook zeer gunstig, vlak tegenover de mondopening van de larve. In sommige gevallen scheen het mij toe, dat de uitvoergang op een kleine papilachtige verhevenheid lag. Dit was echter lang niet in alle series even duidelijk op te merken. Ik durf daarom niet aan te geven, of dit een anatomische eigenschap is, of slechts een toevallige plooi of verhevenheid van den uteruswand. De uteruswand ligt n.l. in een aantal plooien. Bij het groeien van de larve worden de plooien vlakker en vlakker, zoodat wellicht dieren met een jonge larve wel degelijk een papil hebben, die naderhand verstrijkt. In verband hiermede is het daarom opmerkelijk, dat bij *Cyclopodia plenoctena* de uitmonding van de klieren in een klein zakje aan den dorsalen kant van den uterus ligt. De kop van de larve vormt daarin als het ware een korte slurf en de mondopening ligt juist tegenover een duidelijke papil, waarin de klieren uitmonden. Men zou hier dus kunnen spreken van een soort tepel, waaraan de larve zuigt. Jammer genoeg had ik van dit zeldzame materiaal slechts één serie van een dergelijk stadium. Misschien dat bij dieren met een ouder embryo ook hier de uteruswand één gladde oppervlakte zou vertoonen.

De larve neemt groote hoeveelheden van deze kristalloïden tot zich als reservevoedsel voor de verpopping. De darm, die eerst vrij normale

proporties had, zwelt daardoor op en neemt ten slotte het grootste deel van het embryo in.

In een tweetal series van oudere larven vond ik in het darmlumen eenige losse celgroepen, die den indruk verwekten van cellen, die phagocyteeren. Ik wil hierover echter vooralsnog geen oordeel vellen. Oudere larven kleuren zich n.l. niet goed met DELAFIELD'S haematoxyline, zoodat om uit te maken of er werkelijk phagocytose aanwezig is, er eerst naar een andere techniek gezocht moet worden.

De omvang van de larve is door den groei dusdanig toegenomen, dat de geheele uteruswand is vlakgestreken. De uterus neemt dan in dorso-ventrale richting de geheele dikte van het abdomen van de moeder in. De dorsale kant van den uterus ligt dan vlak tegen den dorsalen lichaamswand aan. Hierdoor hebben natuurlijk niet onbeduidende verschuivingen van de abdominaalorganen plaats. Zoo worden b.v. de beide ovaria, die bij het virginale wijfje evenwijdig aan elkaar boven den uterus liggen, nu naar links en rechts uit elkaar geduwd bij de eerste zwangerschap. Na afloop daarvan komen ze wel weer naar elkaar toe, maar hernemen toch niet meer hun ouden stand. Bij *Hippobosca equina*, waar de oviduct een S-vorm heeft, verschuiven ook de deelen van de S ten opzichte van elkaar. Dat ook de kliervertakkingen en darmwindingen door den gezwollen uterus opzij worden geduwd, behoeft natuurlijk geen naderen uitleg.

De geboorte der larve geschiedt door samentrekking van de spieren van den uteruswand en door het verkorten van de dorso-ventrale en horizontale abdominaalspieren (zie p. 22, 23). Een sterke halve sphincter (zie p. 22 onder 3e) sluit de opening van de vagina af.

In één serie vond ik een jonge larve, die nog dooier in den darm bezat en nog geen kristalloïden tot zich genomen had, geheel omringd door het ejaculaat van het mannetje. Duidelijk was te onderscheiden, dat de larve de spermatozoïden en het hen omringende secreet opat. De spermatozoïdenmassa was in het voorste gedeelte van den darm aanwezig en ook in den oesophagus.

Deze serie steunt de bewering van BERLESE, dat de jonge larve der Pupiparen (in casu *Melophagus*) sperma eet. Een constant verschijnsel is het echter niet. Het is alleen mogelijk, wanneer een zwanger wijfje copuleert. Het sperma, dat nog overgebleven is van de bevruchting van het ei, ligt nog steeds in het atrium en wordt onder geen omstandigheden door de larve verbruikt.

Terwijl de larve nog in den uterus vertoeft, gaat reeds het volgende ei zich ontwikkelen. Nadat het ei rijp is, blijft het nog geruimen tijd, ook na de geboorte van de larve, in het follikelomhulsel liggen.

Het ovarium met het volwassen ei ligt aan de andere zijde van het lichaam dan het ovarium, dat het ei leverde, waaruit de larve ontstond. Aan beide zijden van het lichaam vinden we twee ovaria. Afwisselend levert nu de linker en rechterzijde van het lichaam een ei, en ook de beide ovaria wisselen met elkaar af.

Noemen wij de linkerovaria La en Lb en de rechter Ra en Bb, dan zal de volgorde, waarin de vier ovaria hun ei leveren zijn: La, Ra, Lb, Rb, La, enz. Wanneer wij dus op een coupe met een weinig voldragen larve de ovaria bekijken, dan zien we, dat het ovarium, dat het grootst in doorsnede is, het rijpe ei bezit (noemen wij dit La). Het ovarium Ra aan de andere zijde, waarvan de larve in den uterus afkomstig is, toont nu de kleinste follikels van de vier ovaria. Het ovarium Rb toont een vrij ver ontwikkelde eicel en voedingscellen, terwijl het ovarium Lb aan de andere zijde een minder ver ontwikkelde follikel met inhoud vertoont. De follikelcellen en voedingscellen van het ovarium gaan na aflevering van het ei te gronde. In het bovenstaande geval vinden wij dus in Ra een aantal genecrotiseerde cellen met geschrompelde kernen en plasma. Deze liggen juist op de plaats, waar het ovarium in den oviduct overgaat. Men heeft dit wel eens het corpus luteum genoemd. Wat met dit hoopje cellen gebeurt, is niet geheel zeker. Vermoedelijk wordt het naderhand naar den uterus afgevoerd. Deze cellen leveren een geel secreet, dat vooral bij *Braula* sterk is ontwikkeld (zie p. 40). Waartoe dit secreet dient, is niet bekend.

Wanneer nu de larve geboren is, verlaat het jonge ei den follikel nog niet. Dit gebeurt eerst veel later. Spoedig heeft nu eerst de copulatie plaats. Als deze met goed gevolg heeft plaats gehad, blijft het sperma meestal nog ruim 24 uur in den uterus liggen. Om de spermatozoïdenmassa ligt een dikke laag van een taaie, harde en moeilijk snijdbare substantie, die den geheelen uterus opvult. Dit secreet, dat hier en daar in groote brokken uiteenvalt, is zeer zeker afkomstig van het mannetje, waar het gevormd wordt in bepaalde klieren, die vlak bij den penis in de genitaalgangen uitmonden. Een mannetje, gefixeerd tijdens de copulatie, toont in het peniskanaal slechts spermatozoïden, en het secreet ligt nog in de afvoerbuizen van de klieren, die het gevormd hebben. Dit wordt dus eerst na de afvloeiïng van het sperma in den uterus ge-

bracht en omsluit dan de spermaprop. Slechts een enkele spermatozoïde kan soms in de omgevende substantie verdwalen. Coupes 24 uur na de copulatie gemaakt, toonen het sperma nog steeds in den uterus voor een grooter of kleiner gedeelte. De spermatozoïden dringen steeds meer naar voren en gaan via den onparigen oviduct naar het atrium. Hierin worden zij bewaard. In groote regelmatige bundels liggen zij met de koppen tegen den wand aan (zie p. 25). Bij *Crataerrhina*, *Stenopteryx*, de *Streblidae* en *Nycteribiidae*, waar geen atrium aanwezig is, is het sperma in de receptacula aan te treffen. Bij *Hippobosca* ligt het in de oviducten. Het sperma blijft gedurende de geheele zwangerschap in leven. Wel is de massa sterk verminderd, doch dit vindt zijn oorzaak in het meenemen van de spermatozoïden door het passeerende ei.

De verhouding van het aantal mannetjes en wijfjes is bij de verschillende soorten niet gelijk. Bij de soorten van het genus *Hippobosca* is zij ongeveer 1 : 1 (*H. maculata* en *H. equina* Schuurmans Stekhoven 1922—1923). Een klein aantal exemplaren van *Hippobosca rufipes* stond ter mijner beschikking. Ook hier vond ik 22♀♀ tegen 18♂♂. Dus weer ongeveer 1 : 1. Bij de andere soorten is dit echter niet zoo. Zoo vond ik bij *Melophagus* 339♂♂ tegen 501♀♀. Dit geheel werd verkregen uit de volgende tellingen.

♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
9	36	17	49	41	62
24	62	8	19	71	48
9	34	49	31	23	54
10	42	36	18	4	6
3	5	35	35		

Uit het bovenstaande blijkt dus, dat een enkele telling weleens een omgekeerd beeld kan geven.

Bij de pasgeboren mannetjes en wijfjes waren de verhoudingen ongeveer 1 : 1. De sterfte onder de mannetjes schijnt dus grooter te zijn dan onder de wijfjes. Het is ook mogelijk, dat de mannetjes beweeglijker zijn en dus eerder het schaap verlaten. Hiervoor pleit ook het verschijnsel, dat we bij *Lipoptena* aantreffen. Hierbij zouden n.l. in de zomermaanden meer wijfjes dan mannetjes aangetroffen worden (in October verkreeg ik 83 wijfjes tegen 46 mannetjes). In de koude wintermaanden zou de verhouding van mannetjes en wijfjes gelijk zijn (Massonnat 1909), omdat de mannetjes dan meer op den gastheer

blijven en niet rondvliegen, zooals in den zomer. Winterdieren had ik niet tot mijn beschikking, zoodat ik de feiten niet zelf heb kunnen nagaan.

Voor *Stenopteryx* verkreeg ik de volgende cijfers. Telkens werden de mannetjes en wijfjes uit één nest tegenover elkaar gezet

♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2	5	5	10	1	
6	9	2	8	3	3
9	14	11	17	—	6

wat een totaal geeft van 39 mannetjes tegen 72 wijfjes. Al zijn de getallen misschien wat klein, toch ziet men in de tabel wel degelijk, dat er een meerderheid aan wijfjes te vinden is. Het aantal uitgebroede jonge dieren bedroeg 42, waarvan 22 mannetjes tegen 20 wijfjes, dus weer ongeveer 1 : 1. Ook hier is dus in den loop der ontwikkeling een groot verlies aan mannetjes, wat wel aan dezelfde oorzaken te wijten zal zijn als bij *Melophagus* en *Lipoptena*. Bij de *Nycteribiidae* vinden we volgende verhoudingen.

Cyclopodia plenoctena 33♂♂ tegen 32♀♀.
Penicillidia polyacyrta 20♂♂ tegen 23♀♀.
Cyclopodia horsfieldi 35♂♂ tegen 15♀♀.

Bij de beide eerste soorten vinden we dus ook een verhouding 1 : 1. Alleen *C. horsfieldi* wijkt hier dus van af, wat wel aan toevallige oorzaken te danken zal zijn.

Ten slotte nog eenige regels over het overbrengen van ziekten, waartoe de Pupiparen als bloedzuigende parasieten in staat zijn.

Het best bekend in dit opzicht is *Melophagus*, die door Hoare (1923) hierop onderzocht is. *Melophagus* brengt *Trypanosoma melophagium* Flu over. Dit werd experimenteel onderzocht. Op de finesses hiervan zal ik niet nader ingaan. De steek van *Melophagus* is niet besmettelijk. Het schaap infecteert zich per os door het stukbijten en daarna toevallig inslikken van de vliegen. De darm van *Melophagus* kan met zeer groote hoeveelheden Trypanosomen gevuld zijn.

Ook *Stenopteryx* is een tusschengastheer voor een *Trypanosoma*. Vermoedelijk zullen wel alle genera in meerdere of mindere mate als tusschengastheer voor Protozoën dienst doen. Voor *Hippobosca*-soorten is dit zeker vast gesteld. Hetzelfde geldt voor het geslacht *Ornithomyia*. Een samenvatting hiervan geeft Wülker (1926). Ik heb hieromtrent geen eigen onderzoekingen gedaan en zal daarom over dit punt niet verder uitweiden.

HOOFDSTUK II.

Anatomie.

Techniek. De Pupiparen bezitten een leerachtige chitinehuid, die zeer dik is in verhouding tot die der andere insecten. Hierdoor ontstaan groote moeilijkheden bij de Microtoomtechniek. De coupes scheuren makkelijk of worden geheel of gedeeltelijk opgerold. Na een aantal mislukkingen volgde ik ten slotte het volgende procédé.

De objecten worden gefixeerd in een gemodifiëerde BOUIN-oplossing van 50—60° C. (75 deelen verzadigde prikinezuuroplossing in 90 % alcohol, 25 deelen 40 % formaline en 5 deelen ijsazijn, waaraan eventueel een paar druppels chloroform toegevoegd kunnen worden). Het abdomen wordt afgeknipt en in de vloeistof gelaten gedurende 24 uur, terwijl deze langzaam afkoelt. Daarna heb ik de objecten in 90 % alcohol uitgewasschen en met een schaartje voorzichtig enkele openingen in de chitinehuid geknipt. Nu worden de objecten 24 uur in alc. 70 % gebracht, om dan 24 uur gelaten te worden in diaphanol, dat telkens na ontkleuring ververscht wordt. Uit het diaphanol 24 uur in alc. 70 % (eenige keeren ververschen), waarbij de dieren onder de luchtpomp komen, om alle lucht uit het abdomen te verwijderen. Daarna breng ik ze gedurende 12 uur in alc. 90 % en 96 % om ten slotte de objecten 4 à 5 uur in alc. 100 % en in de benzol te laten. Den geheelen nacht blijft het object dan over in benzol en paraffine bij een temperatuur van 30—35° C. Het schaaltje wordt daartoe goed afgesloten op den thermostaat gezet. Den volgenden ochtend wordt het schaaltje in den thermostaat gebracht (55° C.) om gedurende 1 uur het benzol te laten verdampen. Daarna gaan de objecten over in zuivere paraffine met een smeltpunt van 50°, om dan na 4—5 uur ingebed te worden.

De coupes worden op het objectglas gedurende 10 minuten in DELAFIELD's haematoxyline gekleurd, waarna met eosine wordt nagekleurd. Om afspoeling van de coupes te voorkomen, verdient het aanbeveling de objectglazen even te overgieten met een paar druppels collodium.

In plaats van absoluten alc. moet dan carbolxylol (één deel carbol op drie deelen xylol) gebruikt worden.

Eenige moeilijkheid levert ook de keus van het object op, want mannetjes en wijfjes zijn bij de Pupiparen lastig te onderscheiden. Het eenige middel om mannetjes van wijfjes te onderscheiden is de bouw der uitwendige genitaliën. Hiervan zijn natuurlijk uitgezonderd de hoogzwangere wijfjes, omdat daar de witte larve door de abdominaalhuid schemert. De mannetjes hebben den penis meestal ingetrokken en zijn dan van pasbevruchte wijfjes zeer slecht te onderscheiden.

Hippobosca maculata LEACH en *H. equina* L. zijn door SCHUURMANS STEKHOVEN (1922—1923) nauwkeurig onderzocht en beschreven. Het wijfje is te herkennen aan twee adanale platen. Ik heb hieraan niets toe te voegen.

Hippobosca rufipes OLF, is in principe eender.

Wat *Melophagus ovinus* L. aangaat, de figuur, die LEUCKART in zijn artikel van 1858 ervan geeft, is niet geheel juist. Dorsolateraal van de vaginale opening liggen twee stigmata. De lijn, door deze stigmata getrokken, komt juist terecht in deze opening. Tusschen vagina en eerste stigma staat een klein bosje haren, dat op het eerste gezicht ook voor een stigma gehouden zou kunnen worden. LEUCKART teekent een dwarse rij haren. Het merkwaardige hiervan is, dat deze rij in werkelijkheid bij het mannetje voorkomt! Vermoedelijk teekende hij dus een mannetje in de meening een wijfje voor zich te hebben.

Ascodipteron speiserianum MUIR vertoont hetzelfde bosje haren tusschen vagina en eerste stigma. Dit bosje, gelegen op een chitineplaat, is inderdaad eens beschreven als een stigma (MONTICELLI 1898).

Stenopteryx-, zoowel als *Crataerrhina*-mannetjes zijn te herkennen aan een heuveltje, voorzien van eenige bossen stijve haren te midden van een kaal veld. Het wijfje heeft aan den top van het abdomen een groote ronde opening (vagina en anus), geflankeerd door rijen dikke borsteltjes, die lateraalwaarts dunner worden.

Braula coeca NITZSCH vertoont twee kleine chitine-plaatjes met eenige haren erop vóór de vagina, aan de ventrale zijde van het abdomen. Mannetje en wijfje zijn verder absoluut eender, tenzij natuurlijk de penis zichtbaar is, wat echter meestal niet het geval is.

Cyclopodia plenoctena SPEISER vertoont bij het mannelijk geslacht twee haken (de z.g. „Haltzangen") aan den top van het abdomen, die

tegen de ventrale zijde hiervan liggen. Hieraan zijn alle mannetjes der *Nycteribiidae* te herkennen.

Het mannetje van *Nycteribosca amboinensis* is duidelijk te herkennen aan den penis, wat geldt voor de geheele familie der *Streblidae*.

Literatuur. Na enkele korte beschrijvingen van Bonnet en Réaumur, die reeds de vivipariteit van de Pupiparen ontdekten, is Dufour (1845) de eerste, die een uitgebreide beschrijving van het vrouwelijk genitaalstelsel van deze dieren gaf (*Ornithomyia avicularia*, *Hippobosca equina* en *Melophagus ovinus*). Hij komt tot het resultaat, dat de larve via een soort van navelstreng samenhangt met het ovarium, wat later niet juist is gebleken. Zijn verdere beschrijving van het genitaalstelsel is vrij nauwkeurig en in de interpretatie van sommige feiten, b.v. van het receptaculum seminis, is hij dichter bij de waarheid dan de latere onderzoekers, hetgeen ik beneden hoop aan te toonen. In 1858 verschijnt van Leuckart een groot artikel „Die Fortpflanzung und Entwicklung der *Pupipara*", waarin hij een gedetailleerde beschrijving geeft van het wijfje van *Melophagus* en waarbij hij ten onrechte sommige resultaten van Dufour in twijfel trekt. Wat Leuckart aan totaalpreparaten had gezien, werd door zijn leerling Pratt (1893) met behulp van de microtoomtechniek nader onderzocht. Zijn resultaten toonen geen principiëele verschillen met die van Leuckart.

In 1909 beschrijft Massonnat het genitaalstelsel van *Hippobosca camelina* Leach. Hij komt tot vrijwel dezelfde conclusies, beschrijft echter voor het eerst de klierachtige ventrale zijde van den uterus, die tot nog toe over het hoofd gezien was.

Alle auteurs zijn van oordeel, dat het stel groote klieren dient om een voedingssecreet voor de larve te vervaardigen. Het stel kleine klieren is voor allen, behalve voor Dufour, die ze als receptacula seminis beschouwt, rudimentair.

Na 1909 zijn er slechts enkele kleinere meedeelingen over de anatomie der *Pupipara* gedaan. Zoo b.v. Cholodkovsky (1908), die een aantal vivipare Dipteren vrij oppervlakkig beschrijft, Keilin (1916), die een aantal schemata, geeft, en ook Schuurmans Stekhoven (1922—1923), die een anatomie geeft van het wijfje van *Hippobosca maculata* en *equina*. Over *Braula* verscheen een korte anatomie van Skaife (1922).

Anatomie. Ik zal hieronder de anatomie van den genitaaltractus van het wijfje der vier Pupiparenfamilies beschrijven en wel van:

Fam. *Hippoboscidae.*
Melophagus ovinus L.
Lipoptena cervi L.
Hippobosca maculata LEACH.
Hippobosca equina L.
Hippobosca rufipes OLF.
Crataerrhina pallida OLF.
Stenopteryx hirundinis LEACH.
Fam. *Nycteribiidae.*
Cyclopodia plenoctena SPEISER.
Fam. *Streblidae.*
Nycteribosca amboinensis RONDANI.
Ascodipteron speiserianum MUIR.
Fam. *Braulidae.*
Braula coeca NITSCH.

Melophagus ovinus kon ik, dank zij de vriendelijkheid van Prof. WESTER van de Veeartsenijkundige Faculteit, die mij daarvoor een schaap ter beschikking stelde, altijd in voldoende mate verkrijgen. *Lipoptena cervi* werd mij welwillend verstrekt door den heer TUTEIN NOLTHENIUS, opperhoutvester van H.M. de Koningin. *Hippobosca maculata* en *equina* verkreeg ik, dank zij de tusschenkomst van dr. SCHUURMANS STEKHOVEN te Utrecht, van het Veeartsenijkundig Laboratorium te Buitenzorg. De directeur dr. BUBBERMAN was zoo vriendelijk voor de vangst van het materiaal zorg te dragen. Ook heb ik aan dr. SCHUURMANS STEKHOVEN te danken de exemplaren van *Hippobosca rufipes*, afkomstig van prof. THEILER te Pretoria. *Crataerrhina pallida* dank ik aan de medewerking van den heer KERN te Loenen aan de Vecht. *Stenopteryx hirundinis* mocht ik verkrijgen van de heeren KERN te Loenen, SCHEYGROND en PEETERS te Gouda en ook van den heer JANSEN te Blauwkapel. *Cyclopodia plenoctena* werd mij verstrekt door de heeren HARDENBERG en JACOBSON te Fort de Kock. *Nyteribosca amboinensis* en *Ascodipteron speiserianum* zijn afkomstig uit de, door prof. DE MEYERE welwillend afgestane verzameling van Artis. *Braula coeca* mocht ik ontvangen van de heeren MINDERHOUT en VAN GIERSBERGEN, Rijksbijenteeltconsulenten te Wageningen.

Ik zal hieronder eerst *Melophagus* uitvoerig behandelen en daarna de andere soorten, die ik kon onderzoeken, om deze slechts kort te beschrijven en alleen daar uitvoerig te behandelen, waar dit noodig mocht blijken.

MELOPHAGUS OVINUS L. De vaginale opening ligt ventraal van den anus en de genitaaltractus ligt dan ook geheel tegen den ventralen abdomenwand aan. Hieraan is in de eerste plaats te onderscheiden een wijd gedeelte, dat weer te verdeelen is in vulva, vagina en uterus, zonder dat er echter scherpe overgangen zijn aan te wijzen tusschen deze drie gedeelten. De uterus gaat wel met scherpe grens over in den onparigen oviduct, een nauwe, korte buis, die dorsaal van den uterus ligt en in caudale richting verloopt. Daarop volgt een eenigszins bolvormige verwijding, door PRATT en LEUCKART het receptaculum seminis genoemd, omdat daar het sperma bewaard wordt. Door MASSONNAT wordt dit deel atrium genoemd, een naam, dien ik om nader aan te duiden redenen zal behouden (zie p. 29). In de bolvormige verwijding monden de twee oviducten uit. Deze zijn slechts kort en iedere oviduct vormt de afvoergang van twee ovaria.

