

4
985

OVER DEN BOUW DER SCHELPEN

VAN

BRACHIOPODEN EN CHITONEN.

OVER DEN BOUW DER SCHELPEN
VAN
BRACHIOPODEN EN CHITONEN.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT,

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE,

AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE LEIDEN,

OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS

DR. M. J. DE GOEJE,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE,

op Donderdag den 30sten Maart 1882,

des namiddags te 3 uren,

VOOR DE FACULTEIT TE VERDEDIGEN

DOOR

JOHAN FRANS VAN BEMMELEN,

GEBOREN TE GRONINGEN.

Instituto Oceanográfico

REG N^o 1849

S. PAULO, 5. 4. 6

LEIDEN. — E. J. BRILL.

1882.

BOEKDRUKKERIJ VAN E. J. BRILL, TE LEIDEN.

AAN

MIJNE OUDERS.

INHOUD.

VOORWOORD	9
I. BRACHIOPODEN.	
Overzicht der Literatuur	11
Inleiding en Geschiedkundig Overzicht	19
De schelpen der Brachiopoden	57
II. CHITONEN.	
De schelpen en de rughuid der Chitonen	83
VERKLARING DER PLAAT	101
STELLINGEN	105

VOORWOORD.

Door het Koninklijk Nederlandsch Zoölogisch Genootschap „Natura Artis Magistra” te Amsterdam werd mij een gedeelte der dieren, welke door de twee laatste expedities der „Willem Barents” zijn meegebracht, welwillend ter bewerking toevertrouwd. Voor deze vereerende opdracht ben ik het Genootschap ten zeerste dankbaar.

Onder dat gedeelte waren ook Brachiopoden en wel een groot aantal exemplaren van *Waldheimia cranium*, eenige van *Terebratulina caput-serpentis* en eenige van *Rhynchonella psittacea*.

Verder kon ik een aantal voorwerpen van *Lingula anatina* en enkele van *Terebratula vitrea* voor het onderzoek gebruiken, deels afkomstig uit het materiaal van het Zoötomisch Laboratorium te Leiden, deels door het Rijksmuseum voor Zoölogie aldaar op vrijgeveige wijze ter mijner beschikking gesteld.

De rijkdom van vormen, aldus in mijn bezit, bracht

mij er toe onder de hooggewaardeerde leiding van Prof. Hoffmann den bouw van deze diergroep nauwkeuriger na te gaan en op aanraden van Z.H.G. tot onderwerp van mijn proefschrift te kiezen.

Daar ik evenwel bemerkte, dat het onderzoek van den geheelen bouw der Brachiopoden van te grooten omvang zou worden, beperkte ik mij vooreerst tot dat van hunne woonschelpen. Aan de bespreking dier deelen gaat een opgaaf vooraf van de onderzoekingen, die tot nu toe over de organisatie der Brachiopoden gedaan zijn, en van de verschillende meeningen welke over hunne verwantschapsbetrekkingen tot andere dierklassen zijn geuit.

Verder sluit er zich een onderzoek bij aan over den bouw der Chitonschelpen, hetwelk onder leiding van Dr. A. A. W. Hubrecht, lector in de Dierkunde alhier, werd ondernomen. Zoowel aan hem als aan mijn hooggeachten Promotor Prof. Dr. C. K. Hoffmann betuig ik mijn hartelijken dank voor de hulp en den raad, die ik steeds mocht ondervinden.

I. BRACHIOPODEN.

Overzicht der literatuur betreffende den bouw der Brachiopoden.

1. 1797. G. CUVIER, *Mémoire sur l'anatomie de la Lingule*.
Bulletin de la Société philomatique, I, 1797.
Annales du Muséum, Vol. I, 1802.
Mémoires pour servir à l'histoire des Mollusques, N^o. 21, 1817.
2. 1834. R. OWEN, *On the Anatomy of the Brachiopoda*.
Transactions of the Zoölogical Society of
London, Vol. I, 1835.
Annales des Sciences naturelles, Zoölogie,
III, 1835.
3. 1835. A. QUENSTEDT, *Ueber das Oeffnen und Schliessen
der Brachiopoden*.
Wiegmann's Archiv, I. Jahrg. Bd. II, 1835.
Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol.
XVI, 1855, bl. 429.
4. 1843. W. CARPENTER, *Report on the Microscopic Structure
of Shells*.
British Association Report 1843.

5. 1844. W. CARPENTER, *Report on the Microscopic Structure of Shells.*
British Association Report 1844.
Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. I, Vol. XVI, 1845.
6. 1845. R. OWEN, *Lettre sur l'appareil de la circulation chez les Mollusques de la classe des Brachiopodes.*
Ann. des sciences nat. 3^{me} Sér. Zoöl. T. III, 1845.
l'Institut Tom. XIII, 1845.
7. 1845. C. VOGT, *Anatomie der Lingula anatina.*
Neue Denkschrifte der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften, Bd. VII, 1845.
8. 1847. W. CARPENTER, *Report on the Microscopic Structure of Shells.*
British Association Report, 1847.
9. 1847. A. D'ORBIGNY, *Considérations zoologiques et géologiques sur les Brachiopodes.*
Ann. des sciences nat. 3^{me} Sér. Zoöl. T. VIII.
10. 1847. J. STEENSTRUP. *Om Anomias stilling til Muslingerne og Terebratulerne.*
Skandinavian Naturf. Förhandl. V, bl. 958. 1847.
Proceedings of the Royal Danish Academy, 1847
11. 1850. QUEKETT, *Histological catalogue of the Museum of the Royal College of Surgeons, Vol. I, pl. XVI, fig. 7a.*
Lectures on Histology, Vol. VII, bl. 290.

- 12.** 1851. C. VOGT, *Zoologische Briefe*. I Th.
- 13.** 1853. E. FORBES, *British Mollusca*, Vol. II.
- 14.** 1853. T. DAVIDSON, W. CARPENTER en R. OWEN, *Introduction to the classification of Brachiopoda*.
Uitgegeven door de „British Palaeontological Society”, 1853.
- 15.** 1853. P. GRATIOLET, *Recherches sur l'anatomie de la Térébratule australe*.
Comptes Rendus, bl. 45, 1853.
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol. XIII, 1854.
- 16.** 1854. W. CARPENTER, *On a peculiar arrangement of the Sanguiferous System in Terebratulæ and other Brachiopoda*.
Proceedings of the Royal Society of London, Vol. VII, 1854.
Annals and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol. XIV, 1854.
Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1855.
- 17.** 1854. T. H. HUXLEY, *Contributions to the anatomy of the Brachiopoda*.
Proceedings of the Royal Society of London, Vol. VII, 1854.
Annals and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol. XIV. 1854.
London Edinburgh Philosophical Journ., 1854.
- 18.** 1854. O. SCHMIDT, *Die neuesten Untersuchungen über die Brachiopoden*.
Zeitschr. gesammter Naturwissensch. Bd. III.
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol. XVI, 1855, bl. 429.

- O. SCHMIDT, Handbuch der Zoölogie, 1854.
19. 1854. S. P. WOODWARD, *A manual of the Mollusca.*
20. 1855. T. H. HUXLEY, *Note to a paper entitled: Contributions to the anatomy of the Brachiopoda.*
Proc. of the Royal Society of London, Vol. VII.
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II ser. Vol.
XV, bl. 456, 1855.
London Edinburgh Philosophical Journ.
IX. bl. 395, 1855.
21. 1855. MC. ANDREW and BARRET, *Notes on the Brachiopoda observed in a dredging tour on the coast of Norway.*
British Association Report, 1855.
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol.
XVI. bl. 257.
22. 1855. T. DAVIDSON, *A few remarks on the Brachiopoda.*
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II Ser.
Vol. XVI, bl. 429.
23. 1856. T. DAVIDSON, *Classification der Brachiopoden.*
Uebersetzung von F. A. Marshall und E.
Suess, Wien.
24. 1857. P. GRATIOLET, *Recherches pour servir à l'histoire des Brachiopodes.* 1^{re} Monographie:
Etud. anatomiques sur la Térébratule australe.
Journal de Conchyliologie, T. VI. (2^{de} Sér.
T. II).
25. 1857. A. HANCOCK, *On the organisation of the Brachiopoda.*
Ann. and Mag. of Nat. Hist. II Ser. Vol.
XX, bl. 141.

- 26.** 1858. A. HANCOCK, *On the organisation of the Brachiopoda.*
Philosophical Transactions. Vol. CXLVIII.
- 27.** 1859. C. SEMPER, *Reisebericht.*
Zeitschr. f. Wissensch. Zoöl. Th. XI.
- 28.** 1860. J. MC. CRADY, *Letter to Mr. W. Stimpson on the Lingula pyramidata.*
Americal Journal of Science and Arts, 2d. Ser. Vol. XXX. Nr. 88.
- 29.** 1860. P. GRATIOLET, *Recherches pour servir à l'histoire des Brachiopodes. 2^{de} Monographie: Etudes anatomiques sur la Lingule anatine.*
Journal de Conchyliologie, T. VIII. (2^{de} Sér. T. IV).
Bibliothèque universelle, 1860.
- 30.** 1860. C. MOORE, *Modifications in the loop of the fossil Terebratula Buckmanni.*
The Geologist, Vol. III, 1860.
- 31.** 1860. E. DESLONGCHAMPS. *Sur la fonction des spicules calcaires renfermés dans le manteau de certaines Brachiopodes.*
L'Institut XXVIII, bl. 421.
- 32.** 1860. F. MÜLLER, *Beschreibung einer Brachiopodenlarve.*
Reichert und du Bois-Reymond's Archiv. (bl. 72).
Ann. and Mag. of Nat. Hist. III Series, Vol. VI.
- 33.** 1861. F. MÜLLER, *Die Brachiopodenlarve von Santa Catharina. 2^{ter} Beitrag.*
Wiegmann's Archiv, XXVII Jahrg. 1861.

- Ann. and Mag. of Nat. Hist. III Series,
Vol. VIII.
- 34.** 1861. H. LACAZE DUTHIERS, *Histoire de la Thécidie*.
Ann. des Sciences Nat. 4^{me} Sér. Zoöl.
T. XV.
- 35.** 1862. H. G. BRONN, *Die Klassen und Ordnungen der
Weichthiere*.
Kopfflose Weichthiere, Bd. III, Abth. I.
- 36.** 1862. J. MACDONALD, *On the physiology of the pal-
lial Sinuses of the Brachiopoda*.
Transactions of the Linnean Society. Vol.
XXIII.
- 37.** 1864. C. SEMPER, *Reisebericht*.
Zeitschr. f. Wissensch. Zoöl. Bd 14.
- 38.** 1865. EUDES DESLONGCHAMPS, *Recherches sur l'or-
ganisation du manteau chez les Brachio-
podes articulés*.
Mémoires de la Soc. Linnéenne de Nor-
mandie XIV, N^o. 2.
- 39.** 1865. E. S. MORSE, *Classification of the Mollusca
based upon the principle of Cephalization*.
Proceedings of the Essex Institute, Salem,
Mass. Vol. IV.
Americ. Journ. of Sc. and Arts Vol. XLII,
1866.
- 40.** 1867. W KING, *On the histology of the Test of
the class Palliobranchiata*.
Transactions of the Royal Irish Academy,
Vol. XXIV
- 41.** 1868. C. J. A. MEIJER, *On the development of the
loop and septum in Terebratella*.

- Geological Magazine, Vol. V.
- 42.** 1869. E. S. MORSE, *On the early stages of Terebratulina septentrionalis.*
 Americal Naturalist, Sept. 1869.
 Amer. Journ. of Science and Arts, II Ser. Vol. XLIX, 1870.
- 43.** 1870. E. S. MORSE, *The Brachiopoda a division of Annelida.*
 Proc. of the Boston Society of Nat. Hist. 1870.
 Amer. Journ. of Sc. and Arts, II. Ser. Vol. L.
- 44.** 1871. E. S. MORSE, *On the early stages of Terebratulina septentrionalis.*
 Memorials of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1871.
 Ann. and Mag. of Nat. Hist. IV Ser. Vol. VII, 1871.
- 45.** 1873. E. S. MORSE, *On the embryology of Terebratulina septentrionalis.*
 Memorials of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1873.
- 46.** 1873. E. S. MORSE, *On the systematic position of the Brachiopoda.*
 Proceedings of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XV.
- 47.** 1873. W. KING, *On some characters of Lingula anatina illustrating the study of fossil Palliobranchs.*
 Ann. and Mag. of Nat. Hist. IV Ser. Vol. XII.
- 48.** 1873. TH. GILL, *On the primary divisions of the Brachiopods.*
 Ann. and Mag. of Nat. Hist. IV Ser. Vol. XII.

49. 1873. RAY LANKESTER, *Summary of zoölogical observations made at Naples.*
Ann. and Mag. of Nat. Hist. IV Ser. Vol. XI.
50. 1873. A. KOWALEWSKY, *Ontwikkelingsgeschiedenis van Brachiopoden* (Russische tekst).
Protokollen der Vergadering van Russische Natuuronderzoekers te Kasan, 1873, gereferreed in „Schwalbe's Jahresbericht", Bd. II, 1875.
51. 1875. H. FRIELE, *Bidrag til Vestlandets Mollusk fauna.*
Christiania videnskab's Selskabets Förhandlingar, 1875.
52. 1877. H. FRIELE, *The development of the skeleton in the genus Waldheimia.*
Archiv for Mathematik og Naturvidenskab, Christiania, 1877.
53. 1877. HÉROUARD, *Sur les courants de nutrition des Brachiopodes.*
Journal de conchyliologie, 1877.
54. 1877. T. DAVIDSON, *What is a Brachiopod?*
Geological Magazine 1877.
55. 1878. W. K. BROOKS, *On the development of Lingula.*
Chesapeake Zoöl. Laborat. scientific results of the session 1878.
Archives de Zoöl expér. et génér. T. VIII, 1879—1880.
56. 1880. T. DAVIDSON, *Report on the Brachiopoda dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876.* In »the Voyage of H. M. S. Challenger."
-

Inleiding en Geschiedkundig Overzicht.

Brachiopoden zijn bilateraal symmetrische, geledede zeedieren ¹⁾. Hun lichaam wordt tegen uitwendige invloeden beschermd door twee schelpen die gelegen zijn in vlakken loodrecht op het vlak van symmetrie, dus aan de rug- en buikzij van het lichaam. Het dier neemt slechts het achterste gedeelte der ruimte binnen de schelpen in. Het bestaat uit drie segmenten, of uit vier, wanneer men den steel als een afzonderlijk segment opvat. Deze steel steekt aan de achterzij buiten de schelpen uit en is of aan verschillende voorwerpen vastgegroeid of dient den dieren om zich in het zand te boren.

Het voorste segment draagt in 't midden den mond, die naar een der schelpen is toegekeerd, en terzij daarvan twee armvormige aanhangsels, aan welke de Brachiopoden hun naam ontleenen. Deze armen zijn op verschillende wijzen gekronkeld en bezet met eene dichte, dubbele rij van draadvornige aanhangsels, cirri geheeten. Dikwijls worden de armen gesteund door een kalkscelet, dat aan de binnenzij van eene der schelpen is bevestigd. De armen bevatten

1) Clauss noemt in de laatste uitgaaf van zijne „Grundzüge der Zoölogie, 1881” de Brachiopoden ongelede dieren.

over hunne geheele lengte een wijd kanaal, dat misschien als een gedeelte der lichaamsholte moet opgevat worden. Deze holte is nl. bij Brachiopoden zeer sterk ontwikkeld, terwijl daarentegen alle weefsels en organen bijzonder eenvoudig gebouwd zijn en weinig ruimte innemen.

De armholten worden van elkaar gescheiden door het vooreind van 't darmkanaal, dat van de mondopening af eerst in de richting naar de andere schelp toe loopt en daarop zich onbuigt en overlangs naar 't achtereind van 't lichaam gaat. Het doorloopt daarbij de twee voorste segmenten. Deze zijn van elkaar en van 't achterste segment gescheiden door dwarsschotten die van den lichaamswand naar den darmwand verlopen. Zij scheiden evenwel de ruimten der segmenten niet geheel van elkaar, het zijn geene volkomene schotten. Ook in den steel bevindt zich eene centrale holte, maar deze is wel geheel van de overige lichaamsholte afgescheiden (volgens Gratiolet).

Het darmkanaal is bovendien aan den rug- en den buikwand opgehangen door overlangsche mesenterien. Hierdoor wordt dus de lichaamsholte in de twee voorste segmenten verdeeld in twee zijdelingsche helften. In het derde segment is dit slechts gedeeltelijk het geval, want òf het darmkanaal eindigt hierin blind, òf het buigt zich weer naar voren om en mondt aan de rechterzij met een anus uit.

De binnenvlakte van elk der schelpen is bekleed met een vliezigen mantel. Er zijn dus twee mantelhelften, eene aan de buik- en eene aan de rugzij. Deze mantelbladen zijn plooiën die de lichaamswand langs zijn geheelen buik- en rugrand vormt. Ieder mantelblad bestaat dientengevolge uit twee vliezen: een buitenste en een binnenste. Het eerste is eene onmiddellijke voortzetting van buik- of

rughuid, het laatste van den voorwand van 't lichaam. Het buitenste vlies scheidt de schelpen af.

Ook de lichaamsholte zet zich in een gedeelte der mantelplaten voort en vormt daarin de zoogenaamde mantelsinussen, welke zich op verschillende wijzen vertakken en waarin bij vele vormen de geslachtsklieren zijn gelegen. Bij andere daarentegen liggen deze in de holten der segmenten zelf. Ze zijn altijd ten getale van twee aanwezig: één paar aan de rug-, één aan de buikzijde.

Op de grens tusschen het tweede en derde segment liggen de open trechters van de uitvoergangen der geslachtsproducten, ter weerszij tegen den lichaamswand. Deze gangen loopen naar voren en monden uit aan de voorzij van 't lichaam dicht bij den mond. Behalve hunne functie als geslachtswegen, hebben ze waarschijnlijk nog die van uitscheidingsorganen. Bij sommige vormen zijn vier dergelijke trechters aanwezig. De open monden van het bijkomende paar liggen dan in het vlies tusschen het eerste en tweede segment. De dwarsschotten steunen dus zoowel het darmkanaal als de trechtermonden.

Een groot deel der lichaamsholte van het eerste en tweede segment wordt opgevuld door de leverlobben, boomvormige klieren, die ter weerszij in 't darmkanaal uitmonden, hetwelk op die plaats iets opgezwollen is. Deze verwijding wordt maag genoemd.

Door het lichaam verloopende vele spieren, die dienen tot het openen en sluiten der schelpen. De spieren zijn, evenals alle andere organen, symmetrisch gerangschikt. De wand van den steel is geheel met een spierlaag bekleed.

Het zenuwstelsel is gelegen tegen den voorwand van 't lichaam. Het vormt een ring om den slokdarm op de

plaats waar deze tusschen de bases der armen uittreedt in de lichaamsholte. Deze ring vormt twee kleine opzwellingen ter weerszij boven den darm en eene groote verdikking midden daaronder, welke laatste verscheidene takken afgeeft. Van deze zijn de middelste het dikst en verloopen evenwijdig naar achter.

De twee kleine knopen worden vergeleken met de supra-oesophageale gangliën van andere dieren, de groote knoop in de middellijn met de infra-oesophageale. Daardoor kan men de rug- van de buikzij onderscheiden. De mond blijkt dan naar de buikzij gekeerd te zijn, de darm zich eerst naar de rugzij te wenden om daarop naar achteren te verloopen.

Of bij Brachiopoden een bloedvaatstelsel voorkomt, is niet zeker. Wel ligt aan de rugzij van den darm op de hoogte van de maag eene blaas en vlak bij de trechtermonden van de uitvoergangen der geslachtsproducten liggen eveneens kleinere blazen, waarvan kanalen afgaan. Deze blazen staan waarschijnlijk door die kanalen met elkaar in verband en geven vaten af, die zich in de mantelplaten en de mondarmen vertakken. Maar aan levende Brachiopoden is nog door niemand waargenomen dat deze blazen kloppen.

De lichaamsholte is gevuld met eene vloeistof, waarin cellige elementen voorkomen. Deze vloeistof verkeert in gestadige beweging door den invloed der trilharen, waarmee de wand der lichaamsholte bezet is.

De gaswisseling heeft waarschijnlijk door den mantel en den wand der armen plaats. Vooral de draadvormige aanhangsels, waarmee de armen bezet zijn, maken ze daarvoor uiterst geschikt, daar ze eene groote oppervlakte vormen, die met het zeewater in aanraking is en tegelijk door

hunne bewegingen dit water voortdurend ververschen. Dat ook de mantel bij de ademhaling van dienst is, blijkt uit de vertakking van de lichaamsholte tusschen de mantelplaten, waardoor dus de lichaamsvloeistof over eene groote uitgestrektheid aan den invloed der zuurstof van het water wordt blootgesteld.

De eieren der Brachiopoden deelen zich, voor zoover de ontwikkelingsgeschiedenis bekend is, in hun geheel en regelmatig. Zij ontwikkelen zich tot blastula's, waaruit in de meeste der waargenomen gevallen eene gastrula door instulping ontstaat. Bij deze worden het mesoderm en de lichaamsholte aangelegd door afsnoering van zijdelingsche darmuitstulpingen. De blastopoor sluit zich, het embryo rekt zich uit en geleedt zich eerst in twee, dan in drie en daarop soms nog in vier segmenten. Volgens Lacaze Duthiers (34) ontstaan de nieuwe segmenten altijd vlak achter 't voorste.

Nadat het embryo het eivlies verlaten heeft, zwemt het korter of langer tijd vrij rond. Het is gedeeltelijk met trilharen bekleed en het voorste segment vormt een soort van kopscherm met lange trilharen langs zijn rand. Verder zijn in dit scherm twee paar oogen en een paar gehoorblaasjes gelegen.

Aan het tweede segment ontstaat de mantel als een paar huidplooien, wier rand met lange borstels is bezet. Nadat het dier zich heeft vastgezet gaan de mantelplaten schelpen afscheiden. Oogen en gehoorblaasjes verdwijnen, terwijl de mond door eene ectoderminstulping ontstaat en om den mond heen eene schijf met eene kring van tentakels zich ontwikkelt. Later groeien de hoeken van deze schijf uit tot de armen, terwijl de tentakels sterk in aantal toenemen, en draadvormige aanhangsels worden.

Ook de steel groeit eerst later uit (ten minste bij *Lingula*). De ontwikkeling heeft dus plaats met gedaantewisseling.

Door de boven beschreven kenmerken onderscheiden zich de Brachiopoden zoo sterk van alle andere diergroepen, dat men ze in den laatsten tijd tot eene afzonderlijke klasse heeft verheven, die zich het naast aansluit bij verschillende afdelingen der Gelede Wormen. Voor men evenwel hiertoe gekomen was, zijn de Brachiopoden van de eene groep naar de andere gebracht, terwijl een groot aantal Conchyliologen ze voortdurend bij de Mollusken rekenden en nog blijven tellen, voornamelijk om het uiterlijk hunner schelpen.

De eerste beschrijvingen van Brachiopodenschelpen komen voor bij FABIVS COLUMNA ¹⁾ in 1616 en MARTIN LISTER in 1678. Zij noemden ze *conchae anomiae*, voor welken naam reeds in 1696 LLHWYD ²⁾ dien van *Terebratula* in de plaats stelde. Maar LINNAEUS voerde in 1768 den naam *Anomia* weer in ³⁾, terwijl hij van *Lingula* ééne der schelpen beschrijft onder den naam *Patella unguis*, niet wetende dat er nog eene tweede bij hoorde. In deze dwaling vervielen ook RUMPHE en FAVANNE, welke die ééne schelp vergeleken met de vliezige schaal van *Limax*. CHEMNITZ zag het eerst beide schelpen, maar noemde het dier desniettegenstaande *Pinna unguis*. PALLAS gaf in 1766 ⁴⁾ de eerste goede afbeelding van de schelpen van *Terebratuliden* en

1) De purpura.

2) *Lithophylacii Britanici Iconographia*, 1696.

3) *Systema naturae*, 12de Uitgave.

4) Pallas, *Miscellanea Zoologica*, 1766.

de eerste goede beschrijving der dieren die ze bewonen. Hij noemt ze met den ouden naam evenals Linnaeus *Anomia*. De eerste goede teekening van het dier eener *Terebratulina caput-serpentis* werd in 1774 door GRÜNDLER ¹⁾ gegeven, terwijl O. F. MÜLLER ²⁾ in 1781 eene *Crania* afbeeldde onder den naam *Patella anomala*, welke door Cuvier in dien van *Orbicula* werd veranderd. POLI ³⁾ beeldde in 1792 hetzelfde dier af onder den naam *Criopod*.

Eerst in 1789 merkte BRUGUIÈRE ⁴⁾ de overeenkomst op tusschen *Lingula* en de *Terebratuliden*, welke laatste naam door hem weer aangenomen werd voor alle *Brachiopoden* met eene doorboorde schelp, terwijl die van *Anomia* bleef voor een geslacht van *Lamellibranchiaten*, hetwelk in uiterlijk zooveel van sommige *Brachiopoden* heeft, dat het er door Linnaeus mee vereenigd was. Ook na de scheiding werd het als een overgang tusschen de *Terebratuliden* en de overige *Lamellibranchiaten* beschouwd.

Bruguière was de eerste die den steel der *Linguliden* zag en hem vergeleek met dien der *Terebratuliden* en ook met dien der *Lepadiden*. Later zijn de *Cirripediën* nog dikwijls als verwanten der *Brachiopoden* beschouwd. Bruguière verhieft *Lingula* tot een afzonderlijk genus, dat door Lamark en Cuvier werd overgenomen.

Het was CUVIER (1) die voor het eerst den bouw der dieren naging, waaraan de reeds veel besproken schelpen toebehoorden. In 1797 schreef hij eene verhandeling over de anatomie van *Lingula anatina*, waarin hij tot de slot-

1) Gründler, Naturforscher Deel I, II, 1774.

2) O. F. Müller, Zoölogia Danica, 1781.

3) Poli, Testacea utriusque Siciliae, II, 1792.

4) Bruguière, Encyclopédie méthodique, 1789.

som komt, dat er een groot onderscheid bestaat tusschen dit dier en gewone Lamellibranchiaten. Op grond daarvan plaatst hij *Lingula* in eene afzonderlijke orde der Mollusken, waartoe hij ook de Terebratuliden brengt, daar hij, niettegenstaande de gebrekkige beschrijvingen die hem ten dienste stonden, hunne overeenkomst met *Lingula* zeer goed inziet. Als kenmerken dezer nieuwe orde geeft hij op: afwezigheid van kop en voet, het bezit van twee vliezige armen, bezet met draadvormige aanhangsels en geplaatst om den mond; en de ligging der kieuwen in de platen van den mantel.

Verder wijst hij echter nog op talrijke punten van onderscheid tusschen gewone Bivalven en *Lingula*, o. a. het ontbreken van een slotband tusschen de schelpen, de eigenaardige schuine ligging en het aantal der spieren, en de eenvoudigheid van het darmkanaal bij *Lingula*. De uitvoergangen der geslachtsproducten houdt hij voor zijdeling-sche harten, eene dwaling die eerst in 1854 door Huxley is opgehelderd. In 1807 werd voor deze orde van Cuvier door DUMÉRIL ¹⁾ de naam Brachiopoden bedacht en onder dezen naam werd zij door LAMARK ²⁾ onder de afdeeling der Conchylifera monomyaria geplaatst. Hij plaatst er echter behalve de dieren die wij ook thans nog Brachiopoden noemen, de Rudisten onder, die er door Cuvier reeds van gescheiden waren, en er later voor goed uit werden verwijderd.

In 1824 stelde DE BLAINVILLE ³⁾ voor de orde van Cuvier den naam Palliobranchiata voor, welke echter geen ingang gevonden heeft, waarschijnlijk vooral omdat de Blainville

1) Duméril, *Traité élémentaire d'histoire naturelle*, 1807.

2) Lamark, *Animaux sans vertèbres*, 1818.

3) *Dictionnaire des Sc. naturelles*, T. XXXII pag. 298, 1824.

zelf in 1828 ¹⁾ terugkwam van zijne meening dat de ademhalingsorganen, zooals Cuvier beweerde, in den mantel gelegen waren. Met Pallas houdt hij de armen voor de plaats waar de gaswisseling plaats heeft.

Het tweede anatomische onderzoek over Brachiopoden is dat van OWEN (2) in 1835 uitgekomen. Hij onderzocht *Waldheimia australis*, eene *Discina* (door hem *Orbicula* genoemd) en eene *Lingula*soort. Hij beschouwt de Brachiopoden als eene groep van Mollusken, die tusschen de Lamellibranchiaten en Tunicaten, welke toen ook tot die klasse werden gebracht, behoort geplaatst te worden. In de eerste plaats vergelijkt hij ze met de Lamellibranchiaten, en zegt dat ze daarmee eene in 't oog vallende overeenkomst vertoonen wat betreft de natuur en den vorm hunner beschermende organen. In sommige opzichten stelt hij ze er boven: zoo zijn de armen samengestelder dan de lipaanhangsels der Lamellibranchiaten en vooral het spierstelsel der Brachiopoden is hooger ontwikkeld, daar ook het openen hunner schelpen door spieren geschiedt.

Daarentegen acht hij hun vaatstelsel, waaromtrent hij dezelfde verkeerde meeningen als Cuvier heeft, lager ontwikkeld, evenzoo hunne ademhalingsorganen.

Daarop vergelijkt hij de Brachiopoden ook met de Tunicaten en ziet een verband tusschen de mantellamellen der eerste en den wand der ademhalingsholte bij de laatste. Hunne ligging en de eenvoudige bouw komen nl. overeen, daarentegen verschillen ze in vorm. De holte tusschen de mantelplaten kan dan ook niet dienen tot het aanvoeren van voedsel naar den mond, vandaar dat zich de armen

1) Ibid. T. LIII, pag. 131, 1828.

der Brachiopoden zoo sterk ontwikkeld hebben. Den steel hebben de Brachiopoden met *Boltenia* onder de Tunicaten gemeen.

Zijne slotsom is, dat de Brachiopoden in alle grondbegin-selen met de Lamellibranchiaten overeenkomen en geene afzonderlijke klasse vormen, zooals toen reeds door enkelen schijnt beweerd te zijn.

Niettegenstaande deze meening schijnt Owen door de volkomen symmetrie van 't Brachiopodenlichaam, ten opzichte van een vlak dat door de middellijn der schelpen gaat, zoo zeer getroffen te zijn, dat hij zich omtrent de opvatting van vóór en achter, links en rechts volstrekt niet uitlaat. Hij spreekt slechts van de doorboorde en de ondoorboorde schelp, in plaats van ze linker of rechter te noemen, gelijk ze volgens het schema der Lamellibranchiaten moesten geheeten worden. Slechts eenmaal laat hij zich de uitdrukking »upper valve" ontvallen, en zegt dat het darmkanaal zich eerst naar boven, dan naar rechts wendt. De waarheid werd hem hier blijkbaar te sterk.

In 1845 werd de anatomische bouw van *Lingula* opnieuw onderzocht door CARL VOGT (7) en in 1851 legde deze zijne beschouwingen over de Brachiopoden in zijne »Zoölogische Briefe" (12) neer. Vasthoudende aan de gedachte dat deze dieren Lamellibranchiaten zijn, trachtte hij hunne organen in het schema der Tweekleppige Weekdieren te wringen. Met den steel weet hij daarbij echter geen raad, daar deze volgens zijne opvatting aan de rug- in plaats van aan de buikzij ligt, dus niet met den voet der Lamellibranchiaten te vergelijken is.

Met de beschouwingen van Vogt schijnen de meeste zoölogen dier dagen het eens te zijn geweest; b.v. Des-

hayes en Agassiz, ofschoon toch velen, evenals Owen door de merkwaardige symmetrie der Brachiopoden aan het wankelen werden gebracht. Ten minste Vogt spreekt zijne ergernis uit dat zoovelen van rug- en buikschelp spreken, in plaats van linker en rechter, zooals 't behoort. Een van de argumenten, waarop de verwantschap van Brachiopoden met Lamellibranchiaten werd betoogd was de overeenkomst tusschen sommige vormen der eerste en het geslacht *Anomia* onder de laatste, hetzelfde waarmee reeds Pallas en Linnaeus de Terebratuliden verward hadden. Reeds in 1847 echter kwam STEENSTRUP (10) op tegen deze vergelijking en toonde aan dat de *Anomia*'s niet sterk van de overige Lamellibranchiaten afwijken, dat daarentegen de Brachiopoden er zoozeer van verschillen, dat ze in 't geheel niet met Mollusken verwant kunnen zijn. In 1848 kwam hij op dit onderwerp terug en uitte de stoute meening, dat de Brachiopoden nauw verwant waren met de Anneliden en voornamelijk met *Serpula*.

Steenstrup's meeningen schijnen weinig bekend te zijn geworden, ofschoon hij, naar Morse (46) vermeldt, er zeer hard over is gevallen. Waarschijnlijk is de onbekendheid der meeste latere schrijvers met zijne stukken te wijten aan het feit dat ze in 't Deensch geschreven zijn. Een voorbeeld van de wijze, waarop de meeningen van Steenstrup en die van Morse, welke er geheel mee overeenkomen, bestreden werden, levert de uitspraak van Verril, meegedeeld door Davidson, dat op die wijze iedere groep wel kon worden gegannelidiseerd.

D'ORBIGNY (9) wees in 1847 op het verschil in structuur tusschen de schelpen der Brachiopoden en der Mollusken en de overeenkomst der eerste met de wooncellen

van sommige Bryozoën. Juist in dezelfde jaren besprak CARPENTER (4, 5, 8, 14, 16) in zijn »Reports on the microscopic structure of shells» hetzelfde verschil.

In 1850 kwam HANCOCK ¹⁾ bij een anatomisch onderzoek over Zoetwaterbryozoën tot het besluit, dat de Bryozoën verwant zijn met de Tunicaten eenerzijds, met de Brachiopoden anderzijds. De laatste beschouwt hij nog altijd als eene afdeeling van Acephale Mollusken, nauw verwant met de Lamellibranchiaten. Hij haalt daarvoor zelfs de overeenkomst met Anomia aan, wier kieuwen hij voor lipaanshangsels houdt, en wier voet volgens hem zou ontbreken.

De verwantschap tusschen Brachiopoden en Bryozoën blijkt volgens hem uit de overeenkomst van de armen der eerste met het tentakel-apparaat van sommige der laatste, bij welke die aanhangsels geplaatst zijn op twee dragers ter weerszij van den mond. Deze dragers zouden de homologa der armen zijn, de tentakels zelf zouden overeenkomen met de cirri op die armen. Bij beide zijn dan de armen hol, de cirri taai en niet samentrekbaar. Ook in de spijsverteringsorganen ziet Hancock veel overeenkomst en vooral in het spierstelsel. Hij wijst echter ook op de groote punten van verschil, o. a. dat de Brachiopoden zich nimmer door knopvorming voortplanten en dus geene stokken vormen. Huxley was het met deze beschouwingen van Hancock geheel eens. Toen dan ook Milne Edwards in 1850 Bryozoën en Tunicaten vereenigde tot eene afzonderlijke klasse onder den naam Molluscoïdea, voegde Huxley in 1853 daaraan de Brachiopoden toe.

Het groote verschil tusschen Anomia en Brachiopoden

1) A. Hancock, On the anatomy of freshwater Bryozoa. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 2d Ser. Vol. V, 1850.

werd in 1853 nogmaals duidelijk door FORBES (13) en in 1854 door LACAZE-DUTHIERS ¹⁾ aangetoond.

In 1854 verscheen een kort opstel van HUXLEY (17) vergezeld van twee leelijke houtsnootjes, maar waarin de belangrijkste ontdekkingen op 't gebied der Brachiopoden-anatomie voorkomen. In de eerste plaats blijkt uit dit stuk dat de opvatting van Vogt algemeen was verlaten. Voortdurend wordt hier van rug- en buikschelp gesproken. In de werken van Owen en Hancock, die in ditzelfde tijdperk uitkwamen, geschiedt het evenzoo. Huxley ontdekte in de eerste plaats dat de darm bij *Waldheimia flavescens* en *Rhynchonella psittacea* blind eindigt en niet zooals Owen in 1853 ²⁾ beweerd had in de middellijn aan de buikzij door een anus uitmondt. Hij zag verder voor 't eerst de overlangsche en dwarse vliezen, die den darm met den lichaamswand verbinden en gaf aan de laatste den naam van gastro- en ileoparietaalbanden. Zijne grootste ontdekking was dat de zoogenaamde zijdelingsche harten van Cuvier, wier trechtervormige uitmondningen in de lichaamsholte reeds door Vogt waren ontdekt, ook naar buiten toe eene opening hebben. Huxley vermeldt dat Hancock door zijne onderzoekingen tot hetzelfde besluit was gekomen en verder waargenomen had, dat van den top der trechterkanalen volstrekt geene vaten naar den mantel en de ingewanden afgaan. Door deze waarnemingen kwam Hancock op 't vermoeden dat de zijkanalen de uitvoergangen der geslachtsproducten waren.

Ten slotte ontdekte Huxley het peervormige blaasje op

1) A. Lacaze Duthiers, *Annales des Sciences Nat.*, 2de Série, Vol. V, 1854.

2) R. Owen, *On the anatomy of Terebratula*, in „Introduction to the Classification of Brachiopoda” van T. Davidson, 1853.

den darm en die bij de trechters, waarvan de beteekenis ook thans nog onverklaard is.

Door zijne onderzoekingen werd Huxley een aanhanger der meening van Hancock, dat de Brachiopoden 't nauwst verwant zijn met de Bryozoën en een overgangsvorm zijn tusschen deze laatste en de Lamellibranchiaten. Als bewijzen haalt hij aan dat het darmkanaal evenals bij Bryozoën neuraal gebogen is, dat de armen te vergelijken zijn met den lophophoor van sommige Bryozoën, en sommige spieren sterke overeenkomst vertoonen met die der Aviculariën. In de English Cyclopaedia, Nat. Hist. Vol. III, 1855, noemt Huxley deze spieren: het zijn de oclusores en de divaricatores. Dezelfde meeningen zijn te vinden in het groote onderzoek van HANCOCK (25 en 26), dat, met tal van prachtige platen versierd, in 1858 uitgegeven werd. Hij bevestigt hierin de belangrijke bovenvermelde ontdekkingen van hemzelve en Huxley, en gaat den bouw van alle organenstelsels nauwkeurig na. Hij komt tot dezelfde besluiten als in 1850 en werkt de vergelijking van Brachiopoden met Tunicaten en Bryozoën nader uit. Zoo acht hij de muscoli adjustores homoloog met de retractoren van den polyp en de dekselspieren bij Paludicella, bij welke ook spieren voorkomen, die werken als de parietale van Inarticulate Brachiopoden.

Een voornaam punt van overeenkomst tusschen Brachiopoden en Tunicaten noemt hij het lacunaire bloedvaatstelsel, ofschoon de lacunen bij Ascidiën nauwe holten zijn geworden, ten gevolge van de sterke ontwikkeling der atriale ruimte.

Verder komt bij beide een nauw verband tusschen mantel en schaal voor, want de eerste vormt uitloopers in de

laatste. Bij Tunicaten bevatten deze duidelijke vaten, toch houdt hij ze voor homoloog met de caeca der Brachiopoden.

In 't algemeen staan volgens hem de Brachiopoden hooger dan de Tunicaten.

Hancock houdt evenwel ook nog altijd vast aan eene verwantschap met de Lamellibranchiaten. De laatste acht hij hooger georganiseerd, behalve in hun spierstelsel.

Omstreeks denzelfden tijd schreef GRATIOLET (24 en 29) twee monographieën, de eerste over de anatomie van *Waldheimia australis*, de tweede over die van *Lingula anatina*. Hierin houdt hij vast aan de opvatting van Owen omtrent de zijdelingsche harten. In andere opzichten is zijn onderzoek zeer nauwkeurig. Door allerlei feiten, b.v. het voorkomen van geringde haren langs den mantelrand, in echte follikels stekend, door de structuur en de plaatsing der spieren en armen, door de volkomen symmetrie der organen, het merkwaardig verband tusschen lichaam en schelp die door antagonistische spieren wordt bewogen en de eigenaardige plaats en bouw der ademhalingsorganen komt Gratiolet tot de overtuiging, dat de Brachiopoden zeer ver van de Lamellibranchiaten afstaan, niets te maken hebben met Tunicaten, maar daarentegen sporen van verwantschap met de Crustaceën vertoonen. Hij vergelijkt b.v. hunne armen met de kieuwen dezer laatste.

Een overzicht over de kenmerken der Molluscoïdea en de verwantschap der drie daarin opgenomen diergroepen kan men vinden in het leerboek van Carus en Gerstäcker ¹⁾ van 1868—75. Daarin wordt van de Molluscoïdea gezegd, dat ze slechts den gedrongen, zijdelings symmetrischen

1) J. V. Carus und Gerstäcker, Handbuch der Zoölogie, Bd. I. 1868—75.

vorm met de Mollusken gemeen hebben, *een vorm waaraan nooit geleding voorkomt*. Verder wijken ze in bouw zoover van de Mollusken af, dat ze als een zelfstandige kring van vormen moeten beschouwd worden. Het groote onderscheid is, dat bij de Mollusken het animale gedeelte des lichaams scherp van het vegetatieve gescheiden is, bij de Molluscoïden daarentegen eene dergelijke uitwendige grens geheel ontbreekt. Eene vergelijking van het Molluscoïdenlichaam met dat der Mollusken heeft dan ook slechts de beteekenis van een hulpmiddel, want gaat men uit van het schema der Mollusken dan krijgt men bij Molluscoïden slechts negatieve kenmerken. Hieruit blijkt de onnatuurlijkheid der verbinding van beide groepen. De Tunicaten vertoonen nog de meeste punten van analogie met de Acephale Mollusken.

Wat de verwantschap der groepen van Molluscoïden onderling aangaat: de kieuwholte der Tunicaten, de mantelholte der Brachiopoden en de tentakelschede der Bryozoën worden met elkaar vergeleken, terwijl de armen der Brachiopoden gehomologiseerd worden met de tentakels der Bryozoën en de kieuwbalken van sommige Tunicaten. Alle hebben verder een ganglion tusschen mond en anus gemeen.

Eene hiermee overeenkomstige vergelijking, vergezeld van schematische teekeningen kan men ook vinden in Bronn's *Malacozoa Acephala* ¹⁾.

Een grooten stap vooruit kwam de kennis van de systematische stelling der Brachiopoden, toen MÜLLER (32 en 33) en LACAZE DUTHIERS (34) in 1860 en 61 larven dezer dieren ontdekten. Beiden zagen, dat deze vrij rondzwommen

1) H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere, 1862.

en in 3 of 4 segmenten waren verdeeld, waarvan het eerste oogvlekken droeg. Müller nam bovendien nog waar, dat de larven twee mantellappen hebben, wier rand met lange haren bezet is, dat naast de oogen twee gehoorblaasjes voorkomen, dat de larven zich na eenigen tijd vastzetten en dat daarna de setae afvallen en oogen en gehoorblaasjes atrophieeren. Lacaze Duthiers deed ook een anatomisch onderzoek op *Thecidium Mediterraneum*, welks larven hij ontdekte en welks oviducten hij vergelijkt met die van *Bonnellia*. Ook in den bloedsomloop meent hij punten van overeenkomst met dien bij *Gephyreën* te zien.

Het waren vooral de ontdekkingen van MORSE (42) in 1869 over de ontwikkelingsgeschiedenis van *Terebratulina septentrionalis*, die het verschil tusschen hare larven en die der Mollusken en de overeenkomst met die van Gelede Wormen en met volwassen Bryozoën duidelijk in het licht stelden. Morse zelf was de eerste om deze overeenkomst uit te werken. Hij schreef eerst in 1870, daarna in 1873 stukken over de systematische stelling van Brachiopoden (43 en 46), waarin hij ook op grond van anatomische onderzoekingen, tracht aan te toonen, dat ze in hun algemeenen bouw en dien van alle organen in 't bijzonder overeenkomen met Anneliden, vooral met Tubicole, en daarentegen verschillen van Mollusken.

Zoo vertoont de steel van *Lingula* overeenkomst met het achterlijf van die Wormen, wier lichaam duidelijk in een thoracaal en een abdominaal gedeelte is gescheiden. welk laatste in een koker besloten zit. Want de steel van *Lingula* is zeer bewegelijk, geringeld en bekleed met eene dikke cuticula, die doorboord wordt door de uitvoergangen van kliertjes, wier secreet dient om een koker van zand op te bouwen.

In de twee paar oviducten van *Rhynchonella*, de rangschikking der spieren en de insnoering achter de oclusores posterii bij *Lingula* ziet Morse sporen eener segmentatie; verder houdt hij het lichaam der Brachiopoden voor ongeleed, evenals dat van vele Wormen, waaronder hij ook de Chaetognathen noemt. Hij wijst op de sterke overeenkomst van rug- en buikzij, die ook zoo typisch is voor Gelede Wormen.

Van de groote gedrongenheid des lichaams zegt hij, dat dit een verschijnsel is dat in alle orden van dieren optreedt.

Den mantel der Brachiopoden vergelijkt hij met de ringkragen die bij enkele Wormen voorkomen, vooral bij die welke sterk ontwikkelde kopaanhangsels hebben. Deze kraag is ook dikwijls op zij gespleten. De schelpen beschouwt hij als eene cuticula, waarbij hij zich vooral op de manteluitloopers, die er in kunnen voorkomen, steunt. Deze vergelijkt hij met fijne aanhangsels der matrix, die in de poriën der cuticula van Anneliden en Crustaceën aanwezig zijn.

Hij betoogt verder dat bij Mollusken nooit echte hoornachtige haren in follikels van de huid voorkomen, bij Anneliden en Brachiopoden daarentegen in sterk aantal. Bij Tubicolen zijn deze, evenals bij Brachiopoden, tot het voorste gedeelte van 't lichaam beperkt. De haren zijn bewegelijk en dienen dikwijls om de ademhalingsorganen te beschermen, evenals de setae langs den mantelrand van *Lingula* de mantelholte kunnen afsluiten. Naar aanleiding van de gewoonte van *Lingula* om zandkokers te bouwen wijst hij op het belangrijke feit, dat al die Wormen, wier lichaam duidelijk uit een thoracaal en een abdominaal gedeelte is samengesteld en die aan den kop twee armvormige aanhangsels hebben, welke met cirri bezet en dikwijls spiraalsgewijs ge-

wonden zijn, zich kenmerken door de gewoonte om kokers te bouwen.

Hij nam waar dat de wanden der lichaamsholte van Brachiopoden met trilharen bezet zijn, die de lichaamsvloeistof in voortdurende beweging houden. In dit vocht komen cellige elementen voor. Dezelfde verschijnselen komen voor bij Gephyreën en bij al die Anneliden, welke geen vaatstelsel hebben.

Den bouw van de koparmen der Tubicolen vindt hij geheel gelijk aan dien van de armen der Brachiopoden.

De twee groote zenuwstrengen, die bij Brachiopoden van het infraoesophageale ganglion van onderen afgaan en die volgens hem elk in een klein ganglion eindigen, vergelijkt hij bij de zijstrengen die bij vele Wormen van den slokdarmring naar achteren loopen. Of deze al dan niet door dwarscommissuren verbonden zijn acht hij niet van groot belang.

De oviducten der Brachiopoden acht hij homoloog met de segmentaalorganen van Anneliden, die ook bij vele soorten slechts ten getale van één of twee paar voorkomen. De geslachtsklieren liggen bij beide groepen aan den wand der lichaamsholte en storten hunne producten in die holte uit.

Ook ziet hij groote overeenkomst tusschen de larven van Brachiopoden en van verschillende Wormen, o. a. van Rotatoriën, terwijl de volwassen Raderdiertjes zijns inziens in vele opzichten op Brachiopoden gelijken.

Morse komt tot de slotsom dat de Brachiopoden evenals iedere zeer oude groep, punten van overeenkomst vertoonen met alle andere groepen die uit denzelfden stam, hier dus uit den gemeenschappelijken stam der Wormen, ontstaan zijn, maar de meeste verwantschap met de kopdra-

gende, sedentaire Anneliden. Beide groepen beschouwt hij daarom als zijtakken uit den stam der Chaetopoden, maar de Brachiopoden als een ouderen tak dan de Tubicolen.

Tegen zijne meening verhieven zich van verscheidene kanten stemmen, b v. van DALL¹⁾, die ze bij de Mollusken blijft rangschikken en van STOLICZKA²⁾, die zelfs aan de oude vereeniging met de Anomüidae blijft vasthouden, niet-tegenstaande Morse zelf nog eens duidelijk had aangetoond dat Anomia een echte Lamellibranchiaat is en met Terebratuliden slechts eene uitwendige gelijkenis vertoont.

KING daarentegen verklaarde dat de Brachiopoden het nauwste verwant zijn met Bryozoën.

Hij grondt zich daarbij vooral op de ontdekking van Rhabdopleura, een Zeebryozoön met een lophophoor (die verder slechts bij Zoetwaterbryozoën voorkomt) en met twee lappen aan de buitenzij der tentakels, die Allmann voor het aequivalent van een mantel houdt.

De overeenkomst der Brachiopodenlarven met volwassen Bryozoën is, zooals boven reeds in 't kort vermeld werd, het eerst door Morse besproken en wel in 1869 in zijne verhandeling »On the early stages of Terebratulina septentrionalis." Hij toonde daarin aan dat de tentakelkrans om den mond der larven eerst een ringvorm heeft, daarna dien van een hoefijzer. De eerste komt overeen met den tentakelring der Gymnolaemata, den tweeden vergelijkt hij met den lophophoor der Phylactolaemata, waarmee ook de volwassen armen der Brachiopoden reeds door Hancock waren vergeleken.

De vliezen, die den darm der Brachiopoden aan den

1) Americal Journal of Science and Arts, 1871.

2) Stoliczka, Palaeontographica Indica, 5, 1872.

lichaamswand bevestigen, schijnen volgens Morse eenige overeenkomst met den funiculus der Bryozoën te vertoonen. Deze is b.v. bij *Paludicella* dubbel, terwijl ovarium en testis elk aan een der funiculi zijn bevestigd, evenals de geslachtsklieren der *Lingula*'s aan de ileoparietaalbanden. Bij *Alcyonella* daarentegen ligt het ovarium tegen den lichaamswand (endocyst) zooals bij de Articulate Brachiopoden.

Verder vertoonen de larven van Bryozoën bewegelijke haren evenals die der Brachiopoden. Morse onderstelt zelfs de mogelijkheid dat vormen als *Lepralia*, die met een gedeelte van hun kalkhuis vastgegroeid zitten en fijne poriën in den wand daarvan vertoonen, kunnen vergeleken worden met *Thecidium*, daarentegen slanke vormen met lange bewegelijke stelen, zooals *Pedicellina* en *Loxosoma*, (waar de steel zelfs retractiel is) met *Lingula*.

In 't algemeen echter schijnt Morse meer te hechten aan de overeenkomst tusschen Brachiopoden en Anneliden.

HYATT ¹⁾ daarentegen beschouwt de Bryozoën evenals King als de naaste verwanten der Brachiopoden. King heeft nog eene merkwaardige vergelijking gemaakt, nl. tusschen de Brachiopoden en de Bipinnaria-larven der Asteriden. Bij deze toch komt een lange steel aan 't achtereind van 't lichaam voor, en twee symmetrische, tentakels dragende armen aan 't vooreind, welke tentakels met trilharen bedekt zijn. De darm loopt eerst naar de rugzij, daarna overlangs naar achteren en eindigt met een zijdelingschen anus, evenals de darm van *Lingula*. De Brachiopoden, wier darm blind eindigt, acht hij ontstaan uit vormen die een anus bezaten.

1) A. Hyatt, Observations on Polyzoa, suborder Phylactolaemata, Proceedings Essex Institute, Massachusetts, vol. IV en V.

De beschouwingen van Morse worden in vele opzichten gedeeld door GEGENBAUR. In zijne »Grundzüge der vergleichenden Anatomie" van 1859 behandelt hij de Brachiopoden nog onder de Mollusken, evenals de Tunicaten en Bryozoën, waaraan ze zich het naast zouden aansluiten.

In de uitgave 1878 evenwel verheft hij de Brachiopoden tot eene afzonderlijke dierklasse en verklaart hij, dat zij met de Mollusken weinig anders gemeen hebben dan een uitwendig kalkhuisje, en dat zelfs dit nog geheel anders dan de schelpen der Mollusken gebouwd is. Daarentegen laat zich ook volgens hem de afkomst der Brachiopoden van Gelede Wormen aantonen. Maar hij acht hunne organisatie zoo geheel vervormd, dat bij de volwassen dieren nog slechts sporen van overeenkomst met Anneliden te vinden zijn. Deze sterke afwijking der Brachiopoden van alle andere dierklassen is zijns inziens in overeenstemming met het feit, dat zij eene der oudste daaronder zijn, eene klasse wier bloeitijd reeds lang voorbij is, zoodat de thans levende vormen slechts de laatste overblijfselen zijn van een overgroot aantal, dat in vroegere geologische tijdperken voorkwam.

Door de geleding in drie of vier segmenten, neemt het wormvormige embryo volgens Gegenbaur de type van een annulaat aan. Ook de ontwikkeling van een kopscherm en van lange bewegelijke borstels noemt hij kenmerken van Annelidenlarven. De ligging der schelpen bewijst hem, dat ze in 't geheel niets te maken hebben met die der Mollusken. Het ontstaan der schelpen houdt hij voor de reden, dat de segmentatie niet doorgaat. Ook de ontwikkeling der armen is er vermoedelijk een gevolg van. Daarentegen verklaart hij het ontstaan der schelpen uit het aannemen eener vastzittende levenswijze.

Tegen de meening, dat de vorming van nieuwe metameren gestuit zou zijn door de ontwikkeling der schelpen is aan te voeren dat er ook vrijlevende Wormen zijn die uit slechts drie segmenten bestaan, b.v. de Chaetognathen, die juist nog vele andere punten van overeenkomst met de Brachiopoden vertoonen. Dat de schelpen ontstaan zouden ten gevolge eener vastzittende levenswijze, wordt twijfelachtig door het feit, dat *Lingula* vrij leeft en waarschijnlijk ook niet van aangegroeide vormen afstamt.

De sterke ontwikkeling der armen en der mantelduplicaturen, in welke laatste bij sommige vormen zelfs de geslachtsklieren komen te liggen, heeft volgens Gegenbaur ten gevolge dat de omvang van 't overige lichaam afneemt.

De vergelijking der Brachiopodenarmen met den tentakel-dragenden lophophoor der Bryozoën, die zooals wij zagen reeds door zoovelen gemaakt was, en die ook Gegenbaur zelf in 1859 er toe brengt deze deelen als homoloog te beschouwen, acht hij in 1878 evenmin door te voeren als die met de kieuwbundels der Tubicole Anneliden, waarmee Morse de armen gelijkstelt.

De reden, waarom Gegenbaur deze vergelijking van Morse voor onjuist houdt, is dat de armen hunne zenuwen ontvangen van het infraoesophageaalganglion, terwijl de tentakels der Chaetopoden door de cerebraalgangliën worden geïnnerveerd. Om deze aanhangsels dus voor homoloog te houden zou men eene verplaatsing van gangliënmassa's langs de slokdarmcommissuur moeten aannemen.

Of de ventrale gangliënmassa met eene gereduceerde buikstreng is te vergelijken, acht Gegenbaur nog niet uitgemaakt. De geringe ontwikkeling van het zenuwstelsel verklaart hij als een gevolg van 't vastzittende leven, even-

zoo het ontbreken van zintuigen bij volwassen vormen. Deze laatste verklaring wordt vooral bewezen door 't voorkomen van oogen en gehoorblaasjes bij de larven. Van de haren langs den mantelrand zegt hij dat ze op dezelfde wijze als die der Chaetopoden ontstaan.

Uit het feit dat sommige spieren met het integument verbonden zijn, besluit Gegenbaur tot het bestaan van een huidspierzak. Hiertoe rekent hij de spieren van mantel en armen. De overige spieren zijn volgens hem ook uit den huidspierzak ontstaan, maar zijn zelfstandig geworden in verband met de ontwikkeling der schelpen.

In de gastro- en ileoparietaalbanden ziet hij dissepimenten tusschen de metameren, vooral omdat de trechtermonden van de uitvoergangen der geslachtsproducten er in gelegen zijn.

Wanneer de onderzoekingen van Hancock omtrent het hart en het vaatstelsel juist zijn, dan komt dit volgens Gegenbaur in de ligging van het centraalorgaan boven den darm overeen met dat der Anneliden. Het gedeelte, dat in de middellijn is gelegen, beschouwt hij als het belangrijkste in morphologischen zin, daar de mantelarteriën met hare accessorische harten secundaire vormingen zijn, die tegelijk met den mantel zich ontwikkeld hebben.

De uitvoergangen der geslachtsproducten noemt Gegenbaur homolog met de segmentaalorganen der Anneliden. Wanneer er twee paar zijn, zooals bij Rhynchonella, dan beantwoorden deze aan twee elkaar opvolgende segmenten. In de ligging der geslachtsklieren is ook overeenkomst met die der Anneliden en Gephyreën.

Aan de overeenkomst tusschen Brachiopoden en Bryozoën hecht Gegenbaur blijkbaar weinig waarde, daar hij in zijne

laatste uitgave nergens eene vergelijking tusschen beide groepen maakt behalve de bovengenoemde tusschen de mond-aanhangsels, die in ontkennenden zin uitvalt. Toch heeft hij de Bryozoën in de klasse der Wormen geplaatst, dus in die waarmee hij de Brachiopoden verwant acht.

In 1878 onderzocht Brooks de oudere larvenstadiën van *Lingula*; hij zag daarbij o. a. dat de steel eerst later uitgroeide en dat bij de jongste larven de perivisceraalholte bijna niet zichtbaar was, zoo dicht lag de darmwand tegen den lichaamswand. Verder nam hij waar, dat de geheele wand der lichaamsholte met trilharen bekleed was, en dat in de lichaamsvloeistof twee soorten van cellige elementen voorkwamen. Van een hart en een vaatstelsel daarentegen zag hij niets. Brooks verklaart dat hij de betrekkingen van Brachiopoden met Anneliden vaag en onduidelijk vindt, die met Bryozoën daarentegen scherp omschreven en van veel beteekenis. Zoo ziet hij de grootste overeenkomst tusschen *Lingular*larven en die van *Loxosoma*. Hij is het dus niet eens met Morse; van de door dezen gegeven lijst van overeenkomstige kenmerken tusschen Brachiopoden en Anneliden zegt hij, dat een deel dier kenmerken onbeduidend is, een ander deel zoowel aan Echinodermen en Mollusken als aan Anneliden eigen. Dit verwijt komt mij evenwel zeer ongegrond voor.

Daar Brooks voor de naaste verwanten der Brachiopoden de Bryozoën houdt, tracht hij de betrekkingen dezer laatste dieren op te sporen. Tusschen Rotiferen en Bryozoën erkent hij slechts eene algemeene gelijkenis, waartegenover groote verschillen staan, b.v. de ligging van 't ganglion aan de rugzij van 't darmkanaal bij Rotiferen, aan de buikzij bij Bryozoën. Daarentegen vertoonen de Bryozoën volgens hem

groote overeenkomst met de Veliger-larve der Mollusken. Velum en lophophoor acht hij homoloog; ook dienen beide voor de ademhaling en het aanspoelen van voedsel. Bij beide ontbreekt het hart, terwijl de lichaamsvloei-stof door spiercontracties bewogen wordt. 't Darmkanaal vertoont dezelfde ligging en denzelfden vorm. 't Epistoom met zijn ganglion houdt hij voor 't homologon van den voet met de pedaal-knoopen, ofschoon hij zelf moet erkennen dat het binnen den tentakelkrans ligt, terwijl de voet zich buiten 't velum bevindt. — Hier zou nog bij te voegen zijn, dat volgens deze beschouwing ook de mond der Bryozoën in den tentakelkrans ligt, die van de Veliger-larve daarentegen buiten 't velum 1).

De cel der Bryozoën met het deksel dat bij Cheilostomata voorkomt vindt hij terug in de schelp en het operculum der Molluskenlarven.

Brooks gelooft dus dat Rotiferen, Bryozoën en Veligerlarven uiteenwijkende takken zijn van een zelfden stam, die in de Wormen zijn oorsprong neemt. Evenals nu de Mollusken de hoogst ontwikkelde trap zijn van de Veliger-type, evenzoo zijn de Brachiopoden het van de Bryozoëntype.

In zijn *Comparative Embryology* (Deel I, 1880) zegt BALFOUR dat voor de meening van Morse, als zouden de Brachiopoden gedegeneerde Tubicole Anneliden zijn, nog geen enkel embryologisch feit spreekt. Wel vertoont de larve van *Argiope* volgens hem en vele andere waarnemers

1) De vergelijking tusschen de larven van Bryozoën en Mollusken met dezelfde bewijsgronden, die Brooks gebruikt, is ook te vinden bij Ray Lankester: *Remarks on the affinities of Rhabdopleura*, *Quarterly Journal of Microscopical Science*. Vol. XIV, 1874.

ongetwijfeld groote verwantschap met Chaetopoden; want zij lijkt op eene mesotrochale Chaetopodenlarve met provisorische setae. Hij acht het echter waarschijnlijk, dat zij als eene ongelede larve moet opgevat worden, want de insnoeringen zouden geen invloed op de mesodermzakken hebben, en volgens de onderzoekingen van Lacaze Duthiers niet van voren naar achteren ontstaan, zooals bij Gelede Wormen, maar iedere nieuwe insnoering zou zich vlak achter de eerste vormen.

Verder is bij de larven de ring van tentakels, die waarschijnlijk op de plaats van den krans van trilharen om het kopscherm ontstaat, niet prae- maar postoraal, evenals bij de larve van Phoronis (de beroemde Tubicole Gephyree). Hieruit zou men kunnen afleiden dat deze trilhaarring niet met het velum der trochosphere larven te vergelijken is. Daarom vergelijkt Balfour de larven dan ook bij mesotrochale Chaetopodenlarven. Maar om dezelfde reden betwijfelt Balfour de homologie van den tentakelring der Brachiopodenlarven met den lophophoor der Bryozoën, want den laatsten houdt hij voor praeoraal, op grond van de ontwikkelingsgeschiedenis, waaruit zou blijken dat de Ectoprocta van Endoprocta afstammen.

Bovendien is de concave zij van den lophophoor naar den rug gekeerd, die van de hoefijzervormige tentakelrij der Brachiopoden daarentegen naar de buikzij. Op dit onderscheid heeft reeds Hancock gewezen.

Terwijl Gegenbaur de Brachiopoden zoowel van de Mollusken als van de Bryozoën scheidde, heeft CLAUSS in de laatste uitgave van zijne »Grundzüge der Zoölogie 1881” hen weer met laatstgenoemde dieren vereenigd tot eene afzonderlijke klasse, waaraan hij den ouden naam Molluscoï-

dea heeft gegeven. Hij is dus teruggekomen van zijne vroegere meeningen, want in de voorlaatste uitgave (1876) komen de Bryozoën onder de Vermes voor. de Brachiopoden daarentegen als een aanhangsel bij de Mollusken.

Hij geeft van zijne Molluscoïdea de volgende bepaling: »Vastzittende bilateraal symmetrische dieren, *niet verdeeld in metameren*, met een tentakelapparaat bekleed met trilharen, omsloten door een kystevormig of tweekleppig huisje; met een lisvormig gebogen darm en een ganglion onder den slokdarm.»

Hij vergelijkt de rondzwemmende of reeds vastzittende Brachiopodenlarve, bij welke zich de twee schelpen ontwikkeld hebben, met een Bryozoön omsloten door een tweekleppige ectocyst en wijst er op dat eene dergelijke kalkschaal werkelijk voorkomt bij Cyphonautes. Toch acht hij het nog niet uitgemaakt of de tentakels der Bryozoën wel homolog zijn met die der Brachiopodenlarven; evenmin of de infraoesophageaalgangliën van beide groepen het zijn. De meerdere samengesteldheid van 't zenuwstelsel der Brachiopoden houdt hij echter voor een verschijnsel van ondergeschikt belang, daar hij de bovenste gangliën als secundaire vormen beschouwt. Wel vertoonen beide in hunne ontwikkelingsgeschiedenis en anatomie sporen van verwantschap met Anneliden. Zoo houdt hij de organen van sommige Bryozoën, die als watervaatstelsel zijn beschreven voor overblijfselen van segmentaalorganen, vergelijkbaar met de geslachtstrechtters der Brachiopoden. Beide organen zouden volgens hem waarschijnlijk met de kopnieren der Wormlarven moeten vergeleken worden.

Uit de waarneming van Barrois dat de larven der Ectoprocte Bryozoën zich met het orale gedeelte van hun lichaam

vastzetten, leidt hij af dat dit deel vergeleken moet worden met den mantel der Brachiopoden, die ook bij sommige voor de vasthechting dient.

Ook wijst hij op de aequatoriale, plooivormige opzwellings aan 't lichaam der Cyclostomenlarve, die uitgroeit naar de aborale lichaamshelft en lange ciliën draagt. Zij omhult ten slotte dit gedeelte van 't lichaam als een mantel, evenals dit bij Brachiopodenlarven het geval is. In overeenkomst met zijne meening, dat de Brachiopoden ongeleed zijn, kent hij aan de gastro- en ileoparietaalbanden geene beteekenis toe.

Zonder daarover verder uit te weiden, zegt Clauss, dat de Brachiopoden verscheidene punten van overeenkomst vertoonen met de Mollusken.

Terwijl dus Clauss in vele opzichten teruggekeerd is tot de beschouwingen van Hancock, hebben de gebroeders HERTWIG in 't zelfde jaar eene nieuwe poging gedaan om de Brachiopoden zoowel van de Mollusken als van de Bryozoën geheel te scheiden. In hunne verhandeling »die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblatts» (Jenaïsche Zeitschrift, 1881) rangschikken zij de Brachiopoden onder de dieren met een typisch enterocoel, dus met eene lichaamsholte, gevormd door afsnoering van twee symmetrische darmuitstulpingen. De Mollusken en Bryozoën daarentegen beschouwen zij als dieren met een pseudocoel, d. i. met eene lichaamsholte ontstaan door 't samenvloeien van spleten in een mesenchymatisch mesoderm. Wel heeft Balfour in 't tweede deel zijner Comparative Embryology deze opvatting der Mollusken trachten te verzwakken door op te merken, dat de eigenaardige onregelmatige ontwikkeling van mesoderm en lichaamsholte bij deze klasse mis-

schien een gevolg is van hunne levenswijs in een kalkhuisje, maar juist de Brachiopoden, die ook binnen schelpen besloten zijn, bewijzen dat deze aanmerking weinig kracht heeft.

Werkelijk voldoen de Brachiopoden zoowel in hunne ontwikkelingsgeschiedenis als in hunne anatomie geheel aan de kenmerken die de Hertwig's voor hunne groep der Enterocoelia stellen. De binnenwand der afgesnoerde darmuitstulpingen wordt darmvezelblad, de buitenwand huidvezelblad, terwijl die gedeelten der wanden, die in de middellijn tegen elkaar aansluiten tot de dorsale en ventrale mesenterieën vergroeien. In tegenstelling met Balfour gelooven zij, dat de larve zich in drie segmenten verdeelt door dwarschotten, die ook het mesoderm doorsnijden ¹⁾. Zij houden evenals Morse de gastro- en ileoparietaalbanden voor overblijfselen dezer schotten. Verder wijzen zij er op, dat het achterste lichaamssegment geen stuk van den darm bevat, dat de wand der ruime lichaamsholte bezet is met trilharen en dat de geslachtsklieren zich waarschijnlijk uit de cellen der wanden ontwikkelen ²⁾.

Deze hangen als druiventrosvormige klieren in de lichaamsholte en storten hunne producten er in uit, welke door op zichzelf staande excretieorganen naar buiten worden geleid. Die excretieorganen zijn kanalen, welke den lichaamswand doorbreken en met open trechters in de lichaamsholte uitmonden.

Al deze feiten zijn kenmerken der Enterocoelia.

1) Uit de Deutsche uittreksels van Kowalewsky's onderzoek dat in 't Russisch geschreven is, is niet op te maken of dit al dan niet het geval is.

2) Dwarssneden door testes en ovariën van *Waldheimia cranium* maakten dit vermoeden voor mij bijna tot zekerheid.

Van den histologischen bouw der spieren, waaraan de Hertwig's zeer veel gewicht hechten bij de onderscheiding van Schizo- en Enterocoelia zeggen zij, dat hij voor Brachiopoden nog onbekend is. — Maceratiepraeparaten be-
wezen mij dat de spieren bestaan uit bundels van evenwijdige vezels, die de lengte van den geheelen spier hebben. Aan spiervezels van eene goed geconserveerde *Terebratula vitrea* zag ik zeer duidelijke dwarse strepen. De vezels gelijken niet in 't minst op enkelvoudige contractiele cellen, daarentegen sterk op de spiervezels van Arthropoden. Kernen nam ik er niet aan waar.

Ofschoon de Hertwig's de Bryozoën onder de Schizocoelia stellen wegens de wijze, waarop zich hun mesoderm ontwikkelt, zoo erkennen zij dat vooral de Ectoprocta in hunne anatomische kenmerken weinig aan het type dezer groep voldoen. Omtrent de zoo veelvuldig betoogde verwantschap tusschen Brachiopoden en Bryozoën laten zij zich in 't geheel niet uit. Bij hunne beschouwingen wijzen zij daarentegen telkens op punten van overeenkomst tusschen de Brachiopoden en Chaetognathen. Ten slotte zeggen zij, dat deze overeenkomst hen bijna zou verleiden eene verwantschap aan te nemen tusschen deze beide groepen, die in uiterlijk zoo hemelsbreed van elkaar verschillen. Door Bütschli¹⁾ is deze stap werkelijk reeds gedaan, vooral op grond der ontwikkelingsgeschiedenis, zonder dat hij echter zijn beweren verder uitgewerkt heeft.

1) Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetognathus*, Zeitschr. f. wiss. Zoöl. Bd. XXVI, 1878.

Mijns inziens bestaat er alle reden om aan eene dergelijke verwantschap te gelooven. Immers de punten van overeenkomst zijn allen grondbeginselen van organisatie, die van verschil daarentegen zijn meerendeels wijzigingen, welke zich uit de geheel afwijkende wijzen van leven laten verklaren.

In de eerste plaats vertoont de ontwikkelingsgeschiedenis de grootste overeenkomst. De eideeling is bij beide groepen totaal en regelmatig. Zij levert eene blastula, bestaande uit een éénlagig blastoderm dat eene kleine splijtingsholte omsluit. Bij beide ontwikkelt zich uit deze blastula eene gastrula door instulping (alleen *Thecidium* zou eene afwijking vertoonen, die evenwel door vervroegde overerving te verklaren is) en bij beide ontstaat de lichaamsholte door afsnoering van twee symmetrisch gelegen darmdivertikels. Bij beide sluit zich de blastopoor en wordt de lichaamsholte in 't eerst bijna geheel dichtgedrukt (zie de onderzoekingen van Brooks over *Lingula*). Het embryo geleedt zich daarop in drie segmenten (bij *Thecidium* vormen zich vier metameren, misschien is dit weder door een vervroegd optreden van den steel te verklaren).

Het embryo zwemt in beide gevallen vrij rond en heeft dan oogen.

Wat de volwassen vormen betreft, beide vertoonen een bilateraal symmetrisch lichaam, waaraan drie segmenten te onderscheiden zijn. De steel bij *Brachiopoden*, welken men als een vierde segment zou kunnen beschouwen, is waarschijnlijk een deel van 't derde, afgesnoerd tengevolge van de ontwikkeling der schelpen. De steel ontstaat dan ook bij *Lingula* later dan de schelpen (Brooks).

Verder is zoowel bij *Chaetognathen* als bij *Brachiopoden*

eene groote gepaarde lichaamsholte aanwezig, waarin de darm door dorsale en ventrale mesenterieën en door de dwarsschotten tusschen de segmenten is opgehangen. Bij beide ligt de darm slechts in de twee voorste segmenten. Het zenuwstelsel ligt vlak onder 't ectoderm en bestaat in beide gevallen uit een slokdarmring met symmetrisch gebouwde supra- en infraoesophageale gangliënmassa's. Bij de Brachiopoden zijn de beide helften van den bovenslokdarmknoop ver uiteen gelegen, maar eene dergelijke verwijdering of toenadering is bij de gepaarde zenuwknoopen eene zaak van ondergeschikt belang. Van het onderslokdarmganglion gaan bij beide twee overlansche stammen naar achter af, maar eene laddervormige buikstreng ontbreekt geheel.

De peripherische zenuwen der Chaetognathen vormen onder 't ectoderm een stelsel van platte strengen, die telkens met elkaar versmelten en zich weer verdeelen dus een *net* vormen. Volkomen overeenkomstig daarmee verlopen de zenuwen in den mantel der Brachiopoden. Bij beide bestaan deze strengen uitsluitend uit overlansche vezels. De teekeningen dezer strengen, die O. Hertwig van Chaetognathen ¹⁾ geeft, zou men even goed voor afbeeldingen van zenuwstrengen der Brachiopoden kunnen houden.

Het darmkanaal is bijna overal even dik, behalve eene opzwellling bij Brachiopoden, die maag genoemd wordt.

De geslachtsklieren zijn bij beide vormen ten getale van vier tegen den wand der lichaamsholte gelegen. Bij Brachiopoden zijn het waarschijnlijk òf allen ovariën òf allen testes, bij Chaetognathen daarentegen is het voorste

1) O. Hertwig, die Chaetognathen, Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 14er Bd. 2tes Hft. 1880.

paar de vrouwelijke, het achterste de mannelijke klieren. Bij Brachiopoden komen twee of vier uitvoergangen voor, in 't laatste geval ligt in elk der rompsegmenten één paar. Zij staan met de geslachtsklieren niet in onmiddellijk verband, maar de producten daarvan worden eerst in de lichaamsholte uitgestort. Bij de Chaetognathen is dit laatste slechts met het sperma het geval. Daarentegen is de top van den eileider blindgesloten en ligt het kanaal zelf tegen het ovarium aangedrukt. Uit de waarnemingen van O. Hertwig zou men echter afleiden, dat ovarium en eileider toch twee oorspronkelijk gescheiden vormingen zijn, die slechts zeer dicht bij elkaar gelegen zijn en dat de oviduct ergens eene zeer moeilijk te ontdekken opening moet hebben, waardoor de rijpe eieren er in geraken.

Als een verder punt van onderscheid moet nog vermeld worden dat de uitvoergangen bij Chaetognathen niet in verband staan met de dwarsschotten tusschen de segmenten. Het aantal der geslachtswegen en dat hunner uitwendige openingen bij Chaetognathen komt echter geheel overeen met dat bij Rhynchonella onder de Brachiopoden, evenals de ligging dier kanalen in het tweede en derde segment.

Vooraf ook in den bouw der weefsels vertoonen Chaetognathen en Brachiopoden eene merkwaardige overeenkomst. Deze zijn nl. gekenmerkt door hunne bijzondere eenvoudigheid en regelmatigheid en bovenal door de hoogst geringe hoeveelheid van 't bindweefsel. Alle epitheliën bestaan uit eene enkele laag van eenvoudige cellen. Het epitheel van 't ectoderm en dat van 't parietale mesoderm liggen dicht op elkaar, behalve op die plaatsen waar er spieren of steunstof tusschen aanwezig zijn. De spieren bestaan bij beide uit lange evenwijdige draden, die niets

gelijken op de contractiele cellen der Pseudocoelia en dwarsgestreept zijn. Het steunweefsel is bij Chaetognathen eene volkomen structuurlooze gelei, waartegen van buiten eene laag van lange evenwijdige hoornachtige vezels ligt. Het komt voor in den kop als kopplaten tot steun der cuticulaire grijphaken en in de zijdelingsche vinnen als wigvormige strooken. Bij Brachiopoden vindt men steunstof in de armen en het mondsegment. Eene laag van homogene vezels zag ik aan de buitenzij onder 't epitheel verlopen.

Steunvezels, geheel overeenkomende met die welke O Hertwig in de mesenterien beschrijft en afbeeldt¹⁾ zag ik in de zijwanden der mantelsinussen bij Articulate Brachiopoden. Ook in hun mantelrand komen vele homogene draden voor, die ongetwijfeld tot het bindweefsel behooren.

De darmwand bestaat bij beide diergroepen uit eene eenvoudige laag van epitheelcellen omgeven door een zeer dun darmvezelblad.

Wat nu de talrijke verschillen betreft, bijna alle laten zich, naar ik geloof, uit de geheel verschillende levenswijzen verklaren. Terwijl toch de Chaetognathen vrij rondzwemen, zitten de Brachiopoden in hunne huisjes verborgen, vastgegroeid op rotsen of begraven in 't zand. Het eerste groote verschil, het voorkomen van schelpen bij de Brachiopoden houd ik dus voor de oorzaak van alle overige.

De schelpen zijn eene cuticulair product van den mantel en deze is weer eene dwarse duplicatuur der huid. Eene dergelijke huidplooi loodrecht op de middellijn komt bij

1) O. Hertwig, die Chaetognathen. Jena'sche Zeitschr. 1880. Pl. IV, fig. 22

Chaetognathen aan den bovenrand van 't kopsegment voor als de zoogenaamde kopkap.

Uit het ontstaan der schelpen is de korte gedrongen lichaamsbouw der Brachiopoden te verklaren, zooals Gegenbaur opmerkt. Verder volgt de ontwikkeling der armen er uit, gelijk hij ook reeds aangewezen heeft. De armen zijn eene hoogere ontwikkeling van een tentakelkrans om den mond. Bij de vrij levende Chaetognathen komt slechts één paar korte tentakels aan den kop voor, die door het supraoesophageaalganglion geïnnerveerd worden, terwijl de armzenuwen der Brachiopoden van 't infraoesophageaal gedeelte van den slokdarmring afgaan.

De achteruitgang der larvenoogen en het ontbreken van die zintuigen bij volwassen Brachiopoden volgt rechtstreeks uit hunne levenswijs binnen schelpen. In de diepten, waarin de meesten hunner leven, dringt bovendien toch geen licht door. Hetzelfde is echter niet van toepassing op de gehoorblaasjes der larven. Morse vermeldt dat hij bij Japansche *Lingula*'s ook in volwassen toestand gehoorblaasjes heeft aangetroffen. Wellicht bestaan ze dus ook nog bij andere Brachiopoden. Met het ontbreken of de rudimentaire ontwikkeling van bijzondere zintuigsorganen staat de gebrekkige ontwikkeling van de cerebraalgangliën in verband.

Een van de voornaamste gevolgen der levenswijze binnen schelpen was de onmogelijkheid om voedsel op te zoeken. Deze in de eerste plaats was zeker van grooten invloed op de ontwikkeling der armen; misschien droeg daartoe ook de noodzakelijkheid van meerdere oppervlakte voor de gaswisseling bij.

Verder volgt er uit dat de mond in 't geheel niet bewapend is, want slechts zeer kleine organismen kunnen

door de armen in den mond gespoeld worden. Het voornaamste voedsel der Brachiopoden zijn dan ook Diatomeën. Door de ontwikkeling der schelpen werd de anus eerst op zij gedrongen, later werd hij bij de Articulate Brachiopoden rudimentair, terwijl hij bij Inarticulaten bleef bestaan. De meerdere of mindere kronkeling van 't darmkanaal werd veroorzaakt door de gedrongenheid van 't lichaam. Dat het darmkanaal der Brachiopoden groote zijdelingsche uitstulpingen vormt, die als lever schijnen te dienen (ofschoon Morse er even goed als in den darm voedsel in vond) is een punt van verschil met de Chaetognathen. Volgens de meeste onderzoekingen (O. Schmidt, Morse, Kowalewsky, Ray Lankester) zijn de Brachiopoden éénslachtig. Testes en ovariën ontwikkelen zich echter geheel op dezelfde plaatsen en gelijken sterk op elkaar, zoodat de mogelijkheid blijft bestaan dat de dieren wel hermaphrodiet maar dichogaam zijn. De eenslachtigheid (in welken vorm dan ook) laat zich misschien verklaren als ontstaan door de noodzakelijkheid van kruising, die bij vastzittende dieren, wier geslachtsproducten zich vrij in de lichaamsholte uitstorten, op geene andere wijze te bereiken is, maar daardoor dan ook, omdat de dieren in kolonies leven, zeer gemakkelijk kan tot stand komen.

De hooge ontwikkeling van het spierstelsel is natuurlijk een rechtstreeksch gevolg der schelpvorming. Reeds het feit dat het spierstelsel van *Lingula* geheel anders gebouwd is dan dat der Articulaten, wijst er op dat deze samengestelde toestel waarschijnlijk eerst ontstaan is toen de Brachiopoden reeds eene afzonderlijke diergroep vormden, zoodat er weinig beteekenis aan moet gehecht worden, evenmin als aan den steel, die zich waarschijnlijk eerst tege-

lijk met de schelpen ontwikkelde, gelijk nog in de ontwikkelingsgeschiedenis het geval is. De spieren der Chaetognathen vormen een enkelvoudigen huidspierzak; slechts in den kop komen een aantal zelfstandige spierbundels voor.

Voor het bloedvaatstelsel der Brachiopoden is geen vergelijkingspunt bij Chaetognathen te vinden, maar omtrent dit stelsel is nog zoo weinig zekers bekend (zie Morse en Ray Lankester) dat wij daaromtrent geene vermoedens durven uitspreken.

De Schelpen der Brachiopoden.

De uitwendige vorm der schelpen en de verschillende wijzen, waarop ze met elkaar geleden, zijn reeds lang bekend en dikwijls beschreven. Hier zij dus alleen gewezen op de onderzoekingen van Gratiolet over de schelpen van *Lingula*, waarin de aandacht wordt gevestigd op hare ligging ten opzichte van elkaar. Deze komt nl. overeen met die bij de Articulate Brachiopoden, in zooverre dat de randen elkaar niet in de middellijn maar alleen aan de zijden raken, dus op dezelfde plaatsen waar bij deze laatsten de gewrichtstanden en groeven zijn gelegen.

De histologische bouw der schelpen is het eerst nagegaan door Carpenter. In de Reports of the British Association van 1843, 1844 en 1847 vindt men zijne stukken »On the microscopic structure of shells." Daarin zoekt hij te bewijzen dat de schelpen der Mollusken, waartoe hij natuurlijk ook de Brachiopoden rekent, altijd ontstaan zijn uit een of meer lagen van cellen der manteloppervlakte, wier inhoud verkalkt is, terwijl de wanden nog zijn overgebleven.

Bij Lamellibranchiaten neemt hij twee types van struc-

tuur aan: de cellige en de vliezige. De laatste meende hij in 't eerst ook bij Brachiopoden te vinden.

Hij nam nl. waar dat de schelpen opgebouwd zijn uit een aantal evenwijdige plaatjes en in elk daarvan zag hij eene groote menigte evenwijdige lijnen. Deze lijnen hield hij voor de aanduiding van evenwijdige plooiën, zoodat elk der platen een groot aantal golvingen zou maken. Daarom noemt hij den bouw der Brachiopodenschelp geplooid vliezig.

Het gelukte hem dikwijls stukken der plaatjes van de schelp los te maken. Zij geleken veel op glimmerschilfers. Uit dergelijke plaatjes bestaan volgens hem ook de schelpen van *Anomia* en *Placuna*, maar bij geen enkelen anderen *Lamellibranchiaat* vond hij iets dergelijks.

Bij 't bekijken van de ongeschonden binnenvlakte der schelpen zag hij reeds dat deze eene netvormige teekening vertoont. Toch kwam hij eerst in 1853 tot het besluit dat de schelp bestaat uit lagen van evenwijdige prisma's, wier grondvlakken de bedoelde netvormige teekening veroorzaken en wier zijden de bovenbeschreven evenwijdige lijnen vormen.

Tot deze ontdekking waren reeds in 1847 d'Archiac en d'Orbigny gekomen en onafhankelijk daarvan in 1850 Quekett en King.

Carpenter ontdekte dat de bouw der schelpen van *Lingula* en *Orbicula* niet overeenkwam met dien der overige Brachiopoden. De schelpen van *Lingula* zouden nl. bestaan uit evenwijdige lagen eener hoornachtige stof, die door zeer fijne buisjes schuin doorboord worden. Aan den rand loopen deze bijna evenwijdig aan de oppervlakte. Hij noemde deze structuur de tubulaire.

Uit latere waarnemingen is gebleken dat Carpenter zich bij dit deel zijner onderzoekingen vergist heeft; hij heeft dan ook zelf de onjuistheid daarvan erkend.

Carpenter ontdekte de kanaaltjes die bij een aantal soorten van Articulate Brachiopoden in grooten getale de schelpen in dwarse richting doorboren. Hij zag ook dat ze bij andere soorten geheel ontbraken. Dezelfde ontdekkingen waren voor fossiele Brachiopoden reeds in 1841 door MORRIS gedaan ¹⁾.

De schelpen zonder kanaaltjes hadden allen overlansche plooien, zij behooren aan die vormen welke thans tot de familie der Rhynchonelliden worden gebracht. Reeds Carpenter geloofte dat ze eene afzonderlijke groep vormen, waartoe onder de levende vormen zijne *Terebratula psittacea* behoort.

In de dwarskanaaltjes zag hij mantelpapillen, door hem »membranous prolongations of the mantle» genoemd. Ook merkte hij op dat de mantel, vooral wanneer deze papillen aanwezig zijn, innig samenhangt met de binnenvlakte der schelpen, in tegenstelling met den mantel der Lamelli-branchiaten.

Waartoe de mantelpapillen dienen, weet hij niet uit te maken, maar hij zag dat ze eene holte bevatten, die volgens zijne eerste onderzoekingen (8) niet met de ruimten in den mantel zelf samenhangt. In de holte der papillen nam hij bruine cellige elementen waar, en dergelijke »cellen» zag hij ook tegen die zijde van den mantel, die tegen de schelp aansluit, in groepjes liggen. Hij zegt dat ze hem aan kliersecreties doen denken. In 1853 komt hij echter

1) Mineral Conchology, N° 108.

tot een ander besluit (16), hij verklaart dat de holten der papillen in verband staan met ruimten tusschen de twee platen waaruit de mantel zou bestaan. Daarom houdt hij de cellen die hij er in waarnam voor bloedlichaampjes en verklaart in verband daarmee dat de papillen waarschijnlijk bij de ademhaling van dienst zijn. Hij vergelijkt ze met de vaatuitloopers in den zoog. buitenmantel der Ascidiën en op 't voetspoor van Hancock, met de dwarskanaaltjes in de cellen van *Lepralia* en andere Bryozoën.

Deze zelfde vergelijking was reeds in 1847 gemaakt door d'Orbigny (9) die er de merkwaardige uitspraak bijvoegt dat, naar hij vermoedt, die Brachiopodenschelpen, welke dwarskanaaltjes bezitten, niet eenvoudig eene beschermende bedekking zijn, zooals men het dikwijls aangenomen heeft van de schelp van vele Mollusken, maar een integreerend deel van 't lichaam vormen, nl. eene laag van de huid die met koolzure kalk is geïncrusteerd.

d'Orbigny merkt verder op dat de dwarskanaaltjes voorkomen bij alle genera wier armen met den mantel zijn vergroeid (*Thecidium*, *Argiope*) verder bij alle, die een verkalkten lisvormigen steuntoestel bezitten (*Terebratula* enz.) en bij enkele van diegene welke spiraalvormige armdragers hebben (*Spiriferina*) terwijl ze bij andere vormen dier afdeling (*Spirifer*) ontbreken evenals bij alle, welke geen steuntoestel of slechts een paar korte kalksteeltjes vertoonen (*Rhynchonella*).

Hij meent uit deze waarneming te kunnen afleiden dat er een verband bestaat tusschen den vorm van den steuntoestel en het al of niet voorkomen van uitloopers in de schelpen, en hij zoekt dit verband in eene rol die de mantelpapillen bij de gaswisseling zouden spelen. Juist bij de

vormen die de minst bewegelijke armen hebben, zou eene dergelijke hulp bij de ademhaling 't meest noodig zijn. De waarneming van Morse (1873), dat Rhynchonella hare armen tot buiten de schelpen kan uitrollen, schijnt deze onderstelling te bevestigen, maar het feit dat Spirifer zijne armen ongetwijfeld niet kon uitstrekken en desniettegenstaande geene dwarskanaaltjes vertoont, pleit er tegen.

Ook in zijne laatste onderzoekingen (14 en 16) zegt CARPENTER weer dat schelpen moeten beschouwd worden als eene verkalkte epidermis, en de schelpen der (Articulate) Brachiopoden overeenkomen met de buitenste of prismatische laag bij Pinna en Avicula. Zij groeien, evenals deze laag, aan hun buitenrand. Op eene overlangsche doorsnee beeldt Carpenter groeilijnen af, die van binnen naar buiten schuin naar *achteren* loopen, dus evenwijdig aan de richting der prisma's. Hij vermeldt er bij dat zij het verloop der dwarskanaaltjes in 't geheel niet storen.

In 't algemeen vond hij dat de schelpen slechts uit ééne laag bestaan, maar soms meende hij naar den kant van 't slot toe eene tweede laag te zien, die later moest afgezet zijn. Daarin ziet hij een overgang tot hetgeen hij bij Crania vond, waar de schelpen over hunne geheele uitgestrektheid uit een aantal evenwijdige lagen bestaan. De binnenste lagen steken aan den rand voorbij de buitenste uit, ze zijn dus waarschijnlijk