

## BIOLOGY

### DE VERWANTSCHAP DER CYCLOSTOMEN

DOOR

J. F. VAN BEMMELEN

(Communicated at the meeting of January 28, 1950)

In het hoofdstuk Phylogenie der Tiere in het Handbuch der Vererbungswissenschaft van E. Baur und M. Hartmann, III Bd. 1931 verklaart NAEF, dat de Cyclostomen zich voordoen als de laagste echte Gewervelde Dieren, en ons dus een beeld opleveren van den oorspronkelijken typischen bouw der Vertebrata. Als kenmerken daarvan somt hij op:

1. Een nog zeer wormvormige habitus,
2. gelijkmatige ontwikkeling der lichaamssegmenten in de drie streken des lichaams,
3. een kaaklooze mond,
4. zeer naar elkaar toegeschoven neusgroeven,
5. oogen, die eerst in den loop van het larvenleven hun volle ontwikkeling bereiken,
6. aanleg van een hooger aantal kieuwspleten, afwisselend van 8 tot 14 paar,
7. aanleg van een ononderbroken vinplooï in de dorsale middellijn,
8. een in het tweede kopsegment gelegen mond, die zich aansluit bij de reeks der kieuwspleten,
9. aanwezigheid in het eerste kopsegment van een ongepaarde voorste divertikel van den monddarm, die naar buiten doorbreekt, waardoor de spits van den oerdarm in verbinding treedt met de ectodermale instulping van den aanleg der hypophyse,
10. volstrekte afwezigheid van gepaarde ledematen.

In tegenstelling met deze beweringen van NAEF meen ik den bouw der Cyclostomen te mogen toeschrijven aan verregaande afwijkingen van het oorspronkelijke type der Gewervelde Dieren, onder den invloed van gewijzigde levensomstandigheden. Weliswaar maken zij, wat hun lichaamsbouw aangaat, in velerlei opzichten den indruk van oorspronkelijkheid, maar dit kan verklaard worden uit vereenvoudiging, die juist een gevolg is van aanpassing aan beperkte levensvoorwaarden. Ten bewijze dezer opvatting moge elk der door NAEF in 't midden gebrachte beweringen afzonderlijk besproken worden.

### 1. *De wormvormige gedaante.*

NAEF noemt hem „noch sterk wurmartig”, en stelt zich dus blijkbaar voor dat de gemeenschappelijke voorouders van alle Chordaten langgestrekte pootlooze wormen waren, wat hij ook nog nader bevestigt door de reproductie eener photographie van een pas uit het ei gekropen Ammonoeteslarve van *Petromyzon* van 5 mm lengte, en verder door een reeks schematische figuren, die de ontwikkeling van het „Chordatentype” uit het „Helmintöidetype” moeten verduidelijken. Op deze laatste wil ik in 't vervolg nog terugkomen, maar omtrent de genoemde photo moet opgemerkt worden, dat van al de details, die NAEF in zijn er bijgevoegde beschrijving opsomt, zoo goed als niets te zien is, zoodat zij den indruk eener mystificatie maakt, en in allen gevalle niets tot de bewijsvoering kan bijdragen.

Gaat men in het gebied der Gnathostomen de vormen met wormvormigen habitus na, dan ziet men dat zij betrekkelijk weinige in aantal zijn, maar daarentegen in allerlei afdeelingen aangetroffen worden naast verwanten van andere gestalte, en overal den indruk maken van secundaire verlenging der lichaamsas, gepaard met gedeeltelijke of zelfs geheele reductie der ledematen. De alen onder de visschen, de Blindwoelers (*Gymnophionen*) en grottensalamanders (*Proteus*) onder de Amphibien, de Slangen, Hazelwormen *Amphisbaenen*, *Pygopiden*, *Mosasauridae* onder de Reptielen, beantwoorden in meerdere of mindere mate aan dit type. Onder de Zoogdieren zijn het alleen de Walvisschen en Zeekoeien, die in sommige opzichten eenigszins met het rolronde en uitgerekte type, gepaard met rudimentaire ledematen, overeenstemmen. Men zou zelfs kunnen veronderstellen, dat bij de pinguins, alken en koeten vervormingen in dezelfde richtingen en onder den invloed van overeenkomstige levenswijze hebben plaatsgevonden. Bij allen is de afkomst uit minder verlengde en van normale ledematen voorziene voorouders niet twijfelachtig. Waarom zouden dan bij de Cyclostomen diezelfde lichaamsgestalte en de afwezigheid der ledematen kenmerken van oorspronkelijke beteekenis zijn?

Juist zulke gevallen als de gedaante der Walvisschen leveren ons het onloochenbare bewijs van de verregaande vervorming, die tot het verdrijven der uitwendige grenzen tusschen kop, hals, romp en staart heeft geleid.

Aan den anderen kant vertoonen de oudste Vertebraten, waarvan ons overblijfselen bekend zijn: de Placodermen uit het Siluur, juist het omgekeerde van een wormvormigen habitus. Weliswaar wekken de zonderlinge gedaanten dezer raadselachtige wezens, die bovendien ook onderling zoozeer uiteenloopen, allermint den indruk van oorspronkelijkheid, maar wanneer wij beproeven hen te ontdoen van alle bijzonderheden, die aan specificatie toegeschreven kunnen worden, komt wel een meer vischachtig type voor den dag, doch volstrekt geen slang- of wormvormig organisme. Men vergelijkte b.v. *Cephalaspis*, *Pterichthus*, *Astero-*

lepis, Coccosteus, zoowel onder elkaar als met de Ganoïde visschen uit het Devoon, welke laatste in tegenstelling met de eerste weliswaar volledig voldoen aan het vischtype, maar evenmin als de Placodermen doen denken aan Cyclostomen of andere aalachtige waterbewoners, men zie hieromtrent de handboeken en tijdschriftartikelen, zooals:

GREGORY p. 341: Ostraderma: had geen buikvinnen

Birkenia: was fusiform, vrijzwemmend, zonder gepaarde vinnen

Thelodus en Lamarkia: waren afgeplat rogvormig en paddelden met hun zijranden

Cephalaspiden: hadden een paar vleeschachtige beschubde vinnen achter het cephalothoracale schild.

Antiarctii: droegen een paar zijdelingsche aanhangsels achter den kop, beschermd door een meerlagig beenig pantser, dat geled was en buigen kon, vaag doende denken aan ledematen van Arthropoden en aan de vinnen van Zeeschildpadden. Geen buikvinnen, evenmin als Arthrodira.

Het is dus veel waarschijnlijker, dat al deze vreemdsoortige diervormen zich uit viervoetige chordata hebben ontwikkeld, dan uit pootlooze wormen.

## 2. *Gelijkmatige ontwikkeling der Segmenten in de drie lichaamsstreken.*

Dat NAEF hier bepaaldelijk de driedeeling van het gesegmenteerde en dus tweezijdig symmetrische lichaam vermeldt, wijst er wel op, dat ook hij de samenstelling uit kop, romp en staart als de oorspronkelijkste differentiatie der dierlijke organismen beschouwt. Maar met die opvatting geraakt de voorstelling van een gelijkmatige ontwikkeling der segmenten over de geheele lengte juist in volstrekte tegenspraak. Immers het kopeind moet van den aanvang af zich onderscheiden hebben van het overige lichaam, en hetzelfde moet schoon in mindere mate het geval geweest zijn met het staarteinde. Hoe men zich die nog niet gesegmenteerde oerwezens ook mag voorstellen, de indeeling in drieën zoowel als de later optredende segmentatie in metameren vereischt noodzakelijk het aannemen eener bipolariteit, die dan ook door de geheele wereld der levende wezens, bij planten evengoed als bij dieren, is waar te nemen. Een duidelijk gedifferentieerde kop met zintuigapparaten en monddeelen is dus oorspronkelijker dan een vooreind waaraan deze organen niet of nauwelijks te onderscheiden zijn, wat derhalve aan achteruitgang of ten minste aan aanpassing aan speciale levensvoorwaarden b.v. parasitisme mag toegeschreven worden. Alleen op deze wijze laat zich o.a. de toestand bij Amphioxus verklaren, en hier zien wij dan ook de segmentatie, tezamen met het vooreind der chorda zich tot in het voorste uiteinde van het dier voortzetten, of beter gezegd handhaven. Nog overtuigender is de embryologie der Ascidien, want bij hen zien wij het reductieproces van de kopstreek zich voor onze oogen voltrekken: de hersenblaas met den aanleg van één oog en één

gehoororgaan (evenwichtsorgaan) wordt geresorbeerd en vervangen door een ganglionknoop, terwijl tevens het gesegmenteerde achtergedeelte der larve met chorda eveneens wordt gereduceerd. In tegenstelling met *Amphioxus* vermag bij de Ascidienlarve de segmentatie van het kopgedeelte zich niet te handhaven, in onderscheiding met alle overige Chordaten, in wier kopgedeelte de sporen der segmentatie altijd min of meer duidelijk zijn weer te vinden. Voor het chordale gedeelte van den schedel behoeft de aanwezigheid der segmentatie geen nader bewijs, maar ook het praechordale vertoont duidelijke teekenen van metamerie, bepaaldelijk wat betreft de oogspieren en hunne zenuwen. In dit opzicht staan de Cyclostomen niet op oorspronkelijker ontwikkelingstrap dan de Gnathostomen. Over de ontwikkeling hunner oogspieren zegt KOLTZOFF:

„Bij de Negenooien zijn Mesoderm, Visceraalzakken, hersenbuis en peripheer zenuwstelsel gelijkelijk gesegmenteerd. Het eerste somiet in de reeks (het praemandibulaire) maakt zich later dan al de andere van den oerdarm los; het verdeelt zich wel in een myotoom en een sklerotoom, maar mist de bijbehorende zijplaten; uit zijn myotoom ontstaan die oogspieren, die door de oculomotorius geïnnerveerd worden. Het is homoloog met de kopholten van *Amphioxus*.

„Ook het tweede somiet blijft lang in open verbinding met den oerdarm. Na zijn afsnoering van het ventrale mesoderm (de mandibulairboog) verdeelt het zich in een sklerotoom (dat den aanleg van het gehemelte vormt) en een myotoom (waaruit de bovenste schuine oogspier, geïnnerveerd door den nervus trochlearis) ontstaat.

„Het derde somiet lost zich spoedig op tot een groep van afzonderlijke mesenchymatische cellen, die gedeeltelijk aan het sklerotoom beantwoorden, en voor een ander deel tot de buitenste rechte oogspier (geïnnerveerd door den nervus abducens) worden.

„Het vierde somiet (het eerste achter de oorkapsel: postotisch) deelt zich in een buitenste en een binnenste stuk, waartusschen de aanleg van de glossopharyngeus ligt. Het buitenste stuk krijgt twee uitloopers naar voren: een onder de oorkapsel, waaruit de onderste voorste schuine kopspier ontstaat, en een boven de oorkapsel, die tezamen met dergelijke uitloopers van eenige volgende myotomen den *musc. cap. ant. sup.* levert. De binnenste onderdelen van het vierde en de volgende myotomen verdwijnen.

„De musculatuur onder de Kieuwkorf (subbranchiaal) ontstaat uit de ventrale stukken van meerdere myotomen achter de kieuwkorf, te rekenen van het tiende postotische af; de oorspronkelijke segmentatie wordt later door een secundaire vervangen, in aansluiting aan de kraakbeenige kieuwbogen.”

### 3. *Een kaaklooze mond.*

De onderscheiding der Cyclostomen van de Gnathostomen berust, zooals de namen bewijzen, in de eerste plaats op de al of niet aanwezig-

heid van verhard steunweefsel in de mondranden. Maar dit kaakskelet is niet bij alle Gnathostomen hetzelfde: bij de Selachiï wordt het gevormd door palatoquadratum en onderkaak, bij de Teleostomi treden vóór het palatoquadratum de tusschenkaaks- en de bovenkaaksbeenderen op, en op het onderkaakskraakbeen het Denticulare met bijbehorend complex. Ofschoon al de laatste skeletstukken dekbeenderen zijn, en dus moeten beschouwd worden als afkomstig van het huidskelet, zijn zij waarschijnlijk toch te vergelijken met de lipkraakbeentjes der Selachiï, welke laatsten een groote overeenkomst met kieuwbogen vertoonen. Daar wij nu de zekerheid hebben, dat de oudste ons bekende Selachiï een huidpantser bezaten, mogen wij aannemen, dat bij de recente de homologa der kaakvormende dekbeenderen door achteruitgang weer verdwenen zijn. Bij Cyclostomen is die achteruitgang nog verder gegaan, palatoquadratum en onderkaak zijn wel niet geheel geoblitereerd, maar hebben zich uit de mondranden teruggetrokken en bij het schedelskelet aangesloten.

VAN DER KLAUW noemt op blz. 224 van het Handboek der Vergelijkende Anatomie der Vertebraten deze verbinding van neuro- en splanchnocranium bij de Cyclostomen „primair”, zonder daarvoor argumenten aan te voeren, en stelt ze daarmee tegenover de „primitieve Gnathostomen”, bij welke „deze elementen geheel los van elkaar zijn”. Op blz. 253 werkt hij deze tegenstelling nader uit, maar vermeldt tevens dat ten eerste „over de homologisatie van den toestand bij de Petromyzonten met dien bij de in vele opzichten anders gebouwde Myxinoïdea groot verschil van meening heerscht, en evenzoo van deze toestanden bij de Gnathostomata”, en ten tweede dat „men nochtans een homologon van den kaakboog heeft vastgesteld, dat door vele auteurs vrij ver naar achteren wordt gezocht, terwijl rostraal daarvan eenige praemandibulaire bogen en een ingewikkeld lipskelet ligt.”

Ook wijst VAN DER KLAUW er op, „dat het slijmachtig kraakbeen van de kieuwkorf der larven van de prikken bij de fossiele verwanten verbeend is, en boogvormige verdikkingen aan het binnenvlak draagt”. Is het dan niet veel waarschijnlijker, dat de palaeozoïsche voorouders der Cyclostomen het bijten afleerden en zich het zuigen aanwenden, en dat in verband daarmee hun kaken met het neurocranium vergroeiden en hun lipskelet zich vervormde; dit laatste dan nog op verschillende wijze bij Petromyzonten en Myxinoïden.

Daar komt bij, dat de mondtrechter van Petromyzon niet werkelijk kegelvormig is, maar aan zijn binnentop duidelijk in een boven- en een onderlip is gedifferentieerd, die beide een rijtje van hoorntanden dragen. Bij Ammocoetes en Myxine zijn de mondranden in 't geheel niet cirkelvormig, maar vormen zij een boven- en een onderlip, waarvan de eerste in een rechter en een linker helft is uitgeplooid. De naam Cyclostomen is dus misleidend: de vorm van hun mondtrechter mag volstrekt niet als een hoofdonderscheid tusschen hen en de Gnathostomen beschouwd worden.

#### 4. *Zeer naar elkaar toegeschoven neusgroeven.*

Dat NAEF de ligging van het enkelvoudige neusgat niet kortweg als ongepaard en mediaan omschrijft, zooals de wetenschappelijke term monorhin dit aangeeft, is wel een bewijs, dat ook hij moet toegeven, dat de enkelvoudigheid van het neusgat niet primair is, maar door samensmelting van twee paramediane neusgangen is ontstaan. Daarmee verliest dus het onderscheid tusschen Mono- en Diplorhinen zijn principieele beteekenis en behoeft het geen nadere overweging. Alleen vraagt men zich af, op welke wijze die versmelting tot stand is gekomen, en wat er de oorzaak van is geweest. Zij moet al lang geleden hebben plaatsgevonden, want bij de gepantserde vormen, zooals de Anaspiden uit het Siluur, is zij reeds aanwezig. Zoeken wij naar analoga onder de Gnathostomen, dan treffen wij eigenlijk alleen de Tanddragende Walvissen aan, waarbij de enkelvoudigheid van het neusgat door dichtdrukking van een der beide neusgangen onder verplaatsing van de andere naar de middellijn van den rug is teweeggebracht, terwijl zij veroorzaakt is door de behoefte om onder het zwemmen aan de oppervlakte van het water adem te halen.

Daarnaast kan nog opgemerkt worden, dat de neusgaten in vele orden van Zoogdieren een neiging vertoonen, om naar elkaar toe te schuiven, zoodat ten slotte het schot tusschen beide neusgangen tot een dunne scheidingswand slinkt. Bij de haaien en roggen daarentegen verplaatsen de neusgaten zich naar de buikzijde en treden met de mondhoeken in verbinding, mogelijk in verband met de ontwikkeling van het rostrum, ofschoon de configuratie bij de Steuren met hun groote rostrum daarmee in tegenspraak schijnt, evenals de verplaatsing der reukgroeven van de Zaagvissen naar het vooreind van de zaag.

Ook moeten wij niet uit het oog verliezen, dat bij de Myxinoïden de enkelvoudige neusopening niet dorsaal en achterwaarts maar integendeel geheel vooraan vlak bij den bovenrand van den mondtrechter is gelegen, en door een lange gang, die onder de hypophyse doorstrijkt, met den kieuwdarm communiceert, terwijl bij Petromyzon de veel kortere neusgang voorbij de hypophyse blind eindigt. Deze verschillen wijzen allen op groote vervormingen van den oorspronkelijken aanleg der reukorganen van de Cyclostomen, in stede van het primaire karakter dat NAEF daaraan toekent.

De verplaatsing der neusgaten van de zijkanten naar het midden toe zien wij bij de embryonen der Gnathostomen voor onze oogen geschieden, het duidelijkst bij de zoogdierfoeten, waar zij aanvankelijk door de geheele breedte van het aangezicht van elkaar gescheiden zijn, om betrekkelijk snel elkaar te naderen en slechts door het van boven af ingroeijende dorsale neusschot van elkaar verwijderd te worden gehouden. De breedte van dit schot neemt in den loop der ontwikkeling niet toe, maar integendeel (relatief) af; de beide zeeftbeenplaten door wier vergroeiing het gevormd wordt, slinken tot een dun schot, dat door de naar elkaar toeklappende ploegschaarbeenderen wordt omvangen.

Waarom zou trouwens een ongepaard mediaan orgaan oorspronkelijker zijn dan een stel gepaarde organen? Voor het reukorgaan wordt naar 't mij voorkomt de quaestie definitief opgelost door het feit, dat de reukzenuwen ook bij de Cyclostomen gepaard zijn, en uit een rechter en een linker-kolf van de voorhersenen ontspringen.

Dicht achter de neusporie ligt bij Petromyzon een ander orgaan: de epiphyse of het pineale oog, dat eveneens ongepaard is, maar waarvan zich waarschijnlijk laat bewijzen, dat het die ongepaardheid dankt aan den achteruitgang van zijn wederhelft de paraphyse. Bij de overgrootte meerderheid der Gnathostomen is ook de epiphyse tot een rudiment geworden, in zoodanige mate, dat zijn oorspronkelijke beteekenis als gezichtszinuig slechts door zijn betere ontwikkeling bij enkele hagedis-achtige Reptielen (*Sphenodon*) wordt kenbaar gemaakt. Maar tevens blijkt uit het feit, dat een volledig pineaal oog ook nog in een geheel andere groep van Gewervelde Dieren dan de Cyclostomen voorkomt, dat deze laatste niet door het bezit ervan als bijzonder oorspronkelijk worden gekenmerkt.

Bij overweging van de vraag, wat als meer oorspronkelijk moet beschouwd worden; gepaardheid of ongepaardheid van organen, moet men zich niet tot een enkel orgaan bij één of sommige diersoorten bepalen, maar zijn beschouwingen uitstrekken tot het geheele gebied der tweezijdig gebouwde organismen. Doet men dit ten opzichte van de oogen, (gepaarde zoowel als ongepaarde) dan trekt het de aandacht, dat bij de Arthropoden beide vormen van lichtpercipieerende organen naast elkaar voorkomen. Bij de Bijen en vele andere insecten, waar wij tweeërlei soort van oogen aantreffen: samengestelde en enkelvoudige, zijn de eerste altijd gepaard, terwijl de laatste zoowel gepaard ter weerszij van de middellijn, als daarin alleenstaand kunnen zijn. De gepaarde samengestelde oogen naderen elkaar in vele gevallen (vooral bij de Vliegen) zoodanig, dat zij in de middellijn aaneensluiten. De enkelvoudige staan dikwijls in een driehoek geschaard. Bij de Spinnen zijn slechts enkelvoudige oogen aanwezig. Bijzonder opmerkelijk is de Molukkenkrab (*Limulus polyphemus*) die eigenlijk een Spinachtig dier is, en twee stel oogen heeft: het eene paar vlak bij elkander ter weerszij van de middellijn, het andere ver uiteen aan de zijranden van het sterk verbreedde kopschild, zoodat zij met de middelste in een driehoek geschaard staan.

Bij de Tienpootige Kreeften en Krabben vindt men alleen een paar samengestelde oogen op stelen, maar hun larven (*Nauplius*) hebben slechts een ongepaard enkelvoudig oog voor op den kop, evenals die van andere Crustaceën. Bij de Slakken (*Gastropoden*) worden alleen enkelvoudige gepaarde oogen aangetroffen, bij sommige Longslakken staan zij op den top van instulpbare tentakels, bij andere aan den voet daarvan. Bij de Echinodermen komen enkelvoudige oogen op den top van watervaatsvoetjes voor, die bij Zeesterren aan het uiteind der armen staan, bij de Zeeëgels in een kring rondom het topschild. Deze voorbeelden, die met

talrijke andere vermeerderd konden worden, wijzen er op, dat gepaarde oogen evengoed oorspronkelijk kunnen zijn als ongepaarde en dat beide vormingen in allerlei afdeelingen in regressie kunnen geraken.

5. *Oogen, die eerst tegen het eind van 't larvenleven hunne volle ontwikkeling bereiken.*

Wat de redenen kunnen geweest zijn, die NAEF tot de voorstelling hebben geleid, dat vertraagde ontwikkeling van een orgaan een kenteeken van primitiviteit zou wezen, is mij onbegrijpelijk. Verschijnselen van retardatie vinden wij overal, bij dieren zoowel als bij planten, maar nergens schijnen zij te wijzen op oorspronkelijkheid, d.w.z. dat zij ons een beeld zouden geven van de wijze waarop phylogenetisch het orgaan zich heeft ontwikkeld. Om bij het oog te blijven: een orgaan voor de waarneming der omgeving moet in eersten aanleg ontstaan zijn uit een plek der uitwendige oppervlakte, die bijzonder gevoelig werd voor lichtprikkels. Die lichtgevoeligheid moet dus het primaire verschijnsel geweest zijn; om van haar te komen tot de waarneming van een beeld moet zich aan den buitenkant der lichtgevoelige plek een of ander lichtbrekend apparaat, b.v. een vochtblaas, hebben ontwikkeld, dat een nierbuisje (segmentaal-orgaan) kan geweest zijn, waaruit later de lens ontstond. Bij den aanleg van het oog der Vertebraten zien wij dan ook dat de lens als een afzonderlijk orgaan, onafhankelijk van de oogblaas der tusschenhersenen, zich uit een instulping van het huidblad vormt en eerst secundair met de hersenblaas in contact treedt, terwijl uit drie ter plaatse aanwezige somieten de oogspieren, de oogrokken en het glaslichaam ontstaan.

Komt nu in het verdere beloop dier ontwikkeling een tijdelijke vertraging of zelfs algeheele stilstand, zoo mag hierin niet anders gezien worden dan secundaire remming van het ontwikkelingsproces, waardoor dit in zijn normale evolutie gestuit wordt, tot tijd en wijle dat de uitwendige omstandigheden zijn voltooiing vereischen. Het is er mede als de stilstand der ledematenstompjes bij de donderpadden van de Kikvorschen, of de instulping der vleugelzakjes van de rupsen en andere insectenlarven. Blijft de hervatting der ontwikkeling uit, dan kan het onvoltooide orgaan tot den toestand der rudimentaire organen vervallen, of zelfs geheel geresorbeerd worden.

In het hier besproken geval mag de tijdelijke stilstand in de ontwikkeling der oogen van de Ammocoetes-larve van Petromyzon wellicht toegeschreven worden aan het verblijf in den modderbodem der rivieren, waaruit zij eerst na enkele jaren te voorschijn komt, om zich tot het geslachtsrijpe dier te vervormen.

6. *Aanleg van een hooger aantal Kieuwspletten, afwisselend van acht tot zeventien paar.*

In de schematische figuurtjes, waarmede NAEF zijn opvattingen toelicht, geeft hij van den hypothetischen voorouderlijken vorm der Cyclos-



tomen, zooals hij die zich voorstelt, een schets, die niet 17 maar zelfs 25 kieuwporiën vertoont. Als reden, waarom hij de vormen met een lager aantal kieuwopeningen ontstaan acht uit die met een hooger, wijst hij op de verwantschap der Cyclostomen met de Acrania, de Ascidia en de Enteropneusta. Nu kan men evenwel de zaak evengoed omkeeren, en de vormen met talrijke kieuwopeningen afleiden uit die met een beperkter aantal, en wel bepaaldelijk uit die met vijf paar (eigenlijk met zes, waarvan echter het voorste zich tot spuitgat vernauwt en zelfs weer geheel kan sluiten). Daar bij de overgrootte meerderheid der Gewervelde Dieren vijf paar volledige kieuwspleten worden aangelegd, mag men dit als het grondtal aannemen. Weliswaar komen onder de Kraakbeenige Visschen enkele vormen (de Notidani) met zes en zelfs met zeven kieuwspleten voor, maar zooals VERSLUYS opmerkte mag men dit verklaren uit een tusschenschakeling van één of twee paren, op dezelfde wijze als in de wervelkolom een plaatselijke vermeerdering van het normale aantal wervels veelvuldig wordt aangetroffen (zie BATESON: On variation). Aan dezelfde oorzaak zou men de aanzienlijke vermeerdering van kieuwporiën bij *Bdellostoma stouti* mogen toeschrijven, en evenzoo de nog veel hoogere toename der openingen in de kieuwkorf der Ascidiën en van *Amphioxus* en *Balanoglossus*, die daarbij nog gepaard gaat met bijzondere differentiatie van het kieuwskelet in tong- en vorkbogen, onderling verbonden door synapticula.

Als hoofdgrond voor de waarschijnlijkheid dezer laatste onderstelling meen ik te mogen aanvoeren, dat in de ontogenie der Chordata de kieuwuitstulpingen van den slokdarm wel achtereenvolgens van kop- naar staartzijde worden aangelegd, maar daarentegen van een algemeene regelmatige reductie in omgekeerden zin niet kan gesproken worden, zelfs bij de Longademhalers, waar de kieuwzakken ten slotte tot op enkele sporen na worden gereduceerd.

De buitensporige vermeerdering van het aantal spleten in de kieuwkorf der Ascidiën staat ongetwijfeld in verband met de vastzittende levenswijze, en dezelfde oorzaak zal zich wel hebben doen gevoelen in de phylogenetische ontwikkeling der Acrania, al hebben deze zich ook weder daaruit weten los te maken, zoodat zij het vermogen hebben herkregen of behouden om vanuit het zand, waarin zij zich begraven, vrij te gaan rondzwemmen.

Dat wij bij de Myxinoïden te maken hebben met secundaire vermeerdering hunner kieuwzakparen lijkt mij daarom des te waarschijnlijker, omdat het aantal daarvan bij de verschillende soorten dezer onderorde van de Cyclostomen zoozeer uiteenloopt. Terwijl toch *Bdellostoma stouti* niet minder dan 17 paar heeft, telt *Bd. burgeri* er slechts 6. Daarbij komt, zooals STOCKARD heeft aangetoond, dat bij de Myxinoïden het geheele kieuwapparaat op de voorste vier kieuwzakken na, blijkbaar in verband met de overmatige ontwikkeling van de tongmusculatuur, in staartwaartsche richting is verschoven. Ook dit wijst op groote secundaire

wijzigingen in het grondplan en draagt dus volstrekt niet het karakter van oorspronkelijkheid.

Evengoed als in de metamerie der rompsegmenten kan in de branchiomerie der kieuwstreek bij sommige vormen een verhoogde toename plaats hebben gevonden. Op dezelfde wijze als de Slangen zich uit Hagedisachtige voorouders met een geringer aantal rompwervels ontwikkeld hebben, of de Coecilien en de Proteusachtige Amphibien uit gewone Salamanders, kunnen de *Bdellostoma*'s met een groot aantal kieuwzakken in alle drie de gevallen ontstaan zijn uit vormen met een geringer aantal, onder achteruitgang der ledematen (zie hiervoor onder No. 10).

Beslissend in dit opzicht lijkt mij de loop der hersenzenuwen die de kieuwkorf innerveeren, dus der rami branchiales vagi, en daarbij aansluitend die van den nervus hypoglossus. Beide zenuwen slingeren zich om het caudale eind van den kieuwkorf heen (zijn recurrent) en vormen dus een lis, die in de tong uitstraalt. Bij de uitbreiding van den kieuwkorf worden de voorste ruggemergszenuwen staartwaarts opgedrongen, evenals het hart in zijn hartezakje, zoodat dit in de lichaamsholte van de rompstreek uitpuilt. (Zie hieromtrent de figuur der kopzenuwen van Johnson in Bronn's Klassen und Ordnungen, Vol. Cyclostomen.)

Voor de opvatting, dat het groot aantal kieuwopeningen bij *Bdellostoma* mag toegeschreven worden aan secundaire vermeerdering pleit ook, dat *Petromyzon* constant zeven kieuwgaten heeft, dus evenveel als *Hexanchus* onder de *Gnathostomen*.

Dit wijst er op, dat de hoogere getallen bij *Bdellostoma* en zijn fossiele verwanten, die bovendien van 17 tot 26 paar wisselen, aan secundaire vermeerdering mogen toegeschreven worden. Daarbij lijkt mij de afwezigheid van een onderscheid tusschen de eerste kieuwopeningen en de volgende, dus het ontbreken van een gedifferentieerd spuitgat zeer goed verklaarbaar als een rechtstreeksch gevolg van de vervorming der mondholte van een met kaken bewapende tot een zuigmond. Wat toch is het geval bij de *Gnathostomen*. De eerste kieuwboog (palatoquadratum + onderkaak) drukt met zijn kaakgewricht tegen den tweeden (hyomandibulare + hyoïd) en duwt daarbij de eerste kieuwspleet tot op zijn dorsaal gedeelte dicht, zoodat het lumen tot op een kleine opening (het spuitgat) toegroeit.

Waar bij de *Cyclostomen* de kaakvorming uitblijft (beter gezegd is teruggedgaan) geschiedt dit ook met het dichtdrukken van de spuitgat-kieuwspleet, die dus gelijk aan de overige blijft.

#### 7. *Aanleg van een doorlopende vinplooï langs de dorsale middellijn.*

Bij alle Visschen, ook de sterkst gedifferentieerde, mogen de ongepaarde vinnen beschouwd worden als onderdeelen van een ononderbroken huidplooï, die zich niet alleen langs de geheele rugzij, maar ook om het staarteind heen langs de buikzij van den staart tot aan den anus uitstrekke en zelfs om de aarsopening heen als een dubbelplooï zich in kop-

waartsche richting kon voortzetten, zooals *Amphioxus* nog laat zien.

Dat bij de *Ammocoetes*-larve van *Petromyzon* de mediane vinplooi nog onverdeeld is, mag wel is waar als een oorspronkelijk kenmerk worden beschouwd, maar verleent daaraan volstrekt geen bijzondere beteekenis voor de afstamming van de *Gnathostomen* uit de *Cyclostomen*. Het wil niet anders zeggen, dan dat een embryonale aanleg zich nog gedurende het larvenleven handhaaft, zoodat de differentiatie in afzonderlijke rug- en staartvinnen eerst bij den overgang tot den geslachtsrijpen toestand intreedt: weder een voorbeeld van vertraagde ontwikkeling.

Overeenkomstige verschijnselen doen zich voor bij tal van *Gnathostome* visschen, zelfs bij sterk gedifferentieerde, zzoals de *Platvisschen*, waarbij haast de geheele omtrek van het lichaam, zelfs een gedeelte van den schedel door een ononderbroken vinplooi wordt omzoomd. In verband daarmee baant het zich verplaatsende oog zich een weg door het voor-eind van de rugplooi, wat er op zou kunnen wijzen, dat de verwringing van het oog oorspronkelijk door actieve pogingen van het jonge dier om naar boven te kijken werd tot stand gebracht, waarbij tevens de nog plastische schedelaanleg werd verwrongen. In hoeverre deze vervorming erfelijk is geworden en dus thans zonder bewuste medewerking van de aanvankelijk-symmetrische larve zich ontwikkelt, ware misschien door proefnemingen na te gaan.

8. *Een in het tweede kopsegment gelegen mond, die zich aansluit bij de reeks der Kieuwspleten.*

Het vraagstuk van den aard en de ontwikkeling van den mond der Chordaten lijkt mij nog steeds niet geheel opgelost, ofschoon men als bewezen mag aannemen, dat zowel bij de *Cyclostomen* als bij de *Gnathostomen* de definitieve mond ontstaan is uit een mediane ongepaarde ectoderminstulping: het stomodaeum, en twee gepaarde uitstulpingen van het vooreind van het archenteron, die als eerste paar kieuwspleten kunnen opgevat worden. Dat dit paar nog voor de spuitgaten gelegen was, lijkt mij duidelijk. Waar nu bij de *Cyclostomen* de voorste twee kieuwbogen in ontwikkeling terugblijven en niet tot functioneerende kaken worden, is het niet vreemd, dat de oorspronkelijk driedig aangelegde mondopening zonder verdere complicaties in den definitieven mond overgaat. Maar blijft ook al de mondopening zelf eenvoudig, de randen ervan differentieeren zich des te meer, en daarbij nog op verschillende wijze bij de onderscheidene genera en species. Vergelijkt men b.v. de afbeeldingen der mondtrechters van drie genera der *Petromyzonten*: *Petromyzon*, *Lampretia* en *Geotria* in Bronn's *Klassen und Ordnungen*, Vol. VI, Bl. 678, 680 en 682, dan ziet men dat de hoorntanden slechts schijnbaar in radiaire rangschikking geordend zijn, maar in 't wezen der zaak tweezijdig symmetrisch geschaard staan, zoodat men een bovenste (antero-dorsale) en een onderste (postero-ventrale) rij onderscheiden kan: dat wil dus zeggen een bovenkaaksche en een onderkaaksche tandgroep.

Rondom de centrale mondopening met deze twee primaire rijen van hoorntanden hebben zich een aantal secundaire rijen van kleinere ontwikkeld, die in verband met den kegelvorm van de mondtrechter een radiaire scharing hebben verkregen.

De hoorntanden zelf mogen opgevat worden als secundaire vervangers van echte beentanden, op dezelfde wijze als bij zoovele Gnathostomen: b.v. vorsch-larven, Schildpadden, Vogels, Monotremen, Edentaten, Baarddragende Walvisschen. Bij alle staat deze vervanging in verband met veranderde wijze van voedselopname, bij Cyclostomen met den overgang van bijten tot zuigen, waarbij ook de mondopening zich vernauwd heeft.

9. *Aanwezigheid in het eerste kopsegment van een ongepaard divertikel van den monddarm, die naar buiten doorbreekt, waardoor de spits van den oerdarm in verbinding treedt met de ectodermale instulping van den aanleg der hypophyse.*

Van deze praeorale voortzetting van het entoderm zegt NAEF:

„Daarentegen komt bij Gnathostomen ook een gepaarde open verbinding van het praeorale entoderm met de buitenwereld op een vroegtijdig ontwikkelingsstadium voor, in het bereik van den aanleg der hypophyse, het duidelijkst bij ouderwetsche inrichtingen in den vorm van vroeglarvale hechtorganen” (sic).

Men vraagt zich af, wat NAEF mag bewogen hebben om aan dergelijke zuig- en tastapparaten aan de mondranden van visschen, die op of in den bodem van het water leven een primaire beteekenis toe te kennen. Zij komen niet slechts bij larven van Cyclostomen, maar ook bij volwassen Gnathostomen zooals de Siluriden voor en behoeven niet als kenmerken van verwantschap tusschen verschillende, van dergelijke tentakels voorziene zwemmende dieren beschouwd te worden. Maar ook als men ze zou willen opvatten als atavismen uit een archaischen toestand, zou men eerder geneigd zijn, aan de cirri der Acrania te denken dan aan voorste kieuwspleten der voorouders van de Chordaten.

10. *Afwezigheid van voorste en achterste ledematen.*

In alle afdeelingen van Vertebrata vindt men enkele vormen bij welke hetzij beide paren ledematen ontbreken, dan wel een der beide. Bij de Gnathostomen is zonder uitzondering het bewijs te leveren, dat de afwezigheid van ledematen mag toegeschreven worden aan achteruitgang, zoodat de pootlooze dieren moeten afstammen van voorouders, die in het bezit van twee paar ledematen waren. In de meerderheid der gevallen worden er nog rudimenten van teruggevonden, b.v. bij de Hazelwormen onder de Hagedissen, de Boa's en Python's onder de Slangen. Maar ook wanneer dit niet het geval is, zooals bij de Amphisbaenen onder de Saurii, de Coecilia onder de Amphibia, wijst de nauwe verwantschap dezer pootlooze groepen met de normaal gebouwde, van pooten voorziene afdeelingen op de hooge waarschijnlijkheid, dat de eerste uit de

laatste afstamden, terwijl tusschen de onderscheidene vormen van pootlooze Vertebraten onderling geen sporen van genetisch verband te ontdekken zijn.

Reeds onder de oudere palaeozoïsche Stegocephale Amphibien treden pootlooze vormen, zooals de Aistopoda naast de van ledematen voorziene overige Lepidospondile op. Geheel in overeenstemming hiermee is de opvatting van STENSIÖ, dat bij de uitgestorven palaeozoïsche verwanten der Cyclostomen resten van ledematen in den vorm van stekels bestonden.

Terwijl men zich nu zeer goed kan voorstellen, dat reeds in het Cambrium de voorouders der recente Cyclostomen uit van ledematen voorziene waterbewoners zijn ontstaan, door aanpassing aan het leven op of in den bodem, dan wel door parasitische vastzetting aan andere visschen, lijkt het daarentegen wel heel onwaarschijnlijk, dat pootlooze primitieve vischachtige dieren, die overigens in hun geheele bouwplan met de overige visschen overeenstemden, achteraf nog ledematen verkregen zouden hebben, die dan op de grenzen tusschen hals en romp, en tusschen romp en staart tusschengeschoven zouden zijn.

In zijn beschouwingen geeft NAEF geen oplossing voor deze moeilijkheid, wat voor hem des te bezwaarlijker zou zijn, omdat hij aan de primitieve Vertebraten een groot aantal kiemspleten toeschrijft, waardoor voor de ontwikkeling van ledematen geen plaats zou overschieten. Immers hij zegt: „De oudste Gewervelde dieren stellen wij ons (tenminste op jeugdig stadium) zoo voor: als Zoetwaterdieren met overwegend spoelende (strudelnde) voedingswijze op de manier van de jonge Ammocoetes.”

Hoezeer NAEF de twijfelachtigheid zijner beweringen zelf heeft gevoeld, blijkt wel uit hetgeen hij er onmiddellijk op laat volgen: „Daarbij mogen wij hun (de Cyclostomen) weliswaar geen zoo in bepaalden zin gespecialiseerden mond, geen met het hypophyse-kanaal verbonden neusgroeven, en geen volledig ontwikkelde Vertebratenoogen toeschrijven.”

Dan keert hij echter weer op zijn standpunt terug, daar hij zegt:

„Het oorspronkelijk aantal kieuwspleten moet in allen gevalle grooter gedacht worden als bij de levende Petromyzonten, welke immers ook in andere opzichten zich tegenover de Myxinoïden als atypisch veranderd voordoen: (secundaire differentiatie der (ongepaarde) vinnen, verlenging van den staart). Bij deze” (t.w. de Myxinoïden) „worden tot 17 spleten aangelegd, en ook de aan hen voorafgaande stadiën der Chordaten en Pharyngotremen verlangen het aannemen van een grooter aantal kieuwopeningen”.

Hoe hij zich die opvolgende ontwikkelingsstrappen der Chordaten voorstelt, tracht NAEF te verduidelijken door een reeks schematische figuurtjes, die hij achtereenvolgens betitelt met de namen: blastula, progastrea, gastrula, metagastrea, prohelminth, helminthoid, pharyngotrema. Aan dit laatste stadium kent hij 25 kieuwspleten toe. Maar bovendien kantelt hij het om, zoodat de buikzij tot rugvlakte wordt. Aangezien

in de gehele embryologie der Chordaten geen enkel spoor van zulk een omkeering te vinden is, kan men een dergelijke voorstelling niet anders dan goochelen met schematische figuurtjes noemen, waarmee men naar willekeur alles bewijzen kan.

Uit de figuurtjes, die het prohelminthoïde en helminthoïde stadium moeten voorstellen, is het duidelijk, dat NAEF een zekere overeenkomst met de vrijzwemmende larven der Polychaete Anneliden aanneemt. In werkelijkheid doet de jonge Ammocoeteslarve slechts weinig denken aan een Annelide-larve, maar in zooverre bestaat overeenkomst, dat rug- en buikzijde van beide gelijk georiënteerd zijn ten opzichte van de plaats der mondopening. Daaruit volgt echter noodwendigerwijze, dat bij de larve van Ammocoetes geen omkeering kan plaatsgegrepen hebben.

*Summary.*

In contradiction to the views of NAEF (and other recent Zoologists) that Cyclostomes should be the few surviving representatives of primitive Vertebrates, which had not yet obtained jaws and limbs, and from which the Gnathostomes had evolved, I suggest that their organisation must be explained as the consequence of far reaching modification and reduction of a gnathostomic type of Fish, by the influence of their abode in the muddy bottom of rivers and seas, and their more or less parasitistic way of nutrition. By these external influences they lost their jaws and their limbs, while their nasal apertures conjoined to one dorsal median pore. The original difference between the spiracle and the other gill-clefts disappeared, while (but only in some Myxinoïds) the gill-clefts considerably increased in number. In this latter instance Acrania and Ascidia reached a still higher grade of modification, in consequence of temporary or everlasting fixation, or of immersion in the sand.

To the same causes may be ascribed the cylindrical bodyform of Cyclostomes, giving them a superficial similarity to eals and serpents and even to worms, which however has nothing in common with phylogenetic origin, but is simply a feature of paralellism.

Judging after the name Helminthoïd, which NAEF accords to some (hypothetical) stages in their ontogeny, he attributes a far higher value to this resemblance with worms. In order to prove this relation he even does not hesitate to assume, that in the course of their development this helminthoïd stage executed a complete turning upside-down, by which the dorsal and ventral side changed in position, though no trace whatever of such a reversion can be observed in their ontogeny.

By his views NAEF is led to the conclusion that the Myxinoïds are more primitive than the Petromyzontidae, especially on account of their higher number of gill-slits, making them more nearly related to Amphioxus. There can be no doubt that this conclusion is erroneous.

*Résumé.*

Selon l'opinion de NAEF et plusieurs autres zoologistes modernes les Cyclostomes devraient être considérés comme des êtres primitifs et ancestraux des autres Vertébrés. Au contraire le présent auteur prétend que leur organisation est le résultat d'une profonde modification, causée par leur mode de vie dans la boue des rivières et de la mer, et encore plus par l'influence de leur nutrition plus ou moins parasitique. Ces causes ont fait disparaître leurs nageoires et leurs machoires, et réduit leurs ouvertures nasales à un seul trou situé dans la ligne médiane du dos. La forme cylindrique de leur corps, qui leur donne une ressemblance superficielle avec les anguilles et les serpents (en outre sans aucune importance génétique) peut être attribuée à ces mêmes causes, aussi bien que l'augmentation du nombre des fentes branchiales, qui de plus est extrêmement variable, et ne se retrouve que chez quelques genres des Myxinoïdes, en contraste des Petromyzontidae, où le nombre est fixe, et correspond avec celui des Notidanides.

Pour prouver une relation génétique des Cyclostomes avec les Vers, NAEF introduit un stade „helmintoïde" dans leur ontogénie, qui n'existe pas en réalité, mais par là il se voit contraint de concevoir une complète réversion dans le cours de leur développement, qui fait changer les surfaces dorsale et ventrale de position. Ce revirement est absolument imaginaire, puisqu'on n'en trouve aucune trace dans leur ontogénie, de sorte que cette hypothèse ne prouve rien en faveur d'une origine directe des Cyclostomes d'ancêtres vermiformes.

*Zusammenfassung.*

In Erwiderung der Behauptungen NAEF's, wonach die Cyclostomen als ursprünglich organisirte Vorfahren der Gnathostomen zu betrachten seien, halte ich sie für weitgehend umgeändert, in Folge ihrer Lebensweise im Schlamm Boden der Gewässer, und ihrer saugenden Ernährungsart. Durch die erstere haben sie die wurmförmige Körpergestalt bekommen und ihre Gliedmassen verloren, durch die letztere haben sich ihre Kiefer rückgebildet, und hat sich ihre Mundhöhle zu einem Saugtrichter umgestaltet, der ausserdem bei Petromyzonten und Myxinoïden noch von gänzlich verschiedener Form ist, und dabei nur scheinbar kreisförmig, in Wirklichkeit aber zweiseitig symmetrisch. Durch dieselben Ursachen haben sich die Nasenlöcher nach der Rückenseite verlagert und zu einer unpaaren Oeffnung vereinigt.

NAEF sieht auch in der höheren Zahl der Kiemenöffnungen bei einigen Gattungen der Myxinoïden ein ursprüngliches Merkmal, das nebenbei noch auf nähere Verwandtschaft mit den Acraniern und Ascidien deuten soll. Von diesem Gesichtspunkt aus kommt er zu der Schlussfolgerung, dass die Petromyzonten mehr von dem ursprünglichen Bildungstypus der Cyclostomen abgewichen seien als die Myxinoïden. Es ist aber klar,

dass diese beiden Abteilungen sich gerade umgekehrt zu einander verhalten, worauf auch die grosse Variationsbreite in der Kiemenspaltenzahl bei den Myxinoïden, in Gegensatz zu der Konstanz bei den Petromyzonten hinweist. Die letzteren stimmen in dieser Hinsicht mit den Notidani unter den Selachiern überein.

In Bezug auf die wurmförmige Körperform sei bemerkt, dass eine solche in allen Abteilungen der Vertebraten bei einigen wenigen Formen vorkommt, und überall als eine secundäre Abrundung der ursprünglich nicht drehrunden Gestalt gedeutet wird. Es liegt also kein Grund vor, bei Cyclostomen an die Wurförmigkeit einen primären Charakter zuzuschreiben, der auf nähere Verwandtschaft mit den Anneliden hinweisen sollte. NAEF nimmt eine solche an, indem er in ihre Ontogenie einige von ihm abgebildete, in Wirklichkeit jedoch nicht bestehende „helminthoïde“ Stadien hineininterpretirt. Er sieht sich aber dadurch genötigt anzunehmen, dass die fertig ausgebildete annelidenartige Larve sich schliesslich um 90° um ihre Längsachse umwälzt, obwohl in der Entwicklungsgeschichte von Petromyzon von einer solchen Rotirung keine Spur zu entdecken ist.