Vulva. De vulva is door PRATT uitvoerig beschreven. Ik heb daar slechts weinig aan toe te voegen. De dorsale vulva-lip, die veel langer is dan de ventrale en die dan ook een eind buiten de onderste uitsteekt, bestaat uit harde gele chitine, bezet met enkele stijve borsteltjes. Deze chitine is harder dan de chitine in het inwendige van de vagina, die door eosine kleurbaar en min of meer leerachtig is. Deze leerachtige chitine (waaruit ook de abdominaalwand bestaat) is rekbaar en plooibaar, wat voor een groep als de Pupiparen met hun zeer wisselenden abdominaalinhoud, ten gevolge van de zwangerschap, van groot belang is. De stijve dorsale chitine-lip is dun en heeft in het midden een groeve, die zich ook een eind in de vagina uitstrekt om ten slotte te vervlakken. Aan de beide zijkanten grenst de dorsale lip aan de dikke leerachtige chitine, die er eenigszins omheen pakt. Aan de dorsale zijde van de vulva en ook van de vagina zijn dus behalve de mediane, twee laterale groeven te vinden. Deze strekken zich slechts half zoo ver naar binnen uit als de mediane. Alle drie groeven vervlakken langzamerhand en eindigen niet plotseling, zooals PRATT aangeeft.

De ventrale lip bestaat volgens PRATT uit twee helften, die in den mediaanlijn gescheiden zijn. Meer naar voren toe zouden deze helften

door een derde chitine-stukje met elkaar in verbinding staan. Ik heb dit niet terug kunnen vinden. De ventrale lip bestaat uit de normale leerachtige chitine en in het midden daarvan bevindt zich een groeve, die slechts eenige coupes ver naar binnen gaat. In de randen van deze groeve liggen chitinestaafjes van hardere consistentie in de leerachtige chitine ingebed. Deze staafjes worden naar voren toe snel dikker en staan eerst ventraal en dan ook dorsaal met elkaar in verbinding. Er ontstaat daardoor een kleine holte in de harde chitinemassa (vergel. fig. 6), die geheel ligt ingebed in de leerachtige chitine en niet meer met eenig levend weefsel in verband staat (althans bij *Melophagus*). Deze chitinemassa zal wel het chitinestuk in de mediaanlijn zijn, dat PRATT bedoelt. De holte zelf heeft PRATT niet gezien. Ik vermoed, dat deze holte een soort van copulatiebeurs is of althans het rudiment ervan, want bij de verschillende soorten is de ontwikkeling ervan zeer verschillend. LEUCKART beschreef als copulatiebeurs een zakje, dat zich geheel aan het vooreinde van den uterus bevindt (zie p. 24). Dit is echter zeer zeker niet juist, daar de penis niet zoo ver in den uterus kan doordringen. Of bovengenoemde copulatiebeurs als zoodanig dienst doet, kan ik niet zeggen.

V a g i n a. Zooals gezegd is de grens tusschen vulva en vagina niet duidelijk aan te geven. De namen vulva, vagina en uterus zijn dus slechts namen van bepaalde regionen van den genitaaltractus. Tegen de chitinelaag van de vagina, die naar voren toe langzamerhand dunner wordt, ligt natuurlijk de matrix, die zonder afscheiding overgaat in de z.g. hypodermis. Daarop volgt een spierlaag. Kringspieren zijn hier niet aanwezig. Aan de ventrale zijde vinden we slechts weinig spieren, afgezien van enkele spiervezels, die in de lengte verloopen. Aan de dorsale zijde bevinden zich links en rechts van de mediaangroeven twee lengtespierbundels, die niet door PRATT beschreven zijn. Deze hechten zich eenerzijds vast aan twee laterale lange strooken van den dorsalen vaginawand en anderzijds aan den meest caudalen abdominaalwand. Als we deze spieren meer naar achteren toe vervolgen, dan liggen ze eerst lateraal van het rectum en strekken zich dan zelfs dorsaal hier van uit. Dorsaal van het rectum ligt n.l. een constante chitineplooi van den abdominaalwand en het is aan de ventrale zijde hiervan, dat deze spieren zich vasthechten. Om de dorsale mediaangroeve liggen enkele kleine spiervezeltjes, die zich links en rechts vasthechten aan den

wand van de vagina. De groeve schijnt dus zoo noodig in één vlak te kunnen worden gebracht met den verderen wand van de vagina, waardoor de inhoud natuurlijk vergroot wordt. Dit is van belang bij de geboorte van de larve.

De beide laterale groeven zijn door een massale spiermassa (die wel door PRATT is beschreven) met elkaar verbonden, welke dorsaal over het rectum heen gaat. Klaarblijkelijk hebben deze spieren ook ten doel de vagina te verwijden. Deze spiermassa is in twee porties te scheiden: in de voorste portie, die dus in een halve cirkel over het rectum heen van groeve tot groeve verloopt, en in een achterste portie, die zich eenerzijds aan de groeve vasthecht, anderzijds aan de laterale zijden van bovengenoemde plooi in den abdominaalwand.

De beide laterale groeven zijn ook meer naar achteren toe te vervolgen tot buiten de vulva. Zij strekken zich uit tot voorbij den anus. Hier vindt men een voortzetting van de zoo juist besproken spieren. Anus en genitaalopening liggen n.l. in een soort wijd openstaande cloaca. Door deze spieren kan dus deze ruimte bij de geboorte van de larve sterk vergroot worden.

Wanneer wij nu de vagina in de richting van den uterus vervolgen, dan zien wij, dat zoodra we de spieren, die in een halven cirkel de laterale groeven verbinden, voorbij zijn, er een tweede groep van spieren optreedt, die den wand van de laterale groeven verbinden met den dorsalen abdominaalwand. De beide spiermassa's wijken in dorsolaterale richting uiteen.

De ventrale wand van de vagina is door enkele spiervezels, die ook in laterale richting uit elkaar wijken, verbonden met den ventralen abdominaalwand. Deze ventrale spieren, zoowel als de dorsale, staan dwars op de richting van den uterus en dienen klaarblijkelijk om den ventralen en dorsalen vaginawand van elkaar te verwijderen en zoodoende den inhoud van de vagina te verruimen.

Uterus. De chitinebekleeding wordt naar voren toe zeer dun. De matrix van deze chitine blijft duidelijk herkenbaar. Om den uterus ligt een netwerk van spiervezels. Lengte- en kringspieren liggen door elkaar heen. Ik kreeg echter duidelijk den indruk, dat er zône's zijn aan te wijzen, waar afwisselende lengte- en kringspieren overheerschen.

Aan het achtereinde van den uterus is nog een stel spieren te vinden, die de laterale kanten van den uterus met de dorsale zijde van het

abdomen verbinden. Een stel soortgelijke spieren is boven voor de vagina beschreven.

Aan de ventrale zijde van den uterus hechten zich ongeveer in het midden een paar dunne spiervezels aan, die zich resp. zeer ver naar voren en achteren langs den uterus uitstrekken en dan aan den buikwand vastzitten. Op coupes maakt het den indruk, dat deze spieren evenwijdig aan den uterus loopen. PRATT heeft wel de spieren, die naar voren toe gaan, gezien, maar niet de achterste.

Aan het vooreinde van den uterus zitten sterke spieren vast, zoowel aan de ventrale als aan de dorsale zijde (aan de ventrale zijde echter de meeste), die in de lengterichting van den uterus naar voren toe loopen en zich hier ver voorbij aan den buikwand vasthechten. Dit stel spieren werd ook reeds door PRATT beschreven. Er zijn dus aan vagina en uterus de volgende spierstelsels te onderscheiden:

1e. Een stel kring- en lengtespieren om den uterus, de eigenlijke uterusmuscularis.

2e. Een parig stel lengtespieren, dat verloopt van den dorsalen uteruswand naar de ventrale zijde van de caudale chitineplooi.

3e. Een stel spieren, dat zich uitstrekt tusschen de laterale plooien van den vaginawand en den lateralen wand van de caudale chitineplooi.

4e. Een spierstelsel, dat dorsaal over het rectum heen van de eene laterale vaginaplooi naar de andere loopt. Een gedeelte hiervan verloopt van de laterale plooien naar de caudale chitineplooi.

5e. Een stel dwarsspiertjes, dat den ventralen uteruswand met den ventralen abdominalen wand verbindt.

6e. Twee stel dwarsspieren, die den dorsalen uteruswand met den dorsalen abdominaalwand verbinden.

7e. Een ventraal stel lengtespiertjes, dat in het midden van den uterus aangrijpt en dan in de richting hiervan resp. naar voren en achteren verloopt.

8e. Een stel lengtespieren, dat zoowel dorsaal als ventraal van den uterus aangrijpt, en dat hier ver voorbij naar voren toe verloopt en zich daar vasthecht aan den ventralen abdominaalwand.

Bovendien bevinden zich in het abdomen nog eenige andere spieren, die wel niet direct in verband met den genitaaltractus staan, maar die

toch waarschijnlijk wel ten doel hebben den inhoud van het abdomen te verkleinen, dus ook den inhoud van den uterus. Dit is natuurlijk tijdens de geboorte van de larve van belang.

Onder den uterus loopen, pal tegen den abdominaalwand aan, spieren, die met hun beide einden aan den ventrolateralen abdominaalwand insereeren. Deze spieren verkleinen dus den abdominaalinhoud in laterale richting.

Dan is er nog een tweede stel spieren links en rechts van den uterus, die den dorsalen en ventralen abdominaalwand met elkaar verbinden. Deze spieren verkleinen den abdominaalinhoud in dorsale richting.

Beide spierstelsels zijn bij alle Pupipara aanwezig, behalve bij de *Streblidae* (zie p. 37). Ik zal hen daarom in de verdere beschrijving van *Hippoboscidae* en *Nycteribiidae* niet meer noemen.

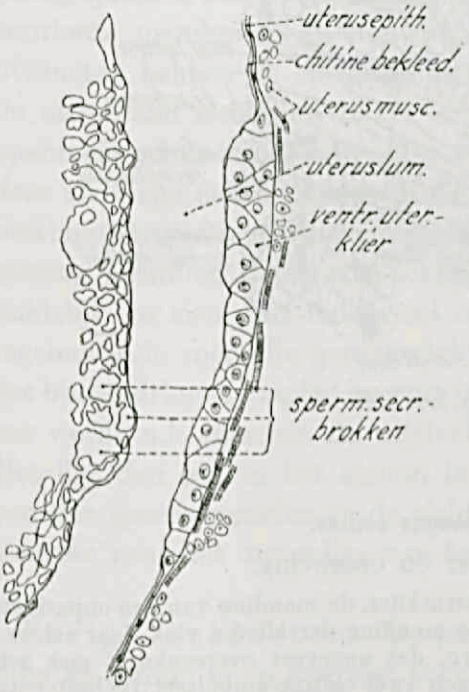

Fig. 1. *Melophagus ovinus.*

Ventrale uterusklier.

In het uteruslumen ligt het secreet uit de accessorische klieren van het mannetje, dat in brokken uiteengevallen is. De eigenlijke spermamassa is niet zichtbaar. Op het normale uterusepitheel is de chitinebekleeding duidelijk zichtbaar. Alle plooien in den uteruswand zijn gladgestreken door de groote spermaprop. Adipocyten e. d. in de lichaamsholte zijn weggelaten, alleen de uterusmuscularis is geteekend. × 55.

In den ventralen uteruswand bevindt zich, wat ik zal noemen de ventrale uterusklier (zie fig. 1). De chitinematrix is hier n.l. klierachtig geworden over een bepaalde uitgestrektheid en bestaat uit een hoog epitheel met basale kernen. Het plasma om de kern heen is blauw gekleurd, terwijl de inhoud van de vacuolen door eosine sterk rood is. De vacuolen liggen vnl. aan den top van de cel en versmelten ten slotte

met elkaar. De afscheiding tusschen de normale chitinematrix en het klierachtig deel is zeer duidelijk. De ventrale uterusklier kan twee à drielobbig zijn, ten gevolge van plooien in den uteruswand. Bij enkele series ligt het achterste einde van de klier in een ventralen naar achteren gerichten blindzak van den uterus, die vermoedelijk niet meer is dan een dwarse plooi. Want naarmate het embryo groeit, verstrijkt de blindzak tegelijk met de lengteplooien in den uteruswand.

Aan het voorste uiteinde van den uterus bevindt zich een naar voren gericht zakje, waar de chitinematrix op een dergelijke manier verworden is als bij de ventrale uterusklier. Dit zal ik noemen de voorste uterusklier. Hiervan zijn de kliercellen niet zoo plotseling gescheiden van de normale chitinematrix, als die van de ventrale klier (zie Fig. 2).

Fig. 2. *Melophagus ovinus.*

Voorste uterusklier en omgeving.

Op deze coupe zijn getroffen de voorste uterusklier, de monding van den onparigen oviduct in den dorsalen uteruswand en de monding der klieren vlak daar achter. In het uteruslumen ligt een jong embryo, dat ongeveer overeenkomt met het stadium van fig. 13. Om het embryo liggen twee chitine-omhulsels. De buitenste is de oorspronkelijke eischaal, de binnenste de eerste larvehuid. De uterusspieren, die in de lengte getroffen zijn, zijn de spieren, beschreven onder 8e. × 55.

Pratt beschrijft deze vorming niet. Leuckart zag het zakje wel, maar onderscheidde niet de klierfunctie ervan. Hij beschouwde het als een copulatiebeurs (zie p. 20).

De voorste helft van den uterus is rijk omgeven door sterk vertakte tracheëen, die hun oorsprong nemen uit het voorste abdominaalstigma.

De onparige oviduct. De onparige oviduct mondt dorsaal in den uterus uit. Hij is betrekkelijk kort en omgeven door een voortzetting van den uterusmuscularis. De chitinebekleeding is zeer dun. De matrix is in een aantal series klierachtig. De cellen hiervan worden echter nooit zoo hoog als die van de voorste uterusklier, waarvan zij als het ware een voortzetting vormen.

Atrium. De onparige oviduct mondt uit in het atrium. Dit is het receptaculum seminis van LEUCKART en PRATT. Inderdaad doet het ook als zoodanig dienst. Het geheel is een bolvormig orgaan met een diameter, die eenige malen grooter is dan de doorsnede van den onparigen oviduct. Er omheen bevindt zich weer het meer genoemde netwerk van spierweefsel. De holte wordt omkleed door een hoog regelmatig epitheel, bedekt met een zeer dunne chitine, of althans een structuurlooze membraan. In den omtrek van de opening van de parige oviducten hebben de epitheelcellen ieder een lang uitsteeksel, waarop de membraan zichtbaar dikker is. De uitsteeksels richten zich van de openingen af naar het inwendige van het atrium toe. PRATT beschrijft deze als lange chitineplooien in den wand. Inderdaad kan men bij het beschouwen van een willekeurige coupe dien indruk verkrijgen. Bij een gunstig getroffen doorsnede echter, waar men op de cellen kijkt, is duidelijk te zien, dat iedere cel een apart uitsteeksel bezit en allen regelmatig in rijen zijn gerangschikt. Deze uitsteeksels hebben tot doel het binnendringen van het sperma in de oviducten te beletten. Het sperma wordt n.l. tusschen de uitsteeksels opgevangen en vastgehouden. Het ligt dan ook in het atrium in twee groote bundels, met de koppen der spermatozoïden in de richting van de parige oviducten en de staarten naar het inwendige van het atrium toe.

Parige oviducten. De parige oviducten liggen tusschen ovarium en atrium in en zijn zeer kort. Hun bouw is een voortzetting van dien van het atrium. De muscularis van de onparige oviducten en ook van het atrium is betrekkelijk dikker dan de muscularis van den uterus.

Ovaria. Links en rechts vinden we twee ovariolen met de spitse einden (de z.g. „Endfaden") naar achter gericht. Samen zijn zij omgeven door een netwerk van spieren, dat de voortzetting is van het spiernetwerk der oviducten. Ieder ovariool is ook nog omgeven door een dunne

membraan, die dikwijls slecht op te merken is. Aangezien telkens maar één ei afgeleverd wordt (zie p. 12), is één van de vier ovariolen het grootst. Ieder ovariool bezit slechts twee follikels („Eifächer"), zooals dat ook bij de Musciden het geval is (VERHEIN 1921). Het follikelepitheel omvat de eicel en de voedingscellen. Het is het best ontwikkeld rondom de eicel zelf, die het dichtst bij den oviduct ligt. Tusschen voedingscellen en de eicel liggen een aantal follikelcellen op een hoopje bij elkaar. Om dit hoopje cellen heen ontstaat de komvormige verdieping van de eischaal, waarin zich de micropylae bevinden. De grenzen tusschen de follikelcellen zijn niet altijd even duidelijk zichtbaar. Er zijn bij de Pupiparen slechts zeven voedingscellen, in tegenstelling met de Musciden, waar er vijftien zijn. Voedingscellen en eicel ontstaan uit één enkele moedercel (VERHEIN 1921). In een aantal series is duidelijk het afgeven van chromatine door de eikern aan het eiplasma waar te nemen, hetgeen eveneens door VERHEIN beschreven werd. Alleen heb ik niet kunnen waarnemen de plasmaverbindingen tusschen eicel en voedingscellen, die hij voor de Musciden beschreven heeft. De Pupiparen hebben twee ovariolen, de Musciden meerdere, hetgeen eveneens een punt van verschil tusschen beide groepen uitmaakt. Op de ontwikkeling van eicel en voedingscellen zal ik hier niet nader ingaan. Deze is in het bovengenoemde stuk van VERHEIN uitvoerig beschreven en ik kon geen noemenswaardige verschillen vinden.

Melkklieren. Aan de dorsale zijde van den uterus, vlak bij de monding van het onparig oviduct, mondt de gemeenschappelijk uitvoergang van twee stel klieren. Dit stel klieren komt ook voor bij de Musciden en heeft daar ongeveer denzelfden histologischen bouw (BRUËL 1897), al hebben ze niet dezelfde functie.

Het voorste paar (zie fig. 5a) dat ik in overeenstemming met LEUCKART en PRATT de „melkklieren" zal noemen, is het grootst van beide. Aan iedere zijde van den uterus ligt één dergelijke klier. Deze is sterk vertakt en vult de verschillende ruimten tusschen den darmtractus en andere organen geheel op. De grootte van de kliercellen wisselt sterk, al naar gelang van het stadium van secretie, waarin ze verkeeren. Er is in deze secretie een zeker rhythme te herkennen, overeenkomende met de zwangerschap. De kliercellen liggen regelmatig gerangschikt om een lumen. Vlak na het afdalen van een larve zijn de cellen betrekkelijk klein en vertoonen zij een aantal dichtgevallen vacuolen. Zij hebben

een groote kern, die zeer chromatinerijk is en een groote nucleolus bezit. De kliercel bestaat uit een netwerk van protoplasma, dat kleine vacuolen omsluit en zich sterk kleurt met kernkleurstoffen. Spoedig treden in het protoplasma een aantal grootere en kleinere lichamen op, die zeer veel op een kern gelijken. Toch zijn zij mijns inziens niet als zoodanig te beschouwen, want een deeling van de oorspronkelijke kern, die altijd duidelijk te herkennen blijft, is nooit waar te nemen. Na eenigen tijd verdwijnen deze kernachtige lichaampjes totaal. Het geheel lijkt zeer veel op de beelden, die KREMER (1925) gaf in zijn onderzoekingen over de metamorphose voor verschillende weefsels. Volgens hem zouden er dan chromidiën uit de kern in het protoplasma treden, waaruit nieuwe kernen zouden ontstaan. In hoeverre KREMER gelijk heeft, kan ik niet beoordeelen. Ik geloof echter niet, dat zijn nieuw ontstane kernen echte kernen zijn, want altijd blijft juist zooals bij de melkkliercellen de oorspronkelijke kern duidelijk herkenbaar. Bij de melkklieren zag ik ook nooit het uittreden van chromidiën, al blijft dit natuurlijk mogelijk. Ik vergelijk de beelden, die ik te zien krijg bij de melkkliercellen, met de afbeeldingen van KREMER, omdat ze in beide gevallen afkomstig zijn van cellen, die in een intense opbouwperiode verkeeren. Bij de metamorphose ontstaan nieuwe weefsels en hier wordt de kliercel gereed gemaakt voor den volgenden secretiecyclus.

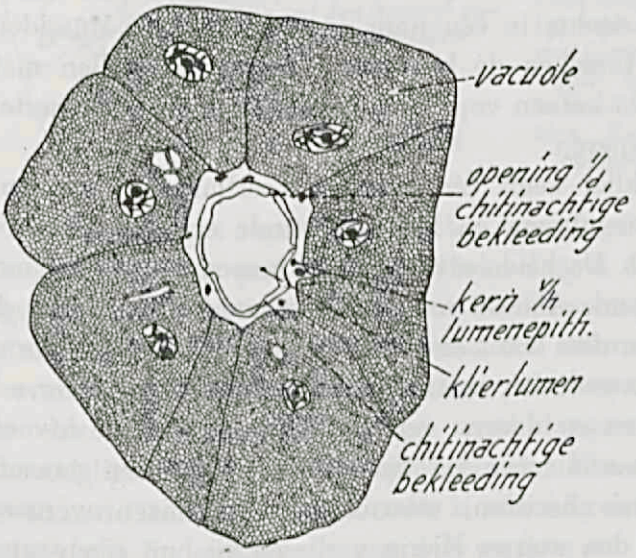

Fig. 3. *Melophagus ovinus.*

Dwarsdoorsnede van een melkklier-tak.

De klier bevindt zich in het eerste stadium van secretie. Enkele kleine vacuolen in het plasmanetwerk zijn zichtbaar. Ook is een intracellulair kanaaltje getroffen. In de chitine, die het lumen bekleedt, zijn een drietal openingen te zien. × 227.

Eenigen tijd, nadat de kernachtige lichaampjes verdwenen zijn, wordt de kern kleiner, om spoedig daarna zelfs weer grooter te worden

dan in het stadium vlak na de geboorte. De cel zelf wordt langzamerhand ook grooter, het protoplasma-netwerk fijner en dus de vacuolen kleiner. Weldra begint nu de klier te secerneeren. In de eerste stadia der secretie (fig. 3) loopen in de cellen intracellulaire kanaaltjes, gevuld met een door eosine sterk gekleurde substantie, die ook in de vacuolen te vinden is en eveneens in de klierlumina in het eerste begin van de secretie. In den aanvang zag ik geen kristalloïden in de vacuolen liggen, wel in de klierlumina. Hoe ze daar in het lumen geraken, weet ik niet. Wellicht kan een detailstudie hier eenig licht brengen. In het laatste stadium van de secretie vloeien een aantal vacuolen samen, waarin dan wel de kristalloïden te zien zijn. Of deze ten slotte in het lumen terecht komen of opgelost worden, weet ik niet. Hiermede is dan het eerste stadium, dat beschreven is, weer bereikt.

De melkklieren leveren een secreet, dat bestaat uit grootere en kleinere onregelmatige kristalloïden, die wel eenigszins op aleuronkorrels gelijken.

Het lumen is omkleed door een vrij dikke membraan, waarin een verdikte spiraal loopt, zoodat het eenigszins op een trachee lijkt. In deze membraan zijn duidelijk openingen te vinden. Deze chitineachtige bekleeding met de spiraalvormige verdikking is aanwezig bij alle Pupiparen. Om de membraan ligt een epitheel met kleine donkere kernen en eerst daaromheen liggen de kliercellen. Dergelijke structuren worden ook voor de Musciden beschreven. (Bruël 1897). De melkklieren der Pupiparen verschillen slechts in één punt met die van de Musciden. Daar liggen n.l. ook tusschen de kliercellen nesten van cellen met kleine kernen, zooals de kernen van het lumenepitheel. Deze celnesten ontbreken bij de Pupiparen.

De sterk vertakte klier heeft één enkele afvoerbuis, die gevormd wordt door dezelfde membraan en het omgevende epitheel, dat ook het klierlumen bekleedt. De beide afvoergangen loopen evenwijdig met den dorsalen uteruswand. Als we nu vanaf de laatste kliercellen de afvoerbuizen vervolgen, dan komt er eerst een gedeelte zonder muscularis. Daarop volgt een gedeelte, waar de beide afvoerbuizen ieder een eigen muscularis hebben en daarna een gedeelte, waar beide afvoerbuizen en de ééne afvoerbuis van het tweede stel klieren een gemeenschappelijken muscularis bezitten, waarna de drie buizen overgaan in den muscularis van den uterus. Hierin verliezen zij hun eigen muscularis. Waar de afvoerbuizen van de melkklieren in den uterusmuscularis treden, versmelten ze met elkaar, om daarna te versmelten met

de afvoerbuis van het tweede stel klieren. De klieren monden ten slotte in den uterus uit door één enkele buis (zie fig. 5a).

Receptacula seminis. Het voorste stel klieren zal ik, in overeenstemming met DUFOUR, receptacula seminis noemen. LEUCKART en PRATT bestreden die zienswijze, omdat ze nooit spermatozoïden in het lumen vonden. Dit is inderdaad bij *Melophagus* niet het geval, maar wel bij *Stenopteryx* en *Crataerrhina* en ook bij de *Streblidae* en *Nycteribiidae*. Ook bij de Musciden, waar ze in principe eender van bouw zijn, dienen ze voor het bewaren van het sperma. Waar het receptaculum seminis als zoodanig dienst doet, ontbreekt het atrium, LEUCKART en met hem PRATT beschouwden dit stel klieren als rudimentaire melkklieren. Ik geloof echter, om bovengenoemde redenen. dat zij dat niet zijn. Ook het secreet is anders dan dat van de melkklieren ; het is slijmerig en ontstaat in één groote vacuole. Het verdere plasma van de kliercellen is compact.

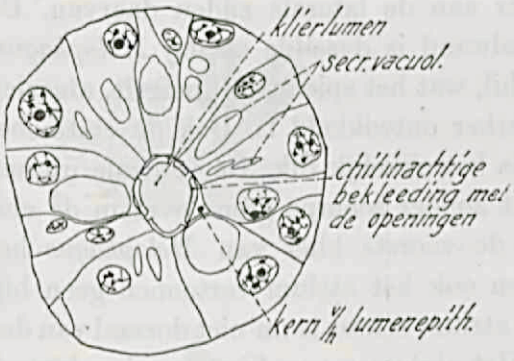

Fig. 4. *Melophagus ovinus.*
Dwarsdoorsnede van een receptaculum seminis.
De klier is in een vrij ver gevorderd stadium van secretie. Duidelijk zijn de groote vacuolen in het compacte plasma zichtbaar. Een vijftal openingen in de chitinebekleeding van het lumen is te zien. Een kern van het lumenepitheel is getroffen. × 127.

De cellen liggen regelmatig om het lumen gerangschikt (zie fig. 4). De groote kernen met kleine nucleolus liggen aan de van het lumen afgekeerde zijde van de cel. Daaromheen liggen enkele kleine vacuolen en meer naar het lumen toe is meestal één groote te vinden. Het lumen is evenals bij de melkklieren omkleed door eenzelfde soort membraan, die ook weer de spiraalvormige verdikkingen vertoont. Tegenover elke cel ligt hierin een duidelijke opening. Het epitheel, dat de membraan in de melkklieren omkleedt, is ook hier aanwezig, hoewel slecht ontwikkeld. Sporadisch ziet men hier en daar een kern. De bouw van de uitvoergangen is dezelfde als die van de melkklieren. De afvoerbuizen van beide receptacula versmelten spoedig tot één. Ook hieromheen

ligt een goed ontwikkelde muscularis, die zich ook nog over eenigen afstand voortzet over het klierweefsel heen. De uiteinden van de receptacula zijn echter vrij van spieren. Het verdere verloop van de uitvoergang is reeds beschreven bij de melkklieren (zie fig. 5a).

De receptacula zijn meestal onvertakt. Slechts bij enkele dieren komt een vertakking voor.

LIPOPTENA CERVI L. Deze soort lijkt, wat den bouw van het genitaalstelsel betreft, het meest van alle andere hieronder te noemen soorten op *Melophagus*. Dit klopt met de systematische plaats van beide soorten. Principiëele verschillen zijn er niet te vinden. De bouw van vulva en vagina is gelijk aan dien van *Melophagus*. Het orgaan, dat ik bij *Melophagus* copulatiebeurs heb genoemd, is hier slechts aangeduid door een stuk harde chitine, dat in de leerachtige chitine ligt ingebed. Een holte is hierin niet aanwezig. Ook over het spierstelsel valt weinig nieuws te zeggen. De lengtespieren, die onder 8e bij *Melophagus* zijn beschreven, grijpen hier niet aan den dorsalen en ventralen uteruswand aan, maar aan de laterale zijden daarvan. De aanhechting aan den abdominaalwand is dezelfde als bij *Melophagus*. Dit is het eenige punt van verschil, wat het spierstelsel betreft, afgezien van het feit, dat het overal sterker ontwikkeld is. Ook de chitinebekleeding van vagina en uterus is betrekkelijk dik. De ventrale uterusklier is wel aanwezig, maar gaat zonder scherpe grens over in de chitinematrix, zooals dat ook bij de voorste klier van *Melophagus* het geval is. De onparige oviduct en ook het atrium vertoonen geen bijzonderheden. De ligging van het atrium echter is nu niet dorsaal van den uterus, maar rechts van dezen. Het abdomen van *Lipoptena* is n.l. sterk afgeplat, zoodat er voor uterus en atrium boven elkaar geen plaats is. Deze ligging heeft ten gevolge, dat de parige oviducten asymmetrisch zijn. De rechter is kort, de linker is daarentegen lang en loopt dorsaal over den uterus heen naar het linker ovarium. De wand der oviducten bestaat uit een hoog epitheel met groote kernen.

De ovaria zijn geheel gelijk aan die van *Melophagus*.

Over den bouw van de melkklieren valt niets bijzonders op te merken. De afvoerbuis van de linkerklier is lang en loopt evenals de linkeroviduct dorsaal over den uterus heen. Beide afvoerbuizen hebben een eigen muscularis. Zoodra zij met elkaar versmolten zijn, komen zij met de beide afvoergangen van de receptacula samen in één muscularis te liggen.

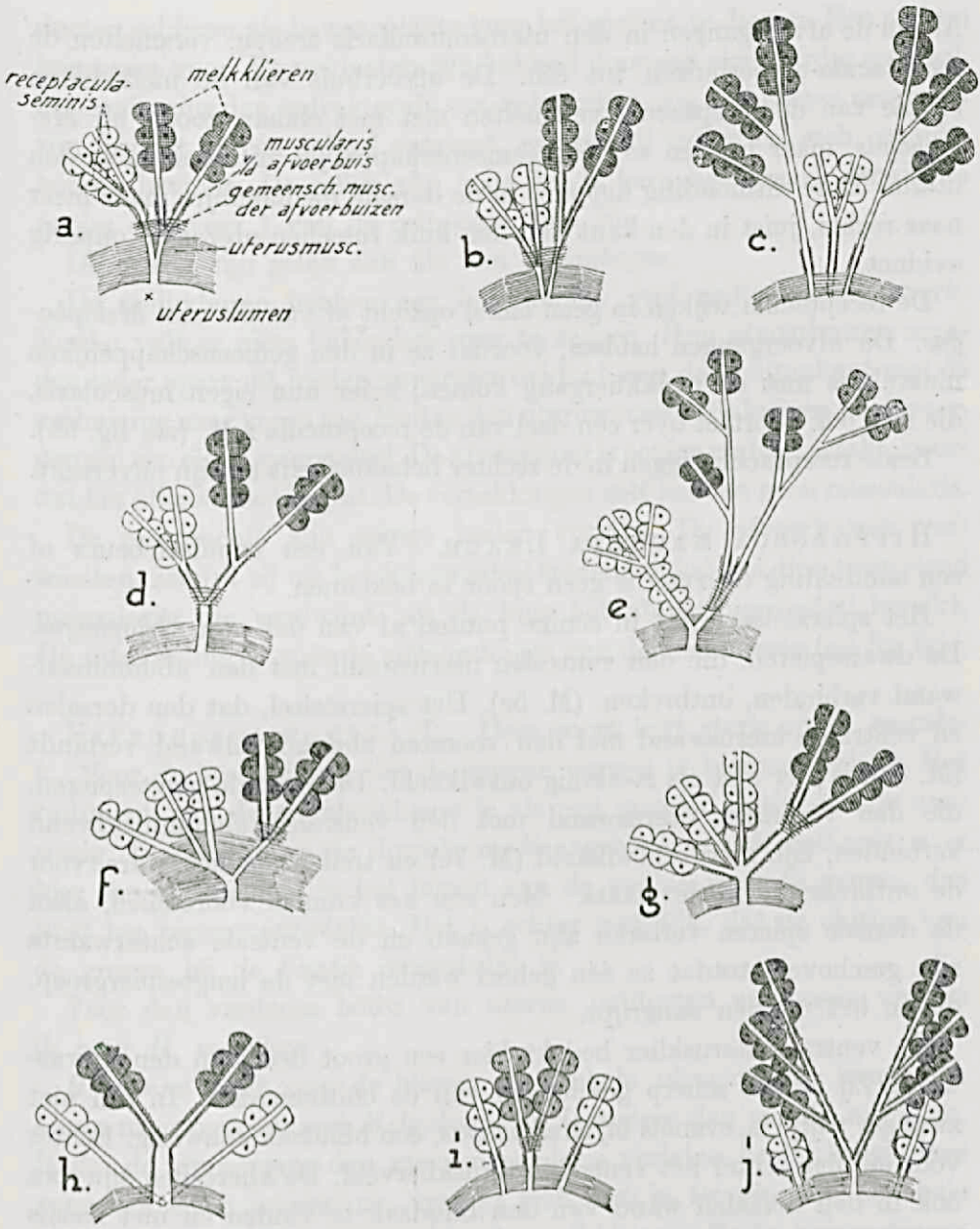

Fig. 5. Schemata der uitvoergangen der klieren.

a. Melophagus ovinus; b. Lipoptena cervi; c. Hippobosca maculata; d. H. equina; e. H. rufipes; f. Crataerrhina pallida; g. Stenopteryx hirundinis; h. Cyclopodia plenoctena; i. Nycteribosca amboinensis; j. Ascodipteron speiserianum.

In deze schemata is de muscularis van den uterus of het oviduct aangegeven door rechte strepen, de muscularis der afvoergangen door gekronkelde lijnen, die evenwijdig aan den afvoergang loopen indien de muscularis slechts een afvoerbuis bekleedt en die dwars over de gangen heen is geteekend, indien de muscularis meer dan één afvoergang omvat.

Als nu de afvoergangen in den uterusmuscularis treden, versmelten de receptacula-afvoerbuizen tot één. De afvoerbuis van de melkklieren en die van de receptacula versmelten niet met elkaar, zooals bij *Melophagus*, maar hebben wel één gemeenschappelijke uitmonding in den uterus. Deze uitmonding ligt niet in de dorsale mediaanlijn, maar meer naar rechts, juist in den kant van den knik tusschen uterus en onparig oviduct.

De receptacula wijken in geen enkel opzicht af van die van *Melophagus*. De afvoergangen hebben, voordat ze in den gemeenschappelijken muscularis met de melkkliergang komen, ieder hun eigen muscularis, die zich ook voortzet over een deel van de receptacula zelf. (zie fig. 5b).

Beide receptacula liggen in de rechter lichaamshelft en zijn onvertakt.

Hippobosca maculta Leach. Van een copulatiebeurs of een aanduiding daarvan is geen spoor te bekennen.

Het spierstelsel wijkt in eenige punten af van dat van *Melophagus*. De dwarsspieren, die den ventralen uteruswand met den abdominaalwand verbinden, ontbreken. (M. 5e). Het spierstelsel, dat den dorsalen en ventralen uteruswand met den voorsten abdominaalwand verbindt (M. 8e), is hier niet als zoodanig ontwikkeld. De ventrale lengtespieren, die den ventralen uteruswand met den ventralen abdominaalwand verbinden, zijn sterk ontwikkeld (M. 7e) en treden als het ware voor de ontbrekende in de plaats. Men zou het kunnen voorstellen, alsof de dorsale spieren verloren zijn gegaan en de ventrale achterwaarts zijn geschoven, totdat ze één geheel werden met de lengtespiergroep, die in het midden aangrijpt.

De ventrale uterusklier bedekt hier een groot deel van den uteruswand. Zij is niet scherp gescheiden van de chitinematrix. In een niet zwanger wijfje is, evenals bij *Melophagus*, een blindzak aanwezig. Echter vóór en niet achter het ventrale uterusklierveld. De kliercellen zijn dan ook in den dorsalen wand van den blindzak te vinden en niet zooals bij *Melophagus* in den ventralen wand.

De voorste uterusklier is hier niet aanwezig. Wel is klierepitheel te vinden in den wand van den oviduct, die zich ook nog eenige coupes in den dorsalen uteruswand voortzet. De onparige oviduct gaat zonder scherpe grens over in den uterus, loopt eerst in caudale richting dorsaal hiervan en buigt zich dan weer naar voren toe om, om zich dan direct te splitsen in de parige oviducten, die vrij lang zijn. Deze parige ovi-

ducten schijnen als bewaarplaats voor het sperma te dienen. Een atrium komt niet voor. De oviducten zijn bekleed door een eigenaardig epitheel, dat eenigszins den indruk geeft van bekercellen, die met elkaar vergroeid zijn, zoodat er één geheel ontstaat, waarin bij iedere cel zich een uitholling bevindt. De cellen zijn hoog en de kern ligt basaal, terwijl de putjes ongeveer $\frac{3}{4}$ van de celhoogte diep zijn.

De ovaria zijn gelijk aan die van *Melophagus*.

De melkklieren hebben een betrekkelijk grof protoplasmanetwerk. Verder valt er niets bijzonders over te zeggen. Hun afvoerbuizen monden ieder apart uit in den onparigen oviduct, aan den buitenkant van de ombuiging naar voren toe. Buiten den uterusmuscularis krijgen de afvoergangen een eigen spierstelsel. De afvoergang is eenige malen vertakt, voordat het klierweefsel begint. De vertakkingen zelf hebben geen muscularis.

De receptacula zijn eenige malen vertakt. De afvoerbuizen versmelten, zoodra zij uit het klierweefsel treden; zij hebben direct een eigen muscularis, die verdwijnt, als de buis het uterusspierweefsel bereikt. De uitmonding is vóór de uitmondingen van de melkklieren (zie fig. 5c.).

Hippobosca equina L. Deze soort lijkt sterk op *H. maculata*. Voor de beschrijving van de spieren verwijs ik hiernaar geheel. Het rudiment van de copulatiebeurs is als een massief chitine-stukje aanwezig. In plaats van de dorsale mediaangroeve van *Melophagus* is er hier een chitineplooi in het lumen van de vagina waar te nemen, dus juist het tegenovergestelde. Het is echter mogelijk, dat de chitine van de groeve bij de fixatie omgestulpt is.

Voor den verderen bouw van uterus, oviducten en ovaria verwijs ik naar *H. maculata*.

H. equina heeft voor de klieren één enkele uitvoergang, komt dus hierin meer overeen met *Melophagus* en *Lipoptena* dan met *H. maculata*. Nadat de uitvoergang den uterusmuscularis verlaten heeft, krijgt deze gang een eigen muscularis, vertakt zich dan in tweeën, n.l. één buis voor de receptacula en één voor de melkklieren. Beide buizen liggen eerst weer in één gemeenschappelijke muscularis, wijken spoedig uiteen en krijgen ieder hun eigen spierlaag. (fig. 5d).

De afvoerbuis van de melkklieren vertakt zich in tweeën. Zij hebben dan over een korten afstand een muscularis. Daarna volgt een stuk, dat vrij is van spieren, en dan komt al spoedig het klierweefsel, zonder zich dus eerst te splitsen.

De afvoerbuis van de receptacula deelt zich ook spoedig in tweeën en reeds bij de splitsing treedt er klierweefsel op. De muscularis zet zich niet daarover voort. De receptacula zijn sterk vertakt, zooals reeds door DUFOUR (1845) beschreven is.

HIPPOBOSCA RUFIPES OLF. Het spierstelsel is weer geheel gelijk aan dat van *H. equina* en *H. maculata*. Van een copulatiebeurs is geen spoor te bekennen. Voor den verderen bouw van vagina, uterus, oviducten en ovaria verwijs ik weer naar *H. maculata*.

Wat de receptacula betreft, zijn er hier drie hoofdstammen te onderscheiden, die ieder weer eenige malen vertakt zijn. Deze drie stammen komen te zamen op één punt en vandaar loopt de afvoerbuis naar den oviduct. Deze afvoerbuis is tot aan den oviductmuscularis met klierweefsel omgeven. Daarin komt ze samen met die van de melkklieren. Er is dus hier weer een korte gemeenschappelijke afvoer voor alle klierproducten.

De afvoerbuis van de melkklieren splitst zich, zoodra de buis uit den oviductmuscularis treedt. Eerst is er weer om beide buizen een gemeenschappelijke spierlaag. Hierop volgt een kort stuk, waar iedere buis zijn eigen muscularis bezit; daarna komt een stuk zonder spieren. De buis vertakt zich eenige malen evenals bij *H. maculata*, voordat zij door klierweefsel omgeven wordt. (Zie fig. 5e).

De nog niet vertakte afvoerbuis loopt niet, zooals bij de tot nog toe beschreven soorten het geval was, in caudale richting dorsaal van den uterus, maar verloopt hier eerst een goed stuk naar voren toe, om dan met een scherpen knik achterwaarts om te buigen.

CRATAERRHINA PALLIDA OLF. Een copulatiebeurs is hier beter ontwikkeld dan bij alle andere genera. De holte wordt ook hier omgeven door een laag harde chitine. Het achtereinde van de holte ligt niet, zooals bij de andere soorten, in de leerachtige chitine, maar vrij in het spierweefsel. De harde chitine is dun, veel dunner dan bij *Melophagus* (zie fig. 5a). Een dorsale mediane groeve ontbreekt. Het spierstelsel is geheel gelijk aan dat van *H. maculata*, zoodat ik hier van geen verdere beschrijving behoef te geven. Alleen het stel dwarsspieren (M. 5e), dat den ventralen uteruswand met den ventralen abdominaalwand verbindt, is wel aanwezig.

Evenmin als bij *Hippobosca* is hier een atrium voorhanden. Oviducten en ovaria vertoonen geen bijzonderheden, vergeleken met *Hippobosca maculata*. Alleen de onparige oviduct is niet klierachtig. Hierin mondt ook de afvoergang van de klieren uit. In den oviductmuscularis nog splitst de gang zich in tweeën. De afvoerbuis van de melkklieren vertakt zich weer in tweeën, zoodra deze uit de oviductspierlaag treedt. Beide buizen liggen eerst weer in één muscularis. Daarna worden zij ieder door hun eigen spierlaag omgeven, die tot aan het begin van het klierweefsel te vervolgen is (zie fig. 5 f.).

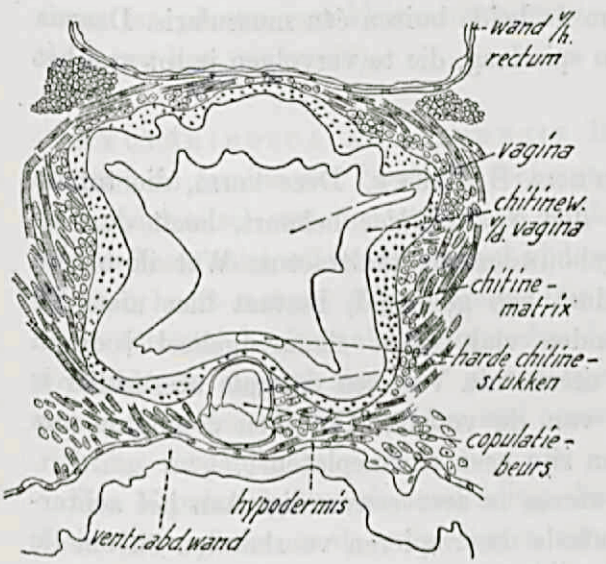

Fig. 6. *Crataerrhina pallida.*
Coupe door vagina en copulatiebeurs.
Ventraal van de vagina ligt de copulatiebeurs. De chitinematrix van de vagina is slechts schijnbaar meercellig. Het vaginalumen wordt n.l. snel kleiner. Daarom is de chitinematrix en ook de chitine zelf schuin getroffen in een overigens normale dwarscoupe. Dorsaal van de vagina treffen wij lateraal de twee lengtespierbundels, genoemd onder 2e bij *Melophagus* aan. Lateraal van de copulatiebeurs is het spierstelsel, bij *Melophagus* onder 5e beschreven, getroffen. × 24.

De afvoerbuis van de receptacula splitst zich nog in den oviductmuscularis in drie takken. Zoodra deze takken buiten den muscularis treden, begint terstond het klierweefsel, waaromheen een dunne spierlaag te zien is. Er zijn dus bij *Crathaerrhina* drie receptacula. Alle drie zijn kort en onvertakt. Deze drie korte, onvertakte receptacula vinden we terug bij de Musciden, waar zij werkelijk dienst doen als receptaculum seminis. Dit is bij *Crathaerrhina* ook het geval, wat dus met de Musciden overeenkomt. Ik verwijs in dit verband ook naar het driedeelig receptaculum van *H. rufipes*.

Stenopteryx hirundinis Leach. Deze soort is nauw verwant met de vorige, hetgeen ook tot uiting komt in de anatomie. Voor het spierstelsel kan ik geheel naar *Crataerrhian* verwijzen. De

copulatiebeurs is hier echter rudimentair en slechts aangegeven door een chitineplaatje. Uterus, oviducten en ovaria zijn zonder meer met die van de vorige soort te vergelijken.

De drie receptacula, die ook hier kort en onvertakt zijn en als zoodanig dienst doen, hebben ieder hun eigen afvoerbuis, omgeven door een muscularis, die ook over het klierweefsel ten deele te zien is. De drie afvoerbuizen versmelten met de afvoerbuis der melkklieren op het oogenblik, dat zij gezamenlijk in den oviductmuscularis treden (Zie fig. 6 g.).

De afvoerbuis der melkklieren heeft een eigen muscularis en deelt zich in tweeën. Eerst is er om de beide buizen één muscularis. Daarna krijgen zij elk weer hun eigen spierlaag, die te vervolgen is tot aan het klierweefsel.

Cyclopodia plenoctena Speiser. Deze vorm, die tot de zeer gespecialiseerde familie der *Nycteribiidae* behoort, heeft daarentegen een zeer eenvoudig gebouwden genitaaltractus. Wat ik bij de andere soorten onparig oviduct heb genoemd, bestaat hier niet. De beide parige oviducten monden vlak naast elkaar, geheel vooraan in de dorsale zijde van den uterus uit. Van een ventrale uterusklier is niets te zien, evenmin iets van de voorste. Ook een copulatiebeurs ontbreekt. In de vulva-lippen zijn geen chitineplaten.

Het spierstelsel van den uterus is zeer eenvoudig. Aan het achtereinde zijn de dorsale en ventrale dwarsspieren voorhanden en om de uterus zelf is natuurlijk de muscularis te vinden. Alle andere spierstelsels ontbreken echter aan de genitaliën.

De ovaria hebben zeven voedingscellen en twee eikamers per ovariool, zooals bij de Hippobosciden.

De receptacula doen hier ook als zoodanig dienst. Er zijn er hier twee. De afvoerbuizen hebben geen eigen muscularis. Zij monden caudaal van de oviducten in den uterus uit met een gemeenschappelijke monding. De klieren zelf lijken zeer op die van *Musca* (Bruël 1897). Het klierlumen is omgeven door een duidelijk plat epitheel met kleine kernen. Ook tusschen de kliercellen zijn kernnesten te vinden, zooals dat voor de Musciden beschreven is. De receptacula zijn kort en onvertakt.

De melkklieren wijken af in bouw van het tot nog toe beschreven type. Een epitheel om de lumina is niet te zien, doch het is mogelijk,

dat de fixatie in brandspiritus hier schuld aan heeft. De kliercellen zelf hebben zeer groote vacuolen, die de geheele ruimte van de cel in kunnen nemen, zoodat er slechts een dun randstandig laagje protoplasma overblijft. Ik kreeg den indruk, dat de tusschenwanden tusschen de cellen doorbroken kunnen worden en dat dus de verschillende vacuolen met elkaar in verbinding staan. Het secreet bestaat niet uit groote kristalloïden, maar uit een fijnkorrelig gruis. De beide melkklieren hebben ieder één afvoerbuis met een eigen muscularis. Spoedig versmelten zij en deze ééne buis mondt in den uterus uit, caudaal van de monding van de receptacula (zie fig. 5 h.). De uterus vertoont daar ter plaatse een kleine uitstulping, waarin de mondopening van de larve ligt (zie p. 10).

NYCTERIBOSCA AMBOINENSIS RONDANI. Ook deze soort, die tot de familie der *Streblidae* behoort, is zeer eenvoudig gebouwd. Het spierstelsel van den uterus is gelijk aan dat van *C. plenoctena*. *Nycteribosca* mist echter het stelsel abdominale spieren, dat *Cyclopodia* gemeen heeft met de *Hippoboscidae* (zie p. 23). In de plaats daarvan is er één stel horizontale spieren, dat de laterale abdominaalwanden verbindt en dorsaal van den uterus ligt. Om het abdomen te vernauwen, is dus alleen dat ééne stel aanwezig. Dit is enkel in laterale richting mogelijk.

Een copulatiebeurs of aanduiding daarvan is hier niet aanwezig. Ook chitineplaten in de vulva-lippen zijn niet te onderscheiden.

Van een ventrale en voorste uterusklier is niets te zien. Aan het vooreinde van den uterus hebben de cellen een bolle oppervlakte en iedere cel heeft een spits, chitineachtig uitsteeksel, dat naar het uteruslumen is gericht. Dergelijke borstels worden ook beschreven voor de Musciden (HENKING 1888, BRUËL 1897).

Er is geen onparige oviduct. De beide oviducten monden vlak naast elkaar in het voorste einde van den uterus aan den dorsalen kant uit.

De ovaria bezitten 15 voedingscellen, zooals ook bij de Musciden het geval is (VERHEIN 1921).

De melkklieren hebben een eenderen bouw dan die van *C. plenoctena*. De afvoerbuizen krijgen dadelijk na het klierweefsel een eigen muscularis. Spoedig verloopen beide buizen naast elkaar en hebben dan één gemeenschappelijke spierlaag. Eenige coupes verder versmelten zij. Deze ééne buis mondt, zonder zich met de afvoergangen van de

receptacula vereenigd te hebben, in den uterus caudaal van de oviducten uit (zie fig. 5 i.).

De receptacula zijn kort, onvertakt en dienen voor het bewaren van sperma. Zij zijn gebouwd zooals de receptacula van *C. plenoctena*. De afvoergangen zijn omgeven door een eigen muscularis en monden links en rechts van de afvoergang van de melkklieren in den uterus uit. Het klierweefsel is niet door een muscularis omgeven.

ASCODIPTERON SPEISERIANUM MUIR. Jammer genoeg was door de slechte conserveering niet veel te zien van het spierstelsel van den uterus. Dit is vooral te betreuren, daar het wijfje van deze soort, dat een geheel vastzittende levenswijze voert, geheel tot een zak misvormd is. Thorax en kop zijn geheel in het zakvormig abdomen ingezonken, zooals uitvoerig beschreven is door MUIR (1913), ADENSAMER (1896) en MONTICELLI (1897).

Het geheele abdomen vertoont een soort van huidspierzak en ik kreeg den indruk, dat op verschillende plaatsen de uterusmuscularis daarmee door spieren, die dwars op de lengte van den uterus staan, verbonden zijn. Spieren, die de eene zijde van het abdomen met de andere verbinden, zijn er hier niet. De genitaaltractus vertoont denzelfden bouw als bij *Nycteribosca amboinensis*. Ook hier geen onparige oviduct, geen ventrale en voorste uterusklier en geen duidelijk te herkennen vulva-lippen. Van de stekels op de cellen in het voorste uteruseinde was niets waar te nemen.

De receptacula dienen voor het bewaren van sperma. Zij zijn kort, onvertakt en gedeeltelijk omgeven door een muscularis. De afvoerbuizen hebben ieder een muscularis en monden apart uit in den uterus, cephaal van de melkklieren. (Zie fig. 5 j.).

De melkklieren vertoonen de groote vacuolen met fijnkorreligen inhoud, zooals dat voor *C. plenoctena* en *N. amboinensis* beschreven is. De afvoerbuizen bezitten een muscularis. De verschillende kliertakken hebben ieder een eigen afvoergang, zooals dat ook beschreven is voor *H. maculata*. De verschillende afvoerbuizen van iederen kliertak, die alle van een spierlaag voorzien zijn, versmelten tot één enkele, die op zijn beurt weer samenkomt met de afvoerbuis van de klier van de andere zijde van het lichaam. (Zie fig. 5 j.).

ADENSAMER (1896) beschreef aan het vooreinde van den uterus een blindzak, waarin het sperma bewaard zou worden. Hij zegt ook, dat

de eigenlijke receptacula niet aanwezig zijn. Hiervan was bij mijn exemplaar niets te vinden. Daar hij een andere soort beschreef, n.l. *Ascodipteron phyllorhinae* ADENSAMER, blijkt, dat de verschillende *Ascodipteron*-soorten geheel anders van bouw kunnen zijn. Want ook MUIR, die een korte beschrijving geeft van de soort, die ik ook in handen heb gehad, beschrijft den blindzak niet en wel de receptacula. Hieruit blijkt dus, dat bij de Pupiparen het sperma in het moederdier op zeer verschillende manieren bewaard kan worden.

De ovaria bezitten 15 voedingscellen.

BRAULA COECA NITZSCH. Men heeft lang getwijfeld, of deze eenige vertegenwoordiger van de familie der *Braulidae* wel tot de *Pupipara* behoorde. Het ligt echter niet op mijn weg, dit te beoordeelen.

De vagina en uterus zijn hier relatief klein, hetgeen waarschijnlijk in verband staat met het niet pupipaar zijn van *Braula*. Om den genitaaltractus ligt, zooals gewoonlijk, een muscularis. Geheel achteraan is één stel dwarsspieren, dat den uterus(vagina)- wand met den dorsalen abdominaalwand verbindt, aanwezig. In het abdomen zelf loopen geen spieren, behoudens enkele kleine, vlak tegen den ventralen abdominaalwand aan.

In het caudale einde van den uterus ligt een dergelijk klierachtig epitheel, als van de z.g. ventrale uterusklier beschreven is. Eerst alleen aan de ventrale zijde van den uterus, op een richel van den uteruswand en meer naar voren toe, is hij geheel klierachtig. De uterus loopt in cephale richting tot ongeveer halverwege het abdomen en buigt dan caudaalwaarts om. Dit gedeelte ligt dorsaal van het eerste stuk en eenigszins links ervan. Aan het einde van dit terugloopende deel ligt een kleine blindzak met duidelijk klierepitheel. Dit zakje dient als receptaculum seminis. Hier zouden wij dus een dergelijk geval hebben als bij *Ascodipteron phyllorhinae*. Even voorbij dit zakje splitst zich de uterus (of zoo men wil onparige oviduct, omdat het terugloopende deel van den genitaaltractus bij de *Hippoboscidae* ook onparige oviduct is genoemd) in twee oviducten. In beide komen vier ovaria uit, dus tweemaal zoo veel als bij de andere Pupiparen. De uiteinden van de vier ovaria zijn naar voren toe gericht, bij de andere families achterwaarts. Dit schijnt echter niet van principiëel belang te zijn. Bij *Ascodipteron* toch wijzen de uiteinden („Endfaden") van de ovaria nu eens naar voren, dan naar achteren, al naar gelang van den vullingstoestand van het abdomen (MUIR 1913).

De ovaria wijken in zooverre af van die van de Musciden en ook van die van de Pupiparen, doordat er meerdere eikamers zijn. Er zijn 15 voedingscellen, wat weer wel een Muscidenkenmerk is. De vier ovaria liggen los van elkaar, en niet zooals bij de Pupiparen te zamen in één omhulsel.

Typisch is het gedrag van de voedingscellen, nadat het ei het ovarium verlaten heeft. Het plasma daarvan verandert. Er ontstaan groote gele granula. Wat daarmee gebeurt, weet ik niet. Dit zijn dus dezelfde cellen, die bij de Pupiparen en de Musciden verschrompelen en afgestooten worden en wel eens met den naam van corpus luteum aangeduid worden.

Er is slechts één stel klieren te vinden, dat histologisch overeenkomt met de receptacula van de Pupiparen. De klieren zijn kort en onvertakt. De beide afvoerbuizen, die van een muscularis voorzien zijn, versmelten met elkaar. De monding is tegenover het spermazakje.

Uit het bovenstaande blijkt, dat *Braula* dus onder de Pupiparen in elk geval een op zich zelf staand Genus is. Ik moet hier echter even wijzen op *Ascodipteron phyllorhinae*, waar ook maar één stel klieren en ook een zakvormige uitstulping van den genitaaltractus als receptaculum dienst doet. Dergelijke extreme gevallen schijnen dus onder de Pupiparen meer voor te komen.

Er zijn hier meerdere eieren ongeveer gelijktijdig rijp. Iets wat bij de luisvliegen uit den aard der zaak niet voorkomt.

Skaife die een beschrijving geeft van de genitaliën van *Braula* noemt daarin maar vier ovaria en geen bijklieren. Het is echter mogelijk, dat hij een andere soort van het genus *Braula* in handen had (Arnhart 1923).

Algemeene beschouwingen. 1e. De genitaaltractus bevat een wijd gedeelte, bestaande uit vulva, vagina en uterus en een nauw gedeelte, bestaande uit een onparig en parige oviducten.

2e. Vulva, vagina en uterus zijn slechts topografische begrippen.

3e. De onparige oviduct ligt bij de *Hippoboscidae* en de *Braulidae* dorsaal van den uterus.

4e. Bij de *Nycteribiidae* en *Streblidae* ontbreekt hij.

5e. Bij *Melophagus ovinus* en *Lipoptena cervi* is de onparige oviduct scherp gescheiden van den uterus. Aan het voorste uiteinde van den oviduct bevindt zich het atrium, waarin het sperma bewaard wordt.

6e. Bij de *Hippobosca*-soorten, *Crataerrhina pallida* en *Stenopteryx hirundinis* is de onparige oviduct slechts als een nauwere voortzetting van den uterus te beschouwen. Uterus en onparige oviduct zijn dus slechts topografische, geen morphologische begrippen.

7e. Bij de *Hippobosca*-soorten dienen de parige oviducten voor het bewaren van het sperma.

8e. Bij *Cr. pallida* en *St. hirundinis* dienen voor het bewaren van het sperma de z.g. rudimentaire voorste melkklieren van LEUCKART en PRATT, wat ook bij de *Nycteribiidae* en *Streblidae* het geval is. Ik heb deze klieren in overeenstemming met DUFOUR receptacula seminis genoemd.

Ook bij de Musciden dient het homologe stel klieren voor het bewaren van sperma.

9e. Bij de *Braulidae* en *Ascodipteron phyllorhinae* dient een ventrale blindzak van den uterus voor het bewaren van het sperma.

10e. De z.g. achterste melkklieren van LEUCKART en PRATT heb ik kortweg melkklieren genoemd.

11e. Het lumen van de melkklieren wordt bekleed door een chitineachtige substantie, waarin ronde openingen aanwezig zijn. Deze substantie wordt geleverd door epitheel, dat zich onder de kliercellen bevindt. De homologe klieren der Musciden zijn eender gebouwd. Alleen bevinden er zich dergelijke cellen als de lumenepitheelcellen tusschen de kliercellen in.

12e. De receptacula zijn in principe eender gebouwd. Het epitheel om het lumen is slecht ontwikkeld bij de *Hippoboscidae*, goed ontwikkeld bij de *Nycteribiidae* en *Streblidae*, waar er ook dergelijke cellen tusschen de kliercellen in liggen.

De receptacula vertoonen hetzelfde beeld als bij de Musciden.

13e. De melkklieren zijn bij alle soorten sterk vertakt.

14e. De receptacula zijn alleen sterk vertakt bij *Hippobosca equina*. Bij de andere soorten niet of weinig.

15e. De secretie der melkklieren vertoont een duidelijken cyclus, die chronologisch samenvalt met de zwangerschap.

16e. De melkklieren en receptacula monden dorsaal in den uterus of in den onparigen oviduct. De afvoerbuizen kunnen op verschillende manieren met elkaar vergroeien.

17e. Bij de *Hippoboscidae* is een ventrale uterusklier en een voorste uterusklier aan te treffen. De laatste is bij *Cr. pallida* en *St. hirundinis* slecht ontwikkeld.

18e. Er zijn twee ovaria aan iedere zijde. Alleen *Braula coeca* heeft er vier aan weerskanten, die bovendien niet in één omhulsel liggen, zooals bij alle andere soorten.

19e. Elk ovarium heeft twee eikamers, zooals bij de Musciden, *Braula coeca* weer uitgezonderd, die er meerdere heeft.

20e. Elke eikamer van de *Hippoboscidae* bevat 7 voedingscellen. Bij de *Streblidae*, *Nycteribiidae* en *Braulidae* 15, zooals bij de Musciden.

21e. Bij *Melophagus ovinus* zijn acht stel spieren te beschrijven bij den genitaaltractus. Alle andere soorten zijn op dit type terug te brengen, hetzij, dat er kleine variaties zijn (*Lipoptena cervi*), hetzij dat er een aantal spieren ontbreken.

22e. Het abdomenspierstelsel is overal hetzelfde, behalve bij de *Braulidae* en *Streblidae*.

23e. De Pupiparen komen in verschillende opzichten overeen met de Musciden. Er is echter geen bepaald geslacht aan te wijzen, dat de meeste Musciden-kenmerken vertoont. Ieder genus heeft zijn eigen punten van overeenkomst en verschil ten opzichte van de Musciden.

HOOFDSTUK III.

Embryologie.

Literatuur. De lijst van auteurs, die zich bezig hielden met de embryologie der Pupiparen, is niet groot. Het eerst werden onderzoekingen hierover verricht door LEUCKART (1858). Ondanks het feit, dat slechts waarnemingen werden gedaan aan totaalpreparaten, waren zijn resultaten reeds vrij belangrijk. Naast de beschrijving van het ei werd het ontstaan van de kiemschijf, de poolkappen, het omgroeien van den dooier door den darm door hem vermeld. Ook over den aanleg der organen werd een en ander meegedeeld, al zijn zijn resultaten sinds de invoering van de microtoomtechniek niet alle juist gebleken. Na LEUCKART werd eerst in 1893 een vrij uitgebreide anatomie geleverd over de volwassen larve van *Melophagus* door PRATT. Hierin werden een aantal punten, die door LEUCKART niet of verkeerd beschreven waren, nader opgehelderd. Dit stuk werd in 1900 gevolgd door een tweede stuk van PRATT, waarin de bouw van de imaginale schijven werd nagegaan. Ten slotte moet nog STANGE (1907) vermeld worden, die de ontwikkeling van de vleugel- en halterenschijven in de pop naging. Het gelukte hem te bewijzen, dat de beide kleine uitsteeksels op den thorax van het volwassen dier inderdaad als vleugelrudimenten te beschouwen waren. Zijn tweede resultaat, dat de halterenschijf het aanzien zou geven aan een thoracaalstigma, acht ik minder waarschijnlijk, omdat in volwassen toestand *Melophagus* evenveel stigmata bezit als andere, wèl vleugels en halteren bezittende Hippobosciden. Daar ik dit feit niet zelf nader onderzocht, moet ik mij echter met deze opmerkingen vergenoegen.

Beschrijvingen van het ei. Om het rijpe *Melophagus*-ei, dat reeds van het follikelomhulsel bevrijd is, ligt een chitineschaal of chorion, die tot aan de eerste vervelling tevens dient als huidje voor het embryo. Deze chitineschaal is structuurloos en is ook aan de oppervlakte geheel glad. Slechts aan de voorste eipool wordt de schaal zonder

scherpe overgang wat dikker en aan den top ligt een komvormige holte. In den bodem van deze holte zijn een aantal fijne kanaaltjes op te merken, de z.g. micropylae, die dienen om het sperma, dat zich in de holte verzamelt, door te laten, hetgeen reeds door LEUCKART beschreven is. Na de bevruchting schijnen de micropylae gesloten te worden. Ik zag dan althans geen enkele spermatozoïde hierin, terwijl zij wel op den bodem van de holte zelf te vinden waren.

Om deze holte is een lage ringwal te zien.

Onder de chitineschaal is duidelijk een plasmalaag te vinden, die om het geheele ei aanwezig is. Dit is het z.g. „äuszeres Keimhautblastem" van WEISMANN, in de Engelsche literatuur „outer cortical layer" genoemd. Deze plasmalaag zal later de cellen vormen, die tesamen het blastoderm leveren. De plasmalaag is het dikst in de omgeving van de voorste eipool en vertoont onder de micropylae een duidelijke verdikking. De overgang van dit buitenste plasmalaagje naar den dooier toe is vrij scherp. In de achterste eihelft is die laag veel dunner en gaat meer geleidelijk over in de dooiermassa. Aan de caudale eipool liggen in het plasma kleine wolkjes van fijne zwarte partikeltjes, waaraan geen fijnere structuur is waar te nemen. Dit zijn de z.g. „BLOCHMANN'sche Körperchen", zoo genoemd naar BLOCHMANN (1887), die ze bij een aantal insecten-genera, waaronder *Musca*, voor het eerst beschreef. Wat deze partikeltjes eigenlijk zijn, is nog steeds niet uitgemaakt. De vorm is niet bij alle genera hetzelfde en b.v. bij *Periplaneta* zijn zij staafvormig, zoodat zij eenige gelijkenis vertoonen met bacteriën. MERCIER (1906) zou er inderdaad in geslaagd zijn hen afzonderlijk te kweeken, waarmee dan de werkelijke bacteriëele natuur bewezen zou zijn. In hoeverre de theorie van BLOCHMANN juist is, dat deze bacteriën dezelfde rol zouden spelen als de bacteriën in de Leguminosenknolletjes, kan ik hier niet beoordeelen. Een onderzoek in die richting is nooit uitgevoerd.

Alle genera, die ik onderzocht, vertoonden deze „BLOCHMANN'sche Körperchen".

Een verdikking van de buitenste plasmalaag aan de caudale pool, zooals bij *Musca* (NOACK 1901), is bij de *Pupipara* niet te zien.

De dooier bestaat uit een netwerk van protoplasma, dat, zooals boven beschreven is, meer of minder scherp van de buitenste plasmalaag gescheiden is. In de vacuolen liggen altijd excentrisch de grootere en kleinere dooierkorrels. Het plasma-netwerk is geheel onregelmatig

en alleen in de buurt van de micropylae kreeg ik den indruk, dat zij eenigszins regelmatig in rijen, die straalsgewijze van de micropylae uitloopen, gerangschikt zijn.

Een lastige eigenschap van den dooier is de groote waterrijkdom, die slecht wordt afgegeven. In een aantal series vond ik na eenigen tijd de karakteristieke beelden van fijne waterdruppels in canadabalsem. Het is zeer speciaal de dooier, die zoo waterrijk is, want zoodra wij aan de buitenste plasmalaag komen of aan plasma-opeenhoopingen in den dooier (die tijdens de klieving ontstaan), is het preparaat totaal watervrij.

Een eikern is althans bij preparaten met DELAFIELD's haematoxyline gekleurd, niet of slecht waar te nemen.

De eieren der andere genera wijken van bovenstaande beschrijving slechts in kleinigheden af. *Lipoptena* heeft een dooier, die fijnkorreliger is dan dien van *Melophagus*. De eieren van *Hippobosca* zijn wat plasmarijker, terwijl het plasma in het *Stenopteryx*- en *Crataerrhina*-ei veel wijdmaziger is. Laatstgenoemde beide genera vertoonen echter een eigenaardige eischaal. De eischaal bestaat uit twee lagen, die door chitinebalken met elkaar in verbinding staan. Aan de caudale pool zijn de balken hooger dan elders, zoodat daar groote, met lucht gevulde ruimten ontstaan. Dit is juist de plaats, waar later de karakteristieke spiraculairplaat der *Pupipara* wordt aangelegd. De eerste larvale chitinebekleeding bestaat uit een enkele structuurlooze chitinelaag en alleen aan de caudale pool zijn de luchtholtes weer aan te treffen, waarin nu de stigmata monden. Aan den buitenkant van de eischaal is de aanhechting van de balkjes als kleinere donkere puntjes waar te nemen.

Klieving. Het 64-kernig stadium is het jongste, dat ik verkreeg. Precies 64 zijn er in geen van de series. Dus reeds in een dergelijk jong stadium is de deeling van alle klievingskernen niet meer gelijktijdig; de kernen zijn groot en zeer chromatineärm, zoodat het dikwijls moeilijk is hen weer te vinden in de dooiermassa. Om iedere kern ligt een plasmahof, die aan den kant, die naar de peripherie van het ei is gekeerd, het dunst is. Aan den binnenkant loopt het plasma uit in een streep, die geleidelijk overgaat in den dooier. Het geheel krijgt daardoor een komeetachtig uiterlijk (Zie fig. 7). In sommige gevallen buigen twee van deze plasmastrepen naar elkaar toe. Op de plaats van de vereeniging heeft een kern zich gedeeld in twee dochterkernen.

Hieruit blijkt, dat de afstand, die de kernen op weg naar de peripherie doorloopen, althans in dit stadium vrij groot is (1/4 à 1/5 van den straal van de dwarsdoorsnede van het ei). De meeste kernen zijn niet rond maar ovaal met de lange as in de richting van den straal (dus ook in de richting van het plasmaspoor). Slechts enkele kernen vertoonen de lange as van het ovaal loodrecht op den straal.

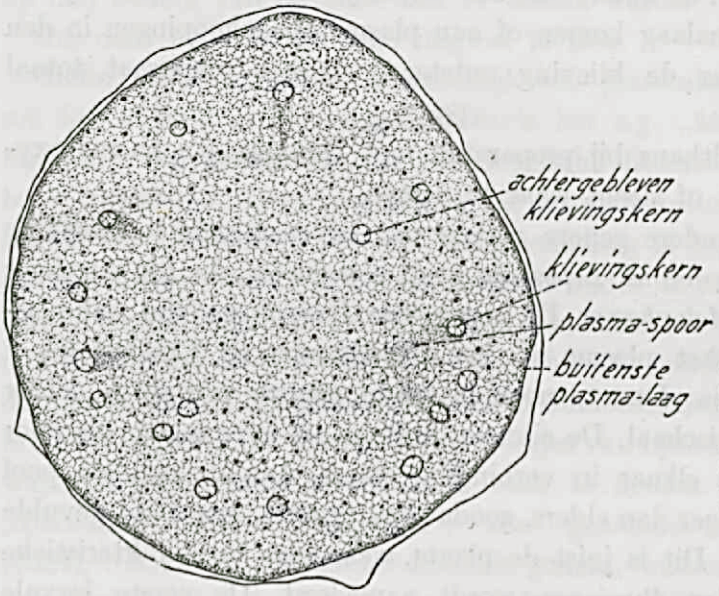

Fig. 7.
Melophagus ovinus.
Combinatie van vier coupes van een klievend ei in het 128-kernig stadium.
Twee kernen liggen binnen de kernenrij (toekomstige primaire dooierkernen). Een aantal kernen vertoonen nog het plasmaspoor.
× 55.

Deze platte vorm van de kernen is ook voor de Musciden beschreven (Noack 1901).

De kernen liggen allen op ongeveer $\frac{1}{2}$ van den straal. Ze zijn zoodanig gerangschikt, dat ze samen een ellipsoïd vormen. Alleen aan de caudale pool liggen ze wat meer onregelmatig. Bij *Melophagus* trof ik in dit stadium nog geen kernen aan binnen deze ellipsoïde. Bij *Lipoptena* in een van mijn beide series wèl. Er beginnen dus al in het 64-kernig stadium enkele kernen achter te blijven in het inwendige van het ei. Dit zijn de toekomstige dooierkernen. Deze zal ik noemen de primaire dooierkernen (zie p. 68 vlg.). In den dooier, waar bij het rijpe ei geen plasmaverdichtingen waren, zijn nu enkele kleine plasma-eilandjes te zien, die oogenschijnlijk geen verband met eenige kern bezitten.

Bij *Lipoptena* treffen wij in het 64-kernig stadium weer in principe hetzelfde aan als bij *Melophagus*. De kernen zijn hier wat dichter bij de peripherie, op ongeveer $^2/_3$ van den straal, en de plasmaeilandjes zijn wat grooter in aantal.

De „Blochmann'sche Körperchen" zijn nu meer egaal verspreid dan bij het volwassen ei. Hetzelfde werd voor de Musciden beschreven door Noack (1901).

Het volgende stadium bezit theoretisch 128 kernen. Zooals uit het bovenstaande blijkt, is dit hier reeds lang niet meer het geval. Ik trof er 138 aan, waarvan een 20-tal in deeling. Het heeft dus geen zin meer nog verder de stadia naar het aantal kernen te onderscheiden.

De kernen liggen nu op ongeveer $^2/_3$ van den straal en nog steeds liggen zij aan de caudale pool onregelmatig. De afstand van deze pool tot aan de achterste kern is niet noemenswaard verminderd, terwijl aan de cephale pool de kernen meer naar voren toe zijn gekomen. Het schijnt dus, dat de voortbeweging aan de cephale pool sneller is dan bij het caudale einde. Een aantal kernen ligt nu duidelijk binnen de kring van de anderen (zie fig. 7) en wel voor het grootste deel in de voorste eihelft. Dit is in tegenstelling met de Musciden, die geen dooierkernen zouden hebben, welke ontstaan uit achtergebleven klievingskernen. Volgens Noack zijn er op het moment, dat de klievingskernen de oppervlakte van het ei bereiken, geen kernen meer in het inwendige van den dooier. De dooierkernen van de Musciden moeten dus hun oorsprong danken aan blastodermkernen.

De kernen bereiken niet allen gelijktijdig de peripherie, maar zijn er aan de dorsale zijde het eerst. Als de kernen aan de dorsale zijde reeds in of tegen de buitenste plasmalaag liggen over een groote uitgestrektheid, is dit aan de ventrale zijde eerst in het midden van het ei het geval. Aan de beide polen liggen de kernen nergens tegen de peripherie. De achterste kernen, die in het vorige stadium verder van de pool verwijderd waren dan de voorste, hebben nu hun achterstand ingehaald, zoodat de voorste en achterste klievingskernen ongeveer even ver van hun respectievelijke polen verwijderd zijn. De klievingskernen hebben nu hun plasmaspoor verloren. Ook is er niets te merken van een eventueel plasma-armer worden van het midden van den dooier ten opzichte van de zône van het ei, waar de kernen liggen. Dit zou bij de Musciden wèl het geval zijn.

Bij de Pupiparen wordt dus het blastoderm niet overal gelijktijdig aangelegd, wat weer een punt van verschil schijnt uit te maken met de Musciden, hoewel daarover de verschillende auteurs het niet eens zijn. Volgens Blochmann (1887) en Voeltzkow (1889) en ook volgens de nieuwere onderzoekingen van Noack bereiken alle kernen

gelijktijdig de oppervlakte. Volgens WEISMANN (1863), KOWALEWSKY (1886) en GRÄBER (1889) bereiken zij niet gelijktijdig de oppervlakte. Ik meen echter, dat de mogelijkheid niet uit het oog verloren mag worden, dat dit al dan niet gelijktijdig bereiken van de oppervlakte misschien bij verschillende individuën wel eens verschillend kon zijn, want vermoedelijk is de zaak van geen principieel belang. In beide gevallen wordt het blastoderm gevormd door kernen, die uit het inwendige van het ei komen en een min of meer gelijkmatige verspreiding hebben. Het niet gelijktijdig aan de oppervlakte komen is dus waarschijnlijk slechts een kwestie van tijdsverschil.

Als het einde van de klieving zou ik dàt stadium willen beschouwen, waar alle kernen, uitgezonderd natuurlijk de dooierkernen, aan de peripherie van het ei verspreid liggen. De kernen zijn in dit stadium veel kleiner geworden, waarschijnlijk ten gevolge van de herhaalde deelingen. De kernen zijn nu voor het allergrootste deel in de buitenste plasmalaag gedrongen. Daar echter de kernen een grootere doorsnede hebben dan de buitenste plasmalaag, zien wij het plasma slechts zoowel aan den binnen- als aan den buitenkant in een dunne laag de kern bedekken. Het periphere eiplasma is over de kernen gewelfd. Aan de ventrale zijde is dat duidelijker te zien dan aan den dorsalen eikant.

De buitenste plasmalaag is aan den ventralen kant beter ontwikkeld dan aan den dorsalen kant, zoodat hier duidelijk is waar te nemen, dat de kernen in de buitenste plasmalaag liggen. De voorste eipool is betrekkelijk kernarm. Vlak onder de micropylae liggen geen kernen. Wel liggen er een aantal in een kring omheen. De dooierkernen, die ook in dit stadium nog voor een groot deel in de voorste eihelft liggen, zijn volgens hun structuur nog niet te onderscheiden van de oppervlaktekernen.

Aan de caudale pool liggen enkele kernen, die wat grooter zijn dan de andere oppervlaktekernen. Dit zijn de z.g. poolkernen, die later de genitaalcellen zouden leveren. Zij zijn lastig te onderscheiden van de anderen, want het eenige criterium is hun meerdere grootte. Van „pool-cellen" is hier nog geen sprake. Hoewel zij bij *Musca* wel degelijk te onderscheiden zijn, gaat dit toch niet voor alle Musciden op. *Lucilia* b.v. schijnt dergelijke, slecht te herkennen poolkernen te hebben als *Melophagus*. Ik kan daarom het lot van deze kernen in de verdere ontwikkeling niet verder bespreken, want in de volgende stadia zijn zij practisch niet meer van de blastodermkernen te onderscheiden.

Bij een *Stenopteryx*-ei in het bovenbeschreven stadium valt op, dat de buitenste plasmalaag veel meer ontwikkeld is dan bij *Melophagus* en ook, dat er slechts een drietal kernen in het inwendige van het ei liggen. Het is de vraag, of deze kernen identiek zijn met de dooierkernen van *Melophagus* (zie p. 54).

Blastodermformatie. De eerst verspreid liggende kernen deelen zich nu een aantal malen, zoodat al spoedig onder de geheele eioppervlakte kernen te vinden zijn, die regelmatig verdeeld zijn. In enkele series kon ik opmerken, dat de ventrale zijde van het ei iets meer met kernen bezet is, dan de dorsale. In zoo'n geval is de buitenste plasmalaag daar dan ook wat dikker. Deze begint nu duidelijk af te steken tegen den dooier, die van dit stadium af langzamerhand plasma-armer wordt.

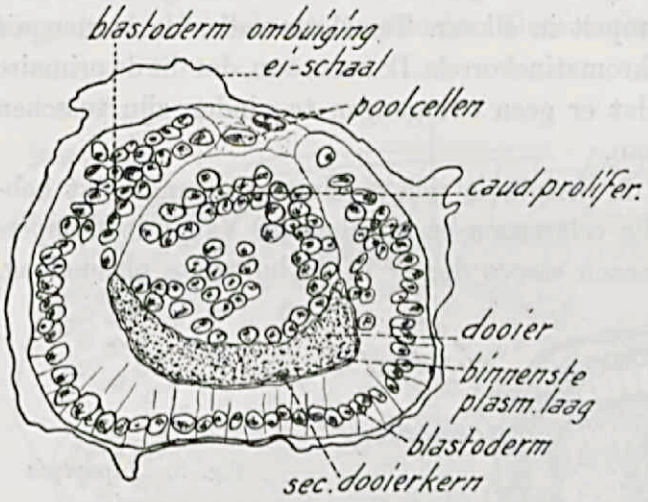

Fig. 8. *Lipoptena cervi.* Dwarscoupe door de caudale pool. In dit stadium zijn de poolproliferaties ontwikkeld en is ook het blastoderm geheel afgescheiden van den dooier. Op de coupe is de blastodermombuiging om de proliferatie heen duidelijk waar te nemen. Zie ook fig. 9 en fig. 10. × 97.

De buitenste plasmalaag met de kernen, die nu weer grooter geworden zijn dan in het vorige stadium, wordt nu het blastoderm genoemd. Dit blastoderm omsluit het ei alzijdig.

In dit stadium zijn nog nergens tusschen de kernen aanduidingen van celgrenzen te zien. Eerst liggen de kernen onregelmatig, maar al spoedig rangschikken zij zich in een enkele rij. In een dwarscoupe zien wij dan een enkele rij van kernen met eenigszins excentrisch chromatinenetwerk om het geheele ei heen loopen in de buitenste plasmalaag. Zoo hier en daar, zonder dat bepaalde regionen daartoe een voorkeur vertoonen, liggen enkele kernen binnen de rij. Deze kernen gaan naar den dooier toe. Alle stadia van overgang van de kernenrij

tot in den dooier zijn waar te nemen. De kernen veranderen, zoodra zij in den dooier liggen van gestalte. Het chromatinenetwerk wordt meer compact en gaat excentrisch tegen den wand aanliggen, zoodat een helle doorzichtige kern ontstaat met een samengebalde chromatinemassa. Aan de beide polen liggen deze kernen, die ik secundaire dooierkernen zal noemen (in overeenstemming met HIRSCHLER), meer in het midden van den dooier. In het midden van het ei (op dwarscoupe) liggen zij vrnl. in de buurt van het blastoderm. Hun aantal vermeerdert steeds, want nog langen tijd komen er nieuwe kernen uit het blastoderm bij en ook zijn zij in staat zich in den dooier te deelen.

Vermoedelijk geschiedt dit slechts amitotisch, want mitosebeelden zag ik nooit. In den dooier liggen ook nog een aantal kernen, die veel kleiner zijn dan de secundaire dooierkernen en die duidelijke teekenen van degeneratie vertoonen. Het chromatine balt zich geheel samen en de kernwand schrompelt in elkaar. Ten slotte vallen de kernen uit elkaar in eenige losse chromatinekorrels. Ik neem aan, dat dit de primaire dooierkernen zijn, omdat er geen overgangen te vinden zijn tusschen de beide soorten hiervan.

Nadat de kernen in de peripherie zich regelmatig gerangschikt hebben, ontstaan al spoedig celgrenzen er tusschen in. Vanaf de ei-oppervlakte reiken de celgrenzen steeds dieper in de buitenste plasmalaag.

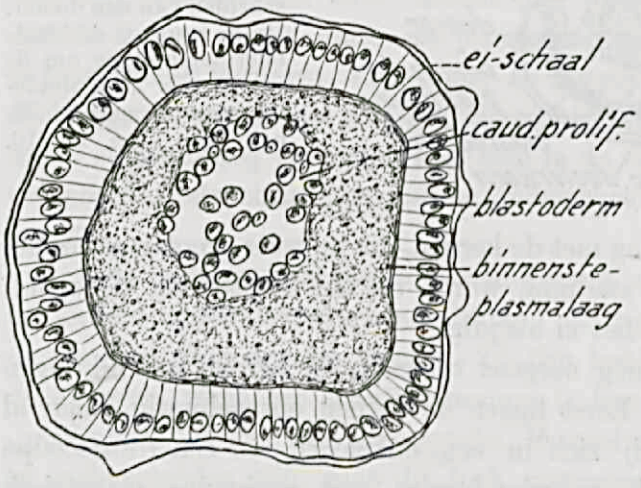

Fig. 9. *Lipoptena cervi.*
Dwarscoupe door de caudale pool.
Hetzelfde embryo als in fig. 9, doch vijf coupes meer naar voren toe. De proliferatie ligt geheel vrij in den dooier. × 97.

Tezelfdertijd zien wij de buitenste plasmalaag zich scherper afgrenzen tegen den dooier. Wanneer de celgrenzen den dooier hebben bereikt, krijgen de cellen ook aan de basale zijde een scherpen duidelijken wand tegen den dooier. De buitenste plasmalaag is dan geheel verdeeld in

cellen ieder met een groote blazige kern. De blastodermkernen in dit stadium zijn ovaal met de lange as in de lengte-as van de cel. Zij hebben een min of meer samengebalde chromatine, waarin een zeer kleine nucleolus. Het blastoderm bestaat dus nu uit een alzijdig het ei omgevend cylindrisch epitheel (zie fig. 8-10). Wanneer de basale grenzen eenmaal gevormd zijn, gaan er geen kernen meer uit het blastoderm naar den dooier toe.

Onder het blastoderm ontstaat nu een tweede plasmalaag, die zonder scherpe grens overgaat in den dooier. Deze plasmalaag is het z.g. „inneres Keimhautblastem" van WEISMANN of de „inner cortical layer" van de Engelsche auteurs. Deze laag is het slechtst ontwikkeld bij *Melophagus*, het best bij *Lipoptena*. Bij de Musciden ontstaat deze binnenste plasmalaag lang vóór het ontstaan van de basale celgrenzen. Tusschen de buitenste en binnenste plasmalaag ligt daar nog een dooierlaag, de z.g. Zwischendotterschicht. Deze ontbreekt bij de Pupiparen

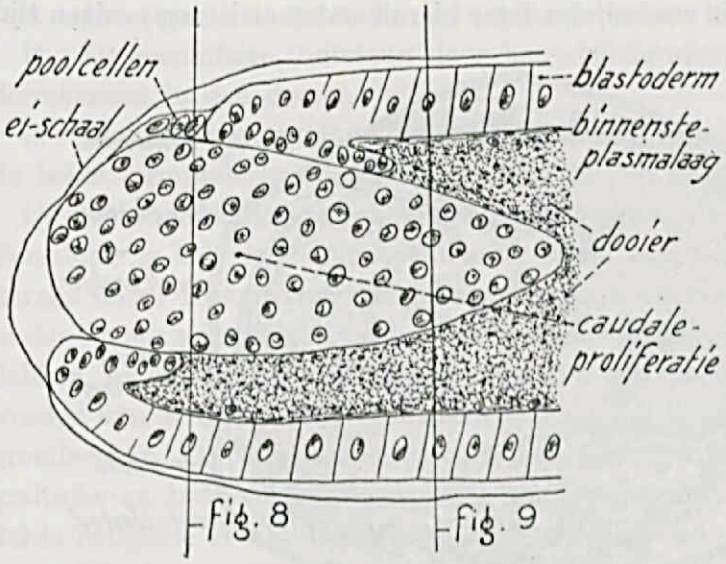

Fig. 10. *Lipoptena cervi.* Lengteschema van de caudale pool. De beide verticale lijnen geven de plaats aan van de coupes, weergegeven in fig. 8 en fig. 9. Zelfde schaal.

geheel. Door het ontbreken van deze dooierlaag wordt de binnenste plasmalaag bij deze groep natuurlijk pas zichtbaar, zoodra de basale celgrenzen gevormd zijn.

Proliferatievorming. Spoedig nadat de kernen zich regelmatig gerangschikt hebben, is, zoowel aan de caudale als aan de cephale pool, termino-dorsaal een kleine onregelmatigheid in de ligging van

de kernen te bemerken (aan de caudale pool zijn het de kernen onder de poolkernen). Zij hebben nog wel dezelfde grootte en vorm als de anderen, maar zij liggen niet meer in een enkel vlak. Naarmate nu de celgrenzen in het overige deel van het blastoderm dieper naar binnen gaan, vermeerderen de kernen aan de beide polen zich, zoodat er al spoedig velen onder het niveau van de anderen komen te liggen. De plaats, waar de kernen onregelmatig liggen, is scherp te scheiden van de omgeving. Alleen vlak in den omtrek van deze kernmassa blijft het blastoderm altijd min of meer plasmodiaal. De onregelmatige kernmassa vergroot zich steeds meer door deeling, waardoor een plasmodiale prop of proliferatie ontstaat, die buiten de eioppervlakte uitsteekt en zich ook naar binnen toe in den dooier gaat uitstrekken. Er ontstaat daardoor een kegelvormige prop in den dooier (zie fig. 10). Aan de caudale pool is deze prop die aan de cephale pool in ontwikkeling vooruit, maar de laatste wordt het grootst. De kernen van de beide proppen worden later iets grooter dan de andere blastodermkernen (zie fig. 8-11); het weefsel, dat later hieruit ontstaat is nog eenigen tijd

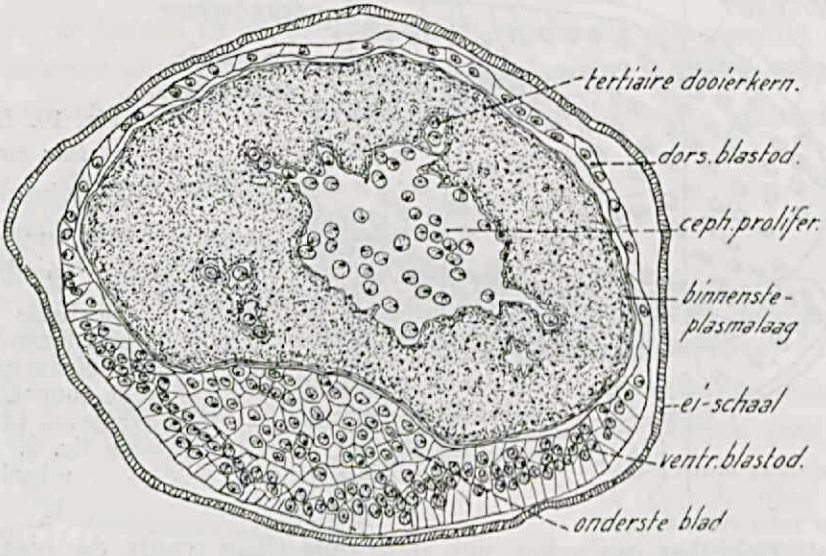

Fig. 11. *Crataerrhina pallida.*

Dwarscoupe door de voorste pool.

Uit de proliferatie laten de tertiaire dooierkernen los. Het dorsale blastoderm is reeds dunner, het ventrale dikker geworden dan in het stadium, dat b.v. is weergegeven in fig. 10. Het onderste blad heeft zich gevormd. De dooiermembraan (binnenste plasmalaag) heeft door de fixatie losgelaten van het omringende weefsel.
× 55.

van andere weefsels te onderscheiden door het verschil in kerngrootte en ook is het plasma meer eosinophiel.

Uit dat gedeelte van de prop, dat in den dooier ligt, scheiden zich kernen af, die zich dan dieper in den dooier begeven. Daardoor wordt allengs de geheele proliferatie opgelost in een aantal losse kernen, die zich onregelmatig door den geheelen dooier verspreiden (zie fig. 11). Deze kernen moeten dus tertiaire dooierkernen genoemd worden. De secundaire dooierkernen vertoonen van nu af aan dezelfde verschijnselen van degeneratie als eerst de primaire. Ik moet hierbij opmerken, dat deze tertiaire dooierkernen er geheel anders uitzien dan de primaire en secundaire. De beide eerste soorten waren betrekkelijk klein, rond en helder, en hadden altijd een min of meer compacte chromatinemassa. De tertiaire zijn veel grooter, behouden hun oorspronkelijke ronde gestalte en fijn chromatine-netwerk, zooals zij dat in de plasmodiale proliferatie reeds bezaten.

Melophagus bezit dus drie categorieën van dooierkernen.

A. De primaire, ontstaan uit achtergebleven klievingskernen.

B. De secundaire, ontstaan door het alzijdig uittreden van blastodermkernen in den dooier.

C. De tertiaire, ontstaan door het oplossen van dat gedeelte van de beide terminale proliferaties, dat zich in den dooier uitstrekt.

De beide eerste categorieën zijn samen tegenover de derde te stellen. Ten slotte is het einde van de klieving lastig aan te geven, zoodat de kernen onder B ook slechts te beschouwen zijn als klievingskernen, die in den dooier terugkeeren uit het blastoderm. Dat zij een gelijke waarde hebben, toont ook wel hun gelijk gedrag, n.l. het spoedig meer compact worden van de eerst verdeelde chromatine en ook het na eenigen tijd te gronde gaan. De verschillen tusschen beide groepen zijn slechts topografische en tijdsverschillen, die van geen principieel belang zijn. De derde categorie is wel degelijk te onderscheiden van de beide eersten, want deze kernen ontstaan uit een reeds gedifferentiëerd deel van het blastoderm. Zij gedragen zich histologisch en ook physiologisch geheel anders, blijven hun verdeelde chromatine behouden en gaan niet na betrekkelijk korten tijd te gronde.

Een tweede argument om de beide eerste groepen tegenover de derde te stellen, zie ik in de feiten, zooals die zich bij *Stenopteryx* en *Oxypterum* voordoen. Daar ontbreken n.l. dooierkernen van de eerste en tweede categorie. Wel vond ik in een stadium, waar de klievingskernen juist

de peripherie hadden bereikt, bij een *Stenopteryx*-serie een drietal kernen meer naar binnen toe liggen (zie p. 49), maar ik meen redenen te hebben om aan te nemen, dat dit geen dooierkernen zijn, maar eenigszins achtergebleven klievingskernen. In de eerste plaats toch valt hun aantal in het niet, vergeleken bij *Melophagus*, en in de tweede plaats was in een slechts even ouder stadium geen spoor van dooierkernen te vinden, terwijl ook nergens iets te bemerken viel van een naar binnengaan van blastodermkernen.

De genoemde feiten komen in het geheel niet overeen met de Musciden, waar alleen de secundaire dooierkernen zouden voorkomen. Uit de figuren van NOACK meen ik echter te moeten opmaken, dat er toch ook proliferaties aan de beide polen te vinden zijn, al zijn deze lang niet zoo goed ontwikkeld als bij de Pupiparen.

Bij de verschillende insectengroepen gaat de vorming van dooierkernen volgens de beide eerste typen, hetzij, dat beide typen voorkomen, hetzij alleen het tweede. Dat de dooierkernen alleen volgens het eerste type gevormd worden, schijnt niet voor te komen. Het vormen van tertiaire dooierkernen is feitelijk alleen duidelijk beschreven door SCHWANGART (1904) bij de *Lepidoptera*, waar ze op dezelfde manier ontstaan als bij de *Pupipara*.

Ten slotte wil ik hier nog vermelden, dat HEYMONS alleen de primaire dooierkernen als echte dooierkernen beschouwt. De secundaire, die hij paracyten noemt, zouden volgens hem in het geheel geen dooiercellen zijn, maar toekomstige bloedcellen e. d. Ik geloof, dat hier niet uit het oog verloren mag worden, dat HEYMONS zijn onderzoekingen vnl. bij *Orthoptera* verrichtte en dat zijn resultaten, en dus ook in dit verband zijn terminologie, niet zonder meer voor andere groepen gebruikt mogen worden. Dit veralgemeenen van de feiten is helaas veel te veel gebeurd in de embryologie der insecten, waardoor veel onnoodige verwarring ontstond. Want en in verband met het dooierkernenprobleem en met hetgeen op de volgende bladzijden uiteengezet zal worden, moet ik er op wijzen, dat wij voorloopig, zoo lang de tegenstellingen in de literatuur nog niet opgehelderd zijn, ons zullen moeten onthouden van het maken van algemeene gevolgtrekkingen en van theoretische beschouwingen. Als twee systematisch zoo dicht bij elkaar staande groepen als de Musciden en Pupiparen reeds zulke verschillen vertoonen, dan moeten wij daaruit de conclusie trekken, dat deze niet van principieel belang zijn. Wij moeten dus geen theore-

tische conclusies trekken uit een onderzoek, slechts bij één groep verricht.

In aansluiting met het bovenstaande wil ik nog even vermelden, dat bij *Ascodipteron* in een stadium, waar net de middendarm gevormd was, ik geen enkele dooierkern aantrof. Hier ontbreken dus tertiaire dooierkernen (zie p. 53, 63). Over het al dan niet aanwezig zijn van de primaire en secundaire dooierkernen kan ik niet oordeelen, daar ik niet meer dan een enkel stadium tot mijn beschikking had. Ook binnen de groep van de Pupiparen gedragen de soorten zich ten opzichte van het dooierkernen-probleem reeds geheel verschillend.

Op dit dooierkernen-probleem kom ik nog nader terug bij de bespreking van de entodermkwestie.

Voor ik overga tot het bespreken van de volgende stadia, wil ik nog even het eigenaardige feit opmerken, dat het blastoderm zich rondom de proliferatie naar binnen toe ombuigt, zoodat daar ter plaatse hieromheen een koker van blastoderm wordt gevormd. Dit feit is een aanwijzing te meer om de proliferatie als een zelfstandig weefsel te beschouwen, al is het natuurlijk in eerste instantie toch uit het blastoderm ontstaan. Deze blastoderminstulping ontstaat aan de caudale pool reeds vroeg, ongeveer ten tijde, dat de eerste kernen uit de prop naar den dooier toe gaan. Aan de cephale pool ontstaat de instulping pas veel later, als het onderste blad (zie p. 60) reeds gevormd is, zooals bij alles de achterste eipool de voorste in ontwikkeling vooruit is. De instulping verstrijkt later, zoowel achter als voor, geheel en het blastoderm sluit zich dan over de proliferatie, om later weer plaats te maken voor een nieuwe instulping ter zelfder plaatse, die het proctodaeum, respectievelijk het stomodaeum zal leveren. Een verklaring voor dit verschijnsel kan ik niet geven. (Zie fig. 10 en 13).

Vorming van het onderste blad. Ten tijde, dat de basale celgrenzen van het blastoderm ontstaan zijn en de eerste tertiaire dooierkernen zich los hebben gemaakt van de proliferatie, wordt de kernenrij in het blastoderm aan de ventrale zijde opnieuw onregelmatig. Dit begint in het midden en strekt zich dan uit tot aan de beide proliferaties. Over de geheele lengte van het ei prolifereeren nu uit een bepaalde smalle zône van het blastoderm, die slechts 4 à 5 cellen breed is, cellen naar binnen toe. Deze cellen dringen nu tusschen den dooier en het ventrale blastoderm in en verspreiden zich naar links en rechts van de proliferatiezône. Er ontstaat zoo een compact weefsel, dat

duidelijke celgrenzen vertoont, en dat zich wigvormig in het ventrale blastoderm dringt (zie fig. 11, 12 en vlg.).

Ik zal dit weefsel voorloopig in overeenstemming met anderen met den term van onderste blad betitelen.

De ontwikkeling van dit onderste blad gebeurt bij de Musciden anders en wel zoo ongeveer op de manier, waarop bij de Vertebraten het ruggemerg ontstaat (NOACK, ESCHERICH, e. a.). Het onderste blad

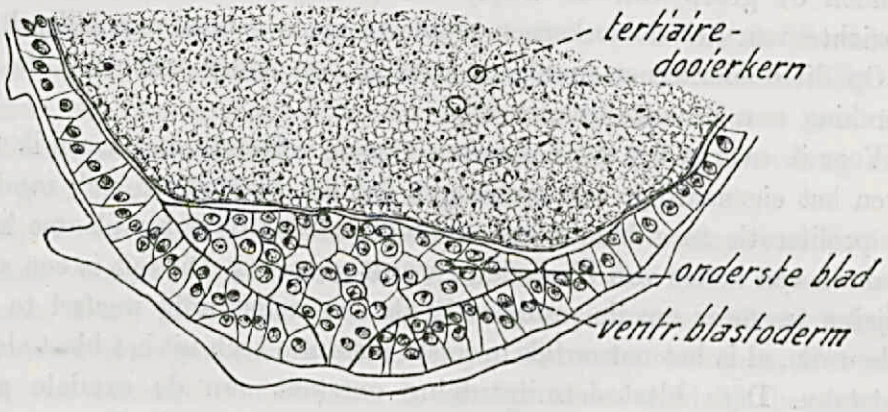

Fig. 12. *Melophagus ovinus.*

Vorming van het onderste blad.

De coupe is ongeveer in het midden van het ei genomen. De verdikking van het ventrale blastoderm is nog maar juist begonnen. × 97.

vormt dan een buis tusschen blastoderm en dooier. Toevallig kreeg ik van *Lipoptena* een pathologisch embryo in handen. De kernen waren klein, bleek en vrijwel zonder chromatine en het geheel was plasmodiaal. In dit pathologische embryo werd het onderste blad niet gevormd door proliferatie, maar door instulping, zooals bij de Musciden.

Het blastoderm gaat zich nu gelijktijdig met de vorming van het onderste blad differentiëeren. Links en rechts van de wig, die door het onderste blad gevormd wordt, is het blastoderm drie à vier cellen dik geworden. Lateraalwaarts wordt het langzaam dunner, tot het weer de dikte van één cel heeft. Op ongeveer de halve hoogte van het embryo gaat het dorsale blastoderm, dat veranderd is in een plat epitheel, langzaam over in het reeds bovengenoemde verdikte blastoderm. De kernen van het platte epitheel zijn in dat stadium nog niet afgeplat, maar worden het later wel. Het verdikte blastoderm is aan de polen dikker dan in het midden van het ei. Het onderste blad is in de caudale

eihelft beter ontwikkeld dan in de voorste helft. In latere ontwikkelingsstadia verdwijnen deze verschillen echter.

Bij de verdere ontwikkeling van het embryo wordt de overgang tusschen het afgeplatte dorsale epitheel en het verdikte ventrale blastoderm, dat met het onderste blad te zamen ook wel kiemschijf wordt genoemd, meer plotseling. Het onderste blad ligt nu in zijn geheel onder het verdikte blastoderm en is ongeveer even breed. Beiden reiken tot ongeveer de halve hoogte van het embryo. Het ventrale blastoderm, dat door de wig van het onderste blad gescheiden was in twee helften, is dus nu weer één geheel geworden. Dit vergroeien van de beide helften gebeurt het eerst in het midden van het ei en pas later ook in de richting van de eipolen. Dit komt overeen met het ontstaan van het onderste blad, dat ook in het midden het eerst begon.

De kiemschijf is in het midden het dunst, zoowel wat het blastoderm als het onderste blad betreft. Naar de randen worden blastoderm en onderste blad langzaam dikker. In oudere stadia verdwijnt dit verschil, naarmate de randen meer naar boven toe groeien (zie p. 59).

De kernen veranderen in dit stadium van gestalte. Zij worden van ovaal min of meer rond. Er ontstaat nu een duidelijke nucleolus en een fijn chromatine-netwerk. De proliferatiekernen zijn wat grooter dan de andere kernen.

Ontstaan der poolkappen. In den zelfden tijd, dat het boven beschrevene plaats heeft, groeit de ventrale kiemschijf om de voorste eipool heen. De voorste proliferatie wordt daardoor meegenomen en verplaatst zich dus in caudale richting over de dorsale zijde van het ei (zie fig. 13 en 14). Het gedeelte van de kiemschijf, dat nu topografisch aan de dorsale zijde van het ei ligt (morphologisch natuurlijk nog altijd ventraal), wordt de poolkap of in dit geval de kopkap genoemd. Bij vele insectengroepen, ook bij de Musciden, is er ook een caudale poolkap. Bij de Pupiparen wordt deze vrijwel niet gevormd. De caudale proliferatie wordt wel iets naar de dorsale zijde van het ei geschoven, maar dit is zoo weinig, dat het te verwaarloozen is.

Embryonale vliezen. Deze komen bij de Pupiparen evenmin als bij de Musciden voor. In de literatuur wordt het platte epitheel, dat den rugkant van het jonge embryo bedekt, ten onrechte serosa genoemd, omdat daaruit de serosa zou ontstaan, indien er hier

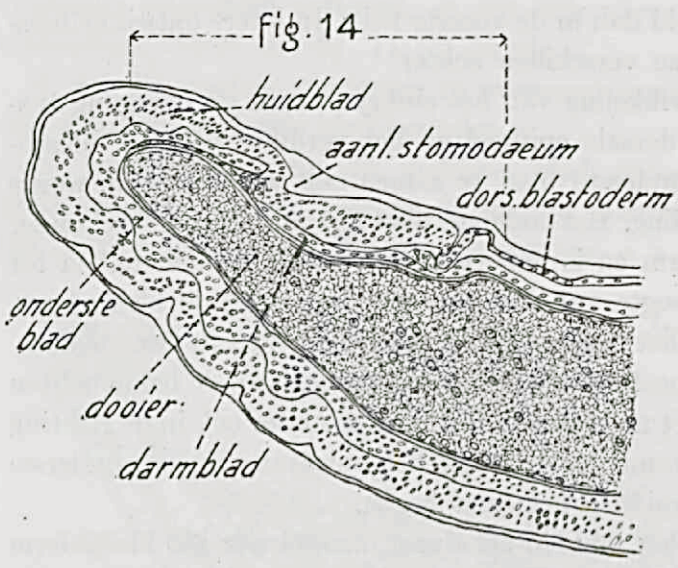

Fig. 13. *Melophagus ovinus.*
Overzicht van de voorste eihelft (lengtecoupe).
De poolkap is duidelijk ontwikkeld. Aan de ventrale zijde van het ei ligt de coupe niet geheel mediaan, zoodat daar de aanleg van een viertal stigmata voor den dag komt, die iets lateraal van de mediaanlijn liggen. Aan de dorsale zijde van het ei is de coupe wel mediaan. Het gedeelte om het stomodaeum is in fig. 14 vergroot weergegeven. × 43.

wel embryonale vliezen aanwezig waren. Het is misschien beter dit dorsaal blastoderm te blijven noemen. Dit dorsale blastoderm, dat zich dus over de dorsale en over de laterale zijden van het embryo tot aan de kiemschijf uitstrekt, bestaat dus uit het meer genoemde platte

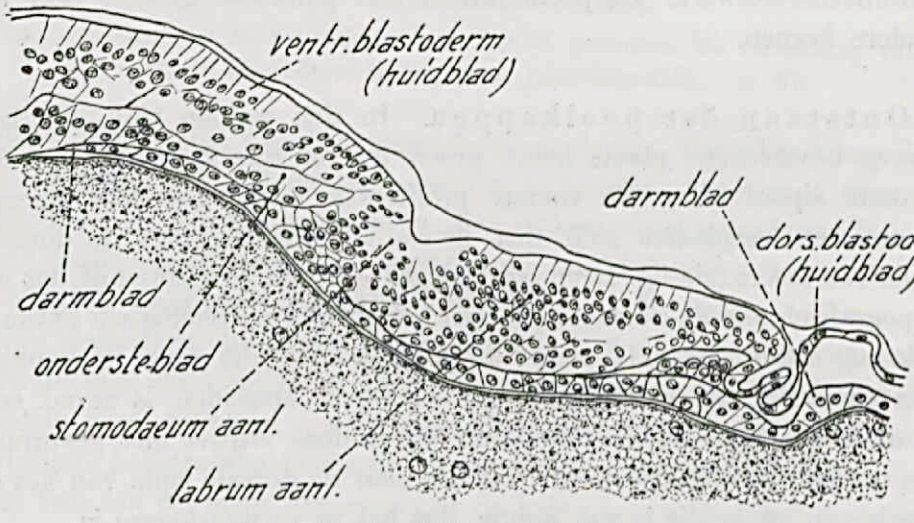

Fig. 14. *Melophagus ovinus.*
Omgeving van het stomodaeum.
Gedeelte van fig. 13. Onder den aanleg van het stomodaeum is de afscheiding van darmblad en huidblad niet zoo scherp als elders. Duidelijk is te zien, dat het darmblad zich in den mediaanlijn slechts over een zeer korten afstand onder het onderste blad uitstrekt. Caudaalwaarts bevindt zich tusschen darmblad en huidblad nog het onderste blad. × 97.

epitheel met sterk afgeplatte kernen. Bij den verderen groei van het embryo maakt het dorsale blastoderm plaats voor de kiemschijf, die zich steeds verder uitbreidt, om ten slotte den geheelen rugkant te bedekken. Het dorsale blastoderm wordt daarbij dus steeds kleiner in omvang. Vermoedelijk worden de cellen opgenomen in het verdikte deel van het huidblad. Van een te gronde gaan of afgesnoerd worden is althans niets te merken. Het vergroeien van de kiemschijfranden heeft in de dorsale mediaanlijn ongeveer overal gelijktijdig plaats.

Verdere ontwikkeling der poolproliferaties. Gelijktijdig dus met het ontstaan van het onderste blad lost dàt deel van de proliferatie, dat in den dooier ligt, op en levert de tertiaire dooierkernen. Het deel, dat buiten den dooier ligt, is nog altijd van de omringende weefsels te herkennen door de groote kernen, het meer eosinophiele karakter van het aanvankelijk plasmodiale plasma en door de neiging van het plasma zich af te ronden rondom de kernen, waardoor er intercellulaire holten ontstaan. Deze celmassa is niet door een scherpe grens van den dooier te scheiden (althans voorloopig), want er is geen scherpe grens tusschen het deel, dat zich oplost in dooierkernen, en het deel, dat blijft bestaan. Dit valt daarom op, omdat vanaf het stadium, dat het onderste blad zich begint te vormen, de dooier duidelijk van kiemschijf en dorsale blastoderm gescheiden is door een dooierhuidje, dat den dooier alzijdig omgeeft, behalve op de plaats van de proliferaties. Dit huidje, dat nu nog kernloos is, is niets anders dan de z.g. binnenste plasmalaag (fig. 8—11, 15—18). Het feit, dat de proliferatie niet van den dooier gescheiden is en het onderste blad wel, beschouw ik als een reden te meer om de proliferaties als iets principieel anders te beschouwen dan het onderste blad.

Het gedeelte van de proliferatie, dat niet in den dooier ligt, vermeerdert zich sterk door deeling. De nieuw ontstane cellen wijken zijwaarts uit en komen op de dooiermembraan te liggen onder de kiemschijf of onder het dorsale blastoderm. In dit stadium, dat dus chronologisch samenvalt met de ontwikkeling en den groei van het onderste blad en het ontstaan van de tertiaire dooierkernen, ontstaat nu ook aan de voorste pool het homologon van de blastoderminvaginatie, zooals die al veel eerder aan de caudale pool ontstond en daar nu reeds weer bijna verdwenen is.

Zoowel voor als achter komt de proliferatie nog aan de oppervlakte

van het ei, maar steekt er niet meer boven uit, zooals dat in de jongere stadia het geval was.

De cellen, die op de dooierhuid liggen, vermeerderen zich voortdurend. Zij laten van elkaar los en schuiven zich tusschen dooiermembraan en het dorsale blastoderm in, in respectievelijk voor- en achterwaartsche richting, en wel het sterkst in de dorsale mediaanlijn. Hoe verder wij ons van het gebied van oorsprong verwijderen, hoe verder de cellen van elkaar liggen. Deze cellen staan slechts losjes met elkaar in verbinding (fig. 16). Zij worden heel dikwijls bloedcellen genoemd, hoewel zeer ten onrechte. Ook SCHWANGART, die bij de proliferaties bij de *Lepidoptera*, loslatende cellen ziet, noemt ze bloedcellen (hoewel zij den darm zullen leveren). Dezelfde beelden als bij de Pupiparen zijn door STRINDBERG beschreven bij *Vespa* (1914). Ook hij beschrijft de losse verbinding van de cellen van de proliferatie, die een eenigszins amoeboïed karakter aannemen. Hij zegt: „Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dasz das Hervordringen der vorderen (hinteren) Wucherung durch sich amöboid bewegenden Zellen derselben bewirkt wird ; denn, wie schon oben hervorgehoben wurde, besteht eben die vordere Wucherung distal und zum grossen Teil von aufgelockerten Zellen, die mit plasmatischen Ausläufern miteinander in Verbindung stehen und einen algemeinen amöboïden Charakter besitzen".

Na eenigen tijd ontmoeten de cellen van de voorste en achterste proliferatie elkaar (fig. 16). Doordat er steeds nieuwe cellen bijkomen, wordt de eerst losse celmassa steeds dichter en er ontstaat een epitheel tusschen dorsaal blastoderm en dooiermembraan. Dat epitheel kan in deze ontwikkelingsphase in de nabijheid van den oorsprong zelfs 2 à 3 lagen dik zijn. Het celmateriaal wordt vnl. gevormd op de plaats van de proliferatie. Dit celmateriaal, dat den darm van het embryo zal leveren, zal ik voorloopig den naam van darmblad geven (zie fig. 16).

Dit darmblad, dat dus tot nog toe op twee punten aan de oppervlakte kwam, wordt nu zoowel voor als achter van de buitenwereld (zie p. 55.) afgesloten. Achter natuurlijk weer eerder dan voor. Ook de overgang naar den dooier gaat teloor, zoodat de dooiermembraan deze nu geheel omsluit.

ONTSTAAN VAN HET PROCTODAEUM. Voor ik verder ga met de beschrijving van het ontstaan van den darm, moet eerst het ontstaan van het proctodaeum nagegaan worden. Ter plaatse ongeveer (met absolute zekerheid is dit niet aan te geven, omdat het blastoderm

over de proliferatie zonder litteekens sluit) van de proliferatie ontstaat in het blastoderm, nu beter huidblad te noemen, een breede instulping of feitelijk twee naast elkaar.

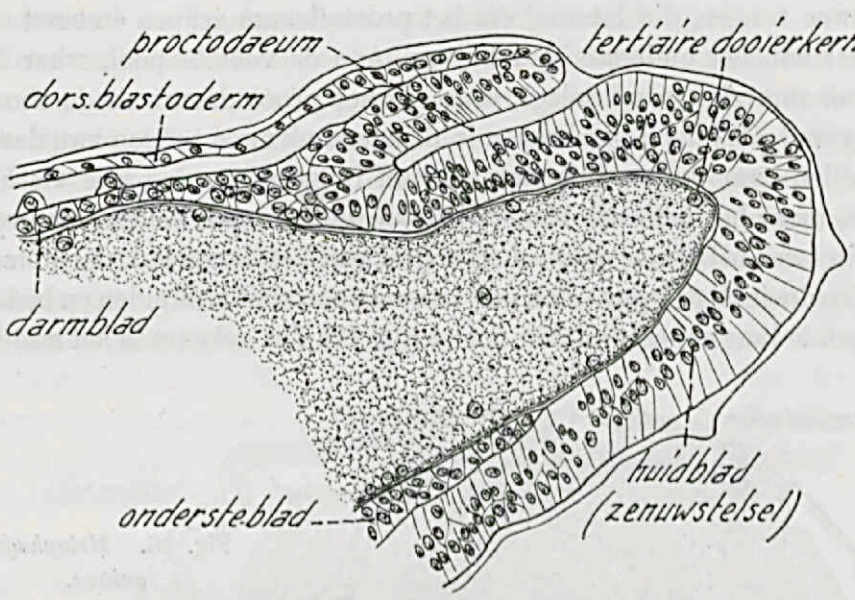

Fig. 15. *Melophagus ovinus.*
Caudale pool.

Zelfde embryo als in fig. 13 en fig. 14. Het darmblad dringt niet onder het proctodaeum door. De splitsing van het onderste blad door den aanleg van het zenuwstelsel is geheel caudaal reeds begonnen, zoodat daar in een mediane coupe geen onderste blad zichtbaar is. Meer naar voren toe is dit nog wel het geval. × 97.

De twee instulpingen, die al spoedig in de diepte zakken en dan door een enkele buis, even breed als die twee te zamen, met de buitenwereld in verbinding blijven, vormen niets anders dan den eersten aanleg van de buizen van MALPIGHI. Spoedig splitst ieder van deze beide buizen zich in tweeën, zoodat er vier buizen van MALPIGHI ontstaan. De gang, die de buitenwereld met de buizen van MALPIGHI verbindt, is de eerste aanleg van het proctodaeum. De vier buizen van MALPIGHI rangschikken zich dan in een krans om het uiteinde, zoodat het proctodaeum een eigen bodem krijgt. Het mondt terminodorsaal naar buiten en verloopt naar voren in eenigszins ventrale richting. De bodem rust direct op de dooiermembraan. Het darmblad wordt door het proctodaeum van het onderste blad gescheiden.

Ontstaan van den middendarm. De celophooping van het darmblad vlak voor het proctodaeum stuurt nu niet alleen meer

cellen in voorwaartsche, maar ook in achterwaartsche richting uit. Daarbij ligt het proctodaeum als een hindernis in den weg en links en rechts gaan nu de darmbladcellen eraan voorbij. Er ontstaan hieruit dus twee tongen, die lateraal om het proctodaeum grijpen en eerst ook lateraal van het onderste blad blijven. Aan de voorste pool, waar het stomodaeum zich pas aanlegt, wanneer het proctodaeum reeds zoover is gevormd, als boven beschreven is, dringen ook twee tongen van darmbladcellen naar voren. Het stomodaeum fungeert nu nog niet als hindernis, maar het onderste blad dwingt de aankomende cellen zich eveneens in twee helften te splitsen. Het deel van het darmblad, dat dorsaal van den dooier ligt, begint zich nu ventraalwaarts uit te breiden en bedekt zoodoende langzamerhand den dooier (fig. 17). Dit gebeurt in het midden

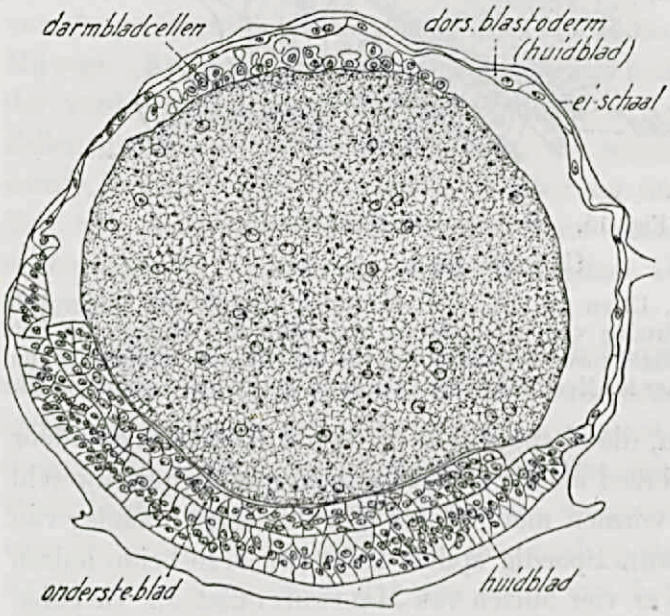

Fig. 16. *Melophagus ovinus.*
Dwarscoupe door het midden van het embryo.
In dit stadium ontmoeten de cellen van beide poolproliferaties elkaar in den dorsalen mediaanlijn. De coupe treft ongeveer de plaats van samenkomst. Het onderste blad is reeds sterk zijdelings uitgegroeid. × 55.

het minst snel (fig. 19). De beide tongen, zoowel voor als achter, groeien ook naar de ventrale zijde uit en versmelten met het darmbladmateriaal, dat van de dorsale zijde van het embryo afkomstig is. Dit celmateriaal dringt zich tusschen dooier en onderste blad in en daardoor wordt het laatste van den dooier afgedrongen (fig. 18). Dit gebeurt dus, zooals uit bovenstaande beschrijving blijkt, in het midden van de ventrale mediaanlijn het laatst. Eén plaats van den dooier blijft nog langer onbedekt door het middendarmepitheel. Dat is de meest caudale punt van den dooier, vlak achter het proctodaeum en dus tusschen de beide darmbladtongen

in. Deze darmbladtongen schijnen zich daar voornamelijk in ventrale richting uit te breiden, zoodat het dooierdeel, dat er achter ligt, niet bedekt wordt. Het wordt pas gesloten eenigen tijd, nadat stomodaeum, zenuwstelsel en tracheeënsysteem reeds gevormd zijn.

Het darmepitheel is in dit stadium te herkennen aan de helderheid van de cellen, die in een éénlagig epitheel gerangschikt zijn. Aan de laterale zijde zijn de cellen het grootst, aan de ventrale zijde het kleinst (fig. 18).

De tertiaire dooierkernen, die eerst onregelmatig verstrooid lagen, begeven zich nu voor een groot deel in de dooiermembraan, zoodat deze dus gaat gelijken op een plasmodialen dooierwand. De kernen rangschikken zich pas in de membraan, als het middendarmepitheel zich al tegen de membraan aan heeft gevormd. Dit gebeurt dus eerst dorsaal,

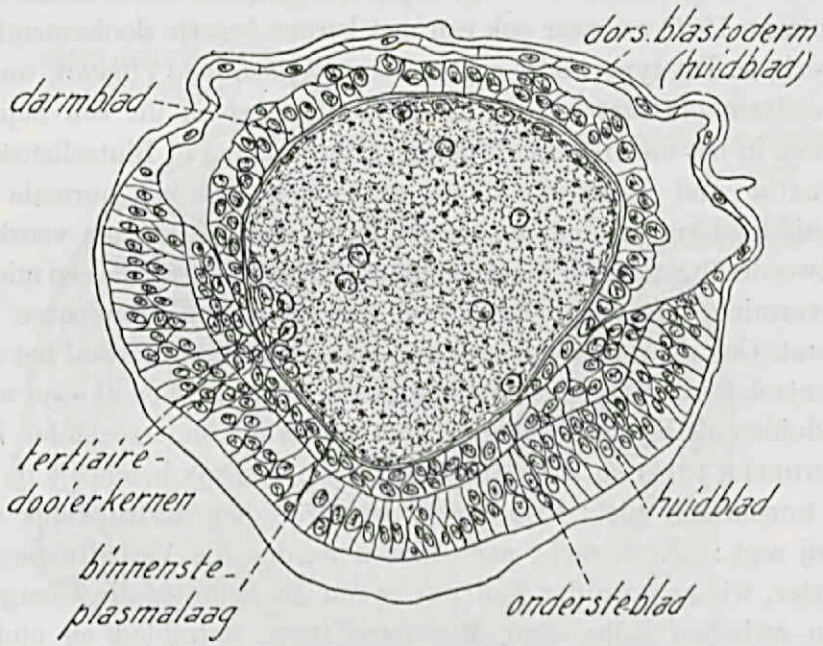

Fig. 17. *Lipoptena cervi.*

Dwarscoupe door het midden van het embryo.

Dit stadium is ouder dan dat van fig. 16. Het darmblad heeft hier nog niet de ventrale zijde van den dooier bereikt. Het is reeds epitheliaal. De tertiaire dooierkernen beginnen zich reeds aan de oppervlakte van den dooier te rangschikken. × 97.

dan ventraal. De rest van de dooierkernen ligt of verspreid in den dooier of in nesten bij elkaar.

Bovengenoemde wijze van ontstaan van den middendarm verschilt van die bij de Musciden (Noack, Escherich). Daar ontstaat de mid-

dendarm, zooals bij de meeste insecten, uit twee tongen, die vanuit de beide proliferaties aan den ventralen kant van den dooier naar elkaar toe groeien. Zij vergroeien eerst met elkaar en groeien dan om den dooier heen. De dooier is hier dus eerst ventraal, bij de Pupiparen eerst dorsaal, bedekt door middendarmepitheel. Wel komen de beide ventrolaterale tongen van proliferatiecellen bij de Pupiparen ook voor, maar ze blijven hier klein en hebben voor de vorming van den darm betrekkelijk weinig beteekenis. De met kernen bezette dooiermembraan ontbreekt bij de Musciden, is althans niet beschreven.

De Musciden vertoonen dus een methode van middendarmvorming, die bij de meeste andere insecten ook voorkomt. Een uitzondering hierop maakt *Dixippus*, waar de middendarm ontstaat uit cellen, die uit het onderste blad te voorschijn komen (HAMMERSCHMIDT 1910, LEUZINGER 1926) en waar ook een met kernen bezette dooiermembraan aanwezig is. Dit type wordt echter door *Phyllodromia* (*Blatta*), waar de middendarm ontstaat uit de beide proliferaties en uit een bepaalde celstreng in het onderste blad (de z.g. Chordastrang of Blutzellenstrang, NUSSBAUM und FULINSKI 1906), verbonden met het normale type van middendarmvorming, zooals dat bij de meeste insecten voorkomt. Een tweede uitzondering vormen sommige *Hymenoptera*, die een middendarmvorming vertoonen, die vrijwel met die van de Pupiparen overeenkomt. Ook daar vertoont zich dan de middendarm dorsaal het eerst. De ventrolaterale tongen zijn ook aanwezig, maar hebben al even weinig te beduiden als bij de Pupiparen. Het best is dit onderzocht bij *Vespa* (STRINDBERG 1914) en *Apis*, (NELSON 1915). NELSON beschrijft de ventrale tongen zelf niet; STRINDBERG beschrijft hen uitdrukkelijk doordat hij zegt: „Noch mehr nach hinten werden die Verhältnisse komplizierter, wie es vorn der Fall war, wenn die Schnitte die Übergangsstellen zwischen Ento- und Mesoderm (resp. darmblad en onderste blad) zu treffen beginnen. Dann verschwindet das Entoderm allmählich median, wird aber lateral noch beibehalten, indem wir dasselbe in einigen Schnitten lateral von dem zweischichtigen Mesoderm als zwei wohl entwickelte Zellanhäufungen beobachten können."

Aan de bovengenoemde *Hymenoptera* sluiten zich aan de *Neuroptera*, waarvan *Sialis* wel het beste onderzocht is (STRINDBERG 1916). De middenarm wordt hier gevormd door de ventrolaterale proliferatietongen, die hier echter eerst dorsaal over den dooier heen met elkaar vergroeien en daarna pas ventraal.

Sialis zou dus, wat de methode van middendarmvorming betreft, beschouwd kunnen worden als een overgang naar het meer normale type.

Typisch is ook het feit, dat al de bovengenoemde genera de dooiermembraan met de kernen erin bezitten.

Principieele waarde moet, geloof ik, niet gehecht worden aan deze verschillende wijzen van middendarmvorming. In de eerste plaats, omdat er overgangen zijn aan te wijzen tusschen de verschillende typen. *Dixippus* is door *Phyllodromia* met het normale type verbonden, de *Pupipara* en enkele *Hymenoptera* zijn via de *Neuroptera* erop terug te voeren. In de tweede plaats komen bij nauw verwante groepen de verschillende typen voor. In de groep der Dipteren zijn de Musciden verschillend van de Pupiparen. In de groep der *Hymenoptera* hebben *Vespa* en *Apis* de dorsale vormingswijze, terwijl *Chalicodoma* (Carrière und

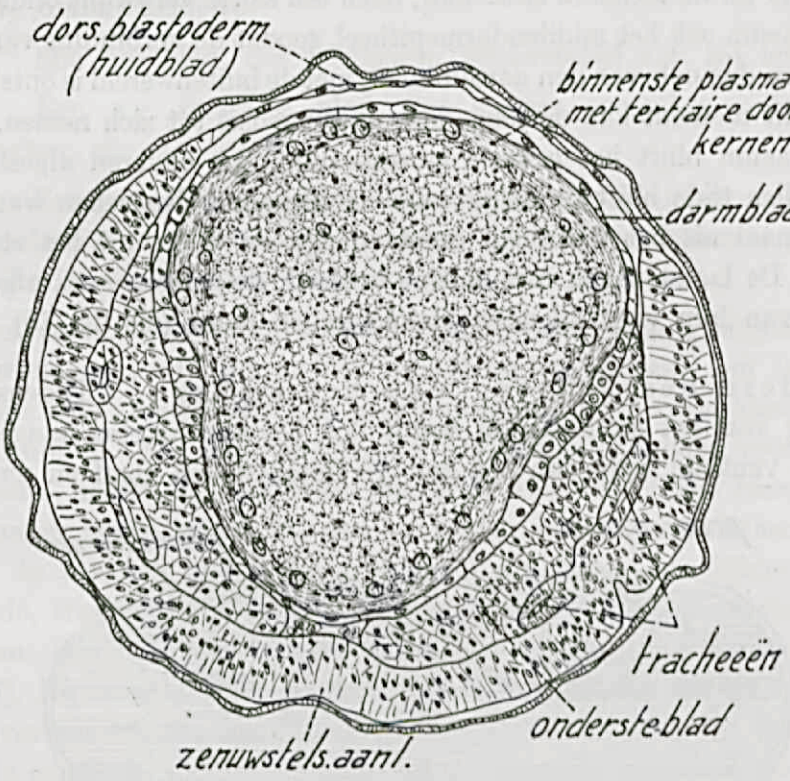

Fig. 18. *Stenopteryx hirundinis.*

Dwarscoupe door het midden van het embryo.

Dit stadium is weer ouder dan dat van fig. 17. De coupe verloopt eenigszins scheef, zoodat linker en rechter zijde niet geheel symmetrisch zijn. De darm is geheel gesloten. De tertiaire dooierkernen hebben zich in de binnenste plasmalaag gerangschikt. × 97.

BÜRGER 1897) het ventrale type vertoont. *Myrmica* heeft een vormingswijze van den middendarm, die op die van *Dixippus* lijkt. *Formica* heeft geen voorste proliferatie. Een vaste methode bestaat er dus blijkbaar niet binnen de groep van de *Hymenoptera*.

Aanleg van het stomodaeum. Ten tijde, dat het proctodaeum met de vier buizen van MALPIGHI reeds gevormd is, doch de darm den dooier nog slechts halverwege omgroeid heeft, hebben er overal in het huidblad veranderingen plaats. Ongeveer daar, waar de vroegere instulping om de proliferatie zich bevond, ontstaat een nieuwe (zie fig. 14). Deze nieuwe instulping krijgt weldra den vorm van een korte buis (veel korter dan het proctodaeum) en bereikt het darmblad. Dit is het stomodaeum (fig. 14). Spoedig breekt hiervan de bodem door. Eenigen tijd blijft nu de toestand stationair, doch ten slotte verdwijnt onder het stomodaeum ook het middendarmepitheel, zoodat de verbinding van den dooier, en dus ook van den darminhoud, met de buitenwereld is ontstaan. Vanaf dit moment kan de jonge larve het voedsel tot zich nemen. Het proctodaeum blijft het geheele larvestadium van onderen afgesloten.

Te allen tijde blijft duidelijk waar te nemen, welke cellen van het darmkanaal uit het darmblad ontstaan zijn en welke uit het stomodaeum. De laatsten zijn met chitine bekleed, de eersten niet, afgezien verder van hun verschillenden histologischen bouw (zie fig. 19).

Verdere beschrijving van het embryo. Tijdens de vorming van het stomodaeum wordt ook het zenuwstelsel aangelegd. Aan de ventrale zijde van het embryo ontstaat een gleuf en daaruit

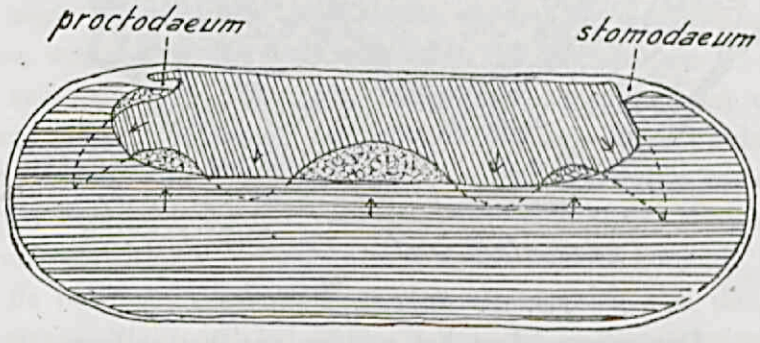

Fig. 19. Schema van de darmvorming.
Het horizontaal gestreepte geeft het onderste blad aan, het gestippelde den dooier en het schuin gestreepte het darmblad. Het huidblad is weggelaten. De pijltjes geven de groeirichtingen aan.

ontwikkelt zich het zenuwstelsel, dat al heel vroeg, nog voor het afgescheiden is van het huidblad, sporen van segmentatie vertoont. Praeoraal liggen duidelijk een tweetal placoden, herkenbaar aan de groote kernen en het heldere plasma, die later de ganglia optica en een deel der hersenen zullen leveren. Tusschen de twee placoden ligt de labrumaanleg, te herkennen aan kleine dicht op elkaar liggende cellen.

Het zenuwstelsel scheidt het onderste blad spoedig in twee gelijke helften. Deze scheiding begint achter en strekt zich langzamerhand naar voren toe uit. (Zie fig. 18 en fig. 15).

In dezen tijd ontstaat ook de aanleg van het tracheeënsysteem.

Bijzonderheden over bovengenoemde feiten zal ik niet geven.

Algemeene beschouwingen. Bij de Pupiparen hebben we dus te onderscheiden:

1e. Een huidblad, dat tracheeën, zenuwstelsel e.d. zal leveren.

2e. Een z.g. onderste blad, dat spieren, gonaden, adipocyten, oenocyten, enz. zal leveren.

3e. Een darmblad, dat het middendarmepitheel vormt en de tertiaire elementen in den dooier, en dat op twee verschillende plaatsen aangelegd wordt in den vorm van poolproliferaties.

Men vindt in de literatuur een uitgesproken neiging, afgezien van Heymons en leerlingen en een aantal oudere auteurs, om bovengenoemde drie „kiembladen" te homologiseeren met de drie kiembladen, zooals die bij alle andere diergroepen voorkomen of zouden voorkomen, n.l. ecto-, meso-, en entoderm. Om met eenig recht deze benamingen te kunnen geven, moest uit den aard der zaak de gastrulatheorie ook voor de insecten opgeld doen. Hoewel dit enkele moeilijkheden opleverde, trachtte men zich er door eenige ingenieuze theorieën uit te redden. Het bekendst hiervan is wel de meening van Kowalewsky (1887). Hij vergelijkt het ontstaan van de kiembladen der insecten met de overeenkomende ontwikkelingsphasen van *Sagitta*. Hij komt dan tot de conclusie, dat de oermond bij de insecten in de lengte gerekt en daarna het entoderm in het midden verdwenen is, zoodat alleen aan de beide uiteinden nog entoderm (de beide proliferaties) en in het midden alleen nog maar mesoderm aanwezig is. Deze meening werd min of meer gemodifieerd door velen aangenomen. O. a. gaan Korschelt en Heider in hun handboek er mede accoord. Ik zal hier niet ingaan op

de literatuur, die over dit onderwerp verscheen. Die is uitvoerig besproken door LEUZINGER (1926), NELSON (1916) en ook in het bekende handboek van KORSCHELT en HEIDER. Slechts enkele punten wil ik even naar voren halen.

Een groot bezwaar, om den insecten de gastrula toe te kennen, zooals KOWALEWSKY zich die voorstelt, is het feit, dat er geen oermond aanwezig is. De oermond kan niet het lang gerekte ding zijn, wat KOWALEWSKY er voor aanziet. Want, en dat gaat voor bijna alle insecten, uitgezonderd *Dixippus* en enkele anderen, op, aan de beide uiteinden van dezen oermond worden de beide proliferaties gevormd, die den middendarm (entoderm) zullen leveren. Daar ter plaatse ontstaan proctodaeum en stomodaeum. Uit den echten oermond ontstaat alleen òf mond òf anus.

HEYMONS bestreed de bovenstaande wijze van gastrulatie en nam aan, dat deze met de blastodermvorming afgeloopen was. De achtergebleven klievingscellen (primaire dooierkernen) vormen bij hem het entoderm. Het middendarmepitheel wordt gevormd door woekering van stomo- en proctodaeum. Een noodzakelijk gevolg hiervan is dan ook, dat hij de secundaire dooierkernen als iets anders beschouwt dan de primaire. Hij geeft ze dan ook consequent een anderen naam en noemt ze paracyten.

HIRSCHLER (1912) probeert als het ware den afstand tusschen beide theorieën te overbruggen.

Hij rekent de proliferaties mede tot het onderste blad, dat hij primair entoderm noemt. Dit scheidt zich later in mesoderm en secundair entoderm, waarbij de secundaire dooierkernen. Hetgeen ik dus resp. onderste blad en darmblad heb genoemd. Niet bij alle insectengroepen zijn de proliferaties histologisch te scheiden van het onderste blad, zooals bij de Pupiparen. Men vindt de uitdrukking primair entoderm dikwijls in de literatuur en vooral bij de aanhangers der gastrulatheorie. Dit primair entoderm is ontstaan uit, wat hij noemt, de tweede phase van de gastrulatie (overeenkomende dus met de geheele gastrulatie van KOWALEWSKY). De eerste phase levert de primaire dooierkernen en het blastoderm. (Dat is dus de gastrulatie van HEYMONS). Zoowel primaire als secundaire dooierkernen beschouwt hij dus als entodermale elementen, in tegenstelling met HEYMONS, die alleen de primaire voor entodermaal houdt. Een blastulastadium ontbreekt bij hem, zoowel als bij HEYMONS.

HEYMONS beschouwt de dooierkernen als de resten van den oorspronkelijken darm. Het schijnt, dat inderdaad bij *Lepisma* en de *Odonata* er eerst een darm wordt gevormd uit dooiercellen, die naderhand misschien vervangen worden door ectodermale cellen. Nadere onderzoekingen zullen echter dienen uit te maken of bovenstaande zienswijze juist is.

HEYMONS en volgelingen en ook HIRSCHLER beschouwen de dooierkernen als entoderm. Diegenen die, althans in principe, de opvatting van KOWALEWSKY huldigen, houden geen rekening met het bestaan van de dooierkernen en wenschen ze buiten de principieele kwestie, of de insecten al dan niet de drie kiembladen bezitten, te houden (KORSCHELT en HEIDER 1910).

Deze opvatting is in zooverre juist, daar de kernen in den dooier een geheel verschillenden oorsprong kunnen hebben bij de verschillende groepen, zoodat, wanneer er van dooierkernen gesproken wordt, er ook bij aangegeven moet worden, hoe zij zijn ontstaan. Zoo ontstaan b.v. de dooiermembraankernen bij *Dixippus* uit het blastoderm, bij de *Pupipara* uit de proliferaties. Deze kernen zijn dus bij *Dixippus* en de *Pupipara* niet met elkaar homoloog.

De opvatting van NELSON om de dooiermembraan met de kernen als een primitieven darm te beschouwen, kan ik althans voor de Pupiparen niet deelen. Want de tertiaire dooierkernen ontstaan uit het darmblad en hebben dus denzelfden oorsprong als het latere middendarmepitheel.

NOACK (1901), hoewel aanhanger van KOWALEWSKY, probeert ze bij de Musciden toch als entoderm te beschouwen. De dooierkernen komen n.l. uit diè plaats van het blastoderm, waar later de entodermproliferaties zullen ontstaan. Tijdelijk ontstaat daar dan een z.g. „Blastodermlücke". KORSCHELT en HEIDER bestrijden deze meening ten stelligste, omdat een „Blastodermlücke" aan verschillende oorzaken het ontstaan te danken kan hebben en er dus geen reden is, om die beide plaatsen bij de Musciden als homoloog te beschouwen met de latere beide uiteinden van den oermond. Welke morphologische beteekenis NOACK dan hecht aan die dooierkernen, die overal willekeurig uit het blastoderm ontstaan, zegt hij niet. Een scherpe scheiding tusschen beide soorten maakt hij dan ook niet.

Eenig recht om de insecten een ecto-, meso- en entoderm toe te kennen in verband met de gastrulatheorie hebben mijns inziens de

verschillende auteurs niet. De bezwaren tegen de theorie van KOWALEWSKY e. a. heb ik reeds boven uiteengezet. HEYMONS neemt het stadium, waar het blastoderm en de dooierkernen gevormd zijn, als tweebladige kiem aan, in verband met de resultaten, die hij verkreeg bij het onderzoek van de verdere stadia (n.l. dat het middendarmepitheel uit het stomo- en proctodaeum zou ontstaan, uitgezonderd bij *Lepisma* en de *Odonata*, TSCHUPROFF 1903), resultaten, die echter voor een goed deel achterhaald zijn en ten deele (*Lepisma* en de *Odonata*) wellicht op een foutieve interpretatie berusten. De celnesten, die liggen om de dooiercellen, die den middendarm vormen, zijn van onbekenden oorsprong. Nadere onderzoekingen hebben nog niet plaats gehad.

HIRSCHLER neemt evenals HEYMONS het blastodermstadium met dooierkernen als twee-bladige kiem (gastrula) aan, waarbij hij dan de dooierkernen „Dotterentoderm" noemt. Nadat dit entoderm ontstaan is, laat hij nog eens een tweede entoderm ontstaan, dat hij dan primair entoderm noemt. Een opvatting, die theoretisch onjuist is. Eerst zou n.l. een entoderm „Dotterentoderm" ontstaan, daarna nog eens een entoderm, dat te vergelijken zou zijn met het z.g. primair entoderm (enteroderm) van de archigastrula. Vat men de eerste phase als zuivere gastrulatie op, dan is er tegen aan te voeren, dat ze tamelijk willekeurig is. Beschouwt men de tweede phase als zuivere gastrulatie, dan komt het bovenvermelde bezwaar van den oermond weer naar voren. Het aannemen van een twee-phasige gastrulatie zou mijns inziens alleen kunnen, wanneer de eerste phase op de tweede volgde. Het primair entoderm, enteroderm, kan zich eventueel nog wel splitsen in mesoderm, secundair entoderm en dooierkernen, die niet deel nemen aan den bouw van het embryo. Maar de dooierkernen „Dotterentoderm" kunnen zich niet afsplitsen van iets, dat niet bestaat. Immers de term primair entoderm duidt aan dat deel van de gastrula, dat niet het ectoderm is, maar hetgeen daar binnen gelegen is en dat zich nog verder differentiëeren moet. Zijn primair entoderm is dus geen primair entoderm volgens de definitie. Hij kan dan ook niet spreken van een tweede phase van de gastrulatie. Er is dus ook geen gastrulatie volgens de zuivere beteekenis. Bij de gastrulatie ontstaat de tweebladige kiem en bij haar tweede phase is die reeds aanwezig.

Toch geloof ik, dat wij, ondanks het ontbreken van de insectengastrula, mogen spreken van ento-, meso- en ectoderm. Werkelijk zijn er meer of minder duidelijk een drietal kiembladen te onder-

scheiden, die in de ontwikkeling zullen leveren, wat in het algemeen genomen geleverd wordt door ento-, meso- en ectoderm.

Wanneer wij de oude homologiedefinitie van GEGENBAUER volgen, die als homologie aangeeft: „das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhältnis darbieten (GEGENBAUER Vergl. Anat. 1898)", dan mogen wij, indien wij het bestaan van de gastrula bij de insecten ontkennen, ook niet spreken van ento-, meso- en ectoderm. Er moeten meer neutrale termen gezocht worden, zooals die boven dan ook gebruikt zijn. Ik meen echter het beste te doen, door de homologiedefinitie van JACOBSHAGEN (1925) (p. 81) aan te nemen, die zegt: „Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundformteilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funkstionsunterschiede, homolog." Door deze definitie te gebruiken is men niet gedwongen naar het bestaan van een gastrula te zoeken en het gevaar te loopen, dat de gevonden feiten „verklaard" worden volgens een theorie, inplaats dat de theorie gevormd wordt naar de gevonden feiten.

Resultaten. 1e. Het Pupiparenei bestaat uit een netwerk van protoplasma met dooierkorreltjes in de vacuolen. Het geheel is omgeven door de buitenste plasmalaag („äuszeres Keimhautblastem"). Aan de caudale pool bevinden zich de BLOCHMANN'sche lichaampjes.

2e. De klieving verloopt onregelmatig. De kernen bereiken niet gelijktijdig de eioppervlakte, zooals dit bij de Musciden het geval is.

3e. Uit de klievingskernen ontstaat een alzijdig het ei omgevend cylindrisch epitheel, het blastoderm, waaronder zich de binnenste plasmalaag („inneres Keimhautblastem") bevindt, evenals bij de Musciden.

4e. Voordat het cylindrisch epitheel als zoodanig ontwikkeld is, ontstaan aan de caudale en cephale pool uit het nu nog plasmodiale blastoderm twee proliferaties, die in den dooier dringen.

5e. Aan de caudale pool liggen op de proliferatie een aantal z.g. poolcellen, die door hun grootte te herkennen zijn van andere kernen. Spoedig verdwijnt dit verschil.

6e. De proliferaties, die eerst aan de oppervlakte liggen, worden later door het blastoderm overgroeid en zoodoende onder het blastoderm in het inwendige van het ei gedrongen.

7e. Het deel van de proliferatie, dat niet in den dooier ligt, vermeerdert zich door deeling en breidt zich over den dorsalen kant van den dooier uit. Het wordt van nu af aan in den tekst darmblad genoemd.

8e. Er ontstaan in ventrolaterale richting vanaf de plaats van de proliferatie twee kleine darmbladtongen.

9e. De celgroepen onder 6e en 7e genoemd vormen te zamen den middendarm, die om den dooier heengroeit. De dorsale kant van den dooier wordt dus het eerst gevormd. Dit is in overeenstemming met enkele *Hymenoptera* en *Neuroptera* en in tegenstelling met de nauwverwante Musciden en alle andere insectengroepen.

10e. Na het ontstaan van de terminale proliferaties prolifereert in de ventrale mediaanlijn een celmassa naar binnen, die in den tekst het onderste blad is genoemd.

11e. Tegelijkertijd verdikt het ventrale blastoderm zich over een breedte, overeenkomende met die van het onderste blad.

Het blastoderm wordt van nu af aan huidblad genoemd. Het huidblad en onderste blad vormen samen de kiemschijf.

12e. De kiemschijf vergroot zich in dorsale richting. Het dorsale blastoderm, in de literatuur serosa genoemd, verdwijnt, naarmate de kiemschijf hooger komt.

13e. Aan de cephale pool ontstaat een poolkap; aan de caudale eveneens, doch deze blijft daar zeer klein en bereikt nauwelijks de dorsale zijde van het ei. De Musciden hebben aan beide uiteinden een poolkap.

14e. Op de plaats van de proliferaties ontstaat resp. stomo- en proctodaeum.

15e. De caudale eipool is de cephale in ontwikkeling vooruit.

16e. Er ontstaan primaire dooierkernen door het achterblijven van klievingskernen.

17e. Secundaire dooierkernen ontstaan door het naar den dooier toe gaan van blastodermkernen, zoolang het blastoderm zich nog niet tot epitheel gevormd heeft.

18e. De tertiaire dooierkernen ontstaan uit de proliferaties, dus uit het darmblad.

19e. De verschillende dooierkernen zijn niet gelijkwaardig. De primaire en secundaire zijn samen tegenover de tertiaire te stellen. Primaire en secundaire gaan spoedig te gronde. Zij zijn klein en hebben samengebalde chromatine. De tertiaire zijn groot, hebben een netwerk van chromatine en liggen ten deele in de binnenste plasmalaag „inneres Keimhautblastem", die den dooier omgeeft. Zij gaan pas te gronde tegelijk met het resorbeeren van den dooier.

Bij de Musciden zijn tertiaire dooierkernen niet beschreven. Er rangschikken zich althans geen dooierkernen in de binnenste plasmalaag.

20e. Er is geen gastrulatie bij de insecten.

21e. Darmblad, onderste blad en huidblad zijn eventueel homoloog te stellen resp. met ento-, meso- en ectoderm, volgens de homologiedefinitie van JACOBSHAGEN.

Naschrift. Gedurende het corrigeeren der proeven ontving ik een artikel van HASE (1927), waarin hij op de rol van het labellum bij het doorboren der huid door *H. equina* wijst. Men vergelijke hiermee, wat ik boven p. 3 over *Ascodipteron* schreef. Zie ook JOBLING, Parasitology 18, 1926.

LITERATUURLIJST.

ADENSAMER TH. Ueber *Ascodipteron phyllorinae*, eine eigenthümliche Pupiparenform. Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien. 105. 1896.

ARNHART L. Im Entwicklungsgeschichte der *Braula coeca* NITZSCH. Zool. Anz. 56. 1923.

BERLESE A. Gli Insetti. I., II. Milano 1925.

BLOCHMANN F. Eireifung bei den Insecten. Biol. Centralbl. 6. 1887.

BLOCHMANN F. Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Biol. Centralbl. 7. 1887.

BÖRNER C. *Braula* und *Thaumatoxena*. Zool. Anz. 32. 1908.

BÜTSCHLI O. Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Musca*. Morph. Jahrb. 14. 1870.

BRUËL L. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen van *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie 10.

CARRIÈRE und BÜRGER O. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FAHR) im Ei. Abhandl. K. Leopold—Carolin. D. Akad. Naturf. 69, 1897.

CLAUS-GROBBEN. Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1917.

CHOLODKOVSKY N. A. Ueber die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. Zool. Anz. II. 1888.

CHOLODKOVSKY N. A. Ueber einige Formen des Blastopors bei mesoblastischen Eiern. Zool. Anz. 14. 1891.

CHOLODKOWSKY N. A. Zur Embryologie der Insecten. Zool. Anz. 14. 1891.

CHOLODKOWSKY N. A. Uber den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen. Zool. Anz. 33. 1908.

DUFOUR L. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Insectes Diptères de la famille des Pupipares. Ann. Sc. Nat. Zool. 3e serie 4. 1845.

ESCHERISCH K. Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden Abhandl. K. Leopold-Carolin. D. Akad. Naturf. 77. 1900.

ESCHERISCH K. Ueber die Keimblätterbildung bei Musciden. Verhandl. D. Zool. Gesell. 1900.

ESCHERISCH K. Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. Z.W.Z. 71. 1902.

FALCOZ L. Pupipares, Biospeologica 49. Arch. de Zoöl. Exp. Gen. 61. 1922.

GARBOWSKI T. Morphogenetische Studien. Jena 1903.

GOETTE A. Die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Leipzig 1921.

GRÄBER V. Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Math. Naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien. 56. 1889.

Gräber V. Zur Embryologie der Insecten. Zoöl. Anz. 14. 1891.

Gräber V. Ueber die embryonalen Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insecten. Biol. Centralbl. II. 1891.

Grünberg K. Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1907.

Hammerschmidt J. Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Z. W. Z. 95. 1910.

Hase A. Betrachtungen über das Verhalten, den Herzschlag sowie den Steck- und Saugakt der Pferdelausfliege *Hippobosca equina* Z. Morph. und Oekol. der Tiere 8, 1927.

Henking H. Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung. Z. W. Z. 46. 1888.

Henking H. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten 3. Specielles und Allgemeines. Z. W. Z. 54. 1892.

Henneguy L. F. Les Insectes. Morphologie, réproduction, embryogenie. Paris 1904.

Hewitt. The structure, development and bionomics of the Housefly, *Musca vomitora* L. The Quart. Journ. of micr. Science 1907.

Heymons R. Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Insecten. Sitz. ber. Akad. Wiss. Berlin I. 1894.

Heymons R. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Z. W. Z. 62. 1897.

Hirschler J. Embryologische Untersuchungen an Aphiden nebst theoretische Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente (Dotterzellen, Vitellophagen, Dotterepithel, Merocyten, Parablast). Z. W. Z. 100. 1912.

Hoare C. A. An experimental study of the sheeptrypanosome (*Tr. melophagium* Flu 1908), and its transmission bij the sheep-ked. *Melophagus ovinus* L. Parasitology. Vol. 15. 1923.

Jacobshagen E. Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. Leipzig 1925.

Keilin D. Sur la viviparité chez les Diptères et sur les larves des Diptères vivipares. Arch. Zoöl. Exp. et Gén. 1916.

Korschelt E. und Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1902—1909.

Kowalewsky A. Zur embryonale Entwicklung der Musciden. Biol. Centalbl. 6. 1886.

Kremer J. Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. I. *Insecta*. Zeitschr. f. mikr-anat. Forschung. 4. 1925.

Kulagin N. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler. Zool. Anz. 15. 1892.

Kulagin N. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte van *Platygaster*. Z. W. Z. 63. 1897.

Leuzinger H., Wiesmann R. und Lehmann F. E. Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Stabheuschrecke. *Carausius morosus* Br. Jena. 1926.

Leuckart R. Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Abhandl. Naturf. Gesell. Halle 4. 1858.

Massonnat E. Contribution à l'étude des Pupipares. Diss. Lyon. 1907.

Massonnat E. et Vinet C. Ethologie et pupation chez les Diptères pupipares et les Oestrides. C. R. hebdom. Soc. de Biol. 75. 1913.

Mercier L. Les corps bactériodes de la blatte (*Periplaneta orientalis*): *Bacillus Cuenoti* (n. sp. L. Mercier). C. R. Soc. Biol. Paris 61. 1906.

Monticelli F. S. Di un altra specie del genere *Ascodipteron*, parasita del *Rhinolophus clivosus*. Rup. Richerche fatto nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Universita di Roma. Vol. 6. 1897—1898.

Müggenburg. Der Rüssel der Diptera pupipara. Arch. f. Naturg. Bnd. 58. 1892.

Muir F. Two new species of *Ascodipteron*. Bull. Mus. Compar. Zoölogy Harvard Coll. Vol. 54. 1913.

Nelson J. A. Embryology of the honey bee. London 1915.

Noack W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden Z. W. Z. 70. 1901.

Nusbaum J. und Fulinsky B. Über die Bildung der Mitteldarmanlagen bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. Zool. Anz. 30. 1906.

Nusbaum J. und Fulinsky B. Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüssenblattes bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Z. W. Z. 93. 1909.

Pratt H. S. Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. Arch. f. Naturg. 59. 1893.

Pratt H. S. The anatomy of the female genital tract of the *Pupipara* as observed in *Melophagus ovinus*. Z. W. Z. 66. 1899.

Pratt H. S. The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus*. Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist. 29. 1900.

Schuurmans Stekhoven J. H. Hippobosciden van Paard en Rund. De bloedzuigende Arthropoda van Nederlandsch-Indië. 1, 2, 5, Ned. Indische Bladen voor Diergeneesk. 1922—1923.

Schuurmans Stekhoven J. H. Studies on *Hippobosca maculata* Leach and *H. equina* L. in the Dutch East Indian Archipelago. Parasitology XVIII. 1926.

Schwangart F. Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Z. W. Z. 76. 1904.

Skaife S. H. On *Braula coeca* Nitzsch, a dipterous parasite of the honeybee. Trans. of the R. Soc. of S. Africa 10. 1922.

Speiser P. Uber die Strebliden, Fledermausparasiten aus der Gruppe der pupiparen Dipteren. Arch. f. Naturg. 66. 1900.

Speiser P. Ueber die Nycteribiiden, Fledermausparasiten aus der Gruppe der pupiparen Dipteren. Arch. f. Naturg. 67. 1901.

Stange P. Ueber die Rückbildung der Flügel- und Halterenscheiben bei *Melophagus ovinus*. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie 24. 1907.

Strindberg H. Embryologische Studien an Insecten. Z. W. Z. 106. 1913.

Strindberg H. Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei *Myrmica rubra* unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Entodermfrage. Zool. Anz. 41. 1913.

Strindberg H. Zur Kenntnis der Hymenopterenentwicklung, *Vespa vulgaris*, nebst einige Bemerkungen über die Entwicklung von *Trachusa serratula*. Z. W. Z. 112. 1914.

Strindberg H. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Orthopteren. Zoöl. Anz. 45. 1915.

Strindberg H. Zur Eifurchung der Hymenopteren nebst einigen damit zusammenhängenden Fragen. Zool. Anz. 45. 1915.

Strindberg H. Uber die Bildung und Verwendung der Keimblätter von *Bombyx Mori*. Zool. Anz. 45. 1915.

Strindberg H. Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte von *Sialis lutaria* L. Zool. Anz. 46. 1916.

Swingle L. D. The Life-history of the sheep tick *Melophagus ovinus*. Univ. Wyoming Agric. Expt. St. Laramie Bull. 99.

Tschuproff H. von. Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. 27. 1903.

Verhein A. Die Eibildung der Musciden. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie 42.

Voettzkow A. Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. Inst. Wurzburg. 9. 1889.

Weismann A. Die Entwicklung der Dipteren im Ei nach Beobachtungen an *Chironomus* sp., *Musca vomitoria* und *Pulex canis*. Z. W. Z. 13. 1863.

Wülker. Zur Biologie der Lausfliegen der Vögel und ihrer Rolle als Protozoënüberträger. Senckenbergiana 7, H. 6 Frankft. a.M. 1925.

STELLINGEN.

I.

De neuromerie der Vertebraten is een gevolg van de myomerie.

II.

Voor de verwantschap tusschen Nematoden en Arthropoden is geen enkel steekhoudend argument aan te voeren.

III.

De genitaalcellen der Vertebraten ontstaan uit het mesoderm.

IV.

Om het dier als organisme te begrijpen is, naast de studie van zijn anatomie en physiologie, die der biologie onontbeerlijk.

V.

De meening van BAYLISS en STARLING, dat het HCL van de chymus prosecretine zou omzetten in secretine, is onjuist. Secretine is reeds als zoodanig in den darmwand aanwezig.

VI.

Bij de theorie van WILLIS is niet voldoende rekening gehouden met oecologische factoren.

VII.

De argumenten, die NOACK aanvoert ter bestrijding van BAUR's opvattingen over het ontstaan van witrandige *Pelargonium zonale*-rassen, steunen op onvoldoende experimenteele gegevens.

VIII.

Voor het ontstaan van atollen geeft DARWIN's theorie de meest waarschijnlijke verklaring.

IX.

In een dicht bevolkt land als het onze is het aantal natuurmonumenten te klein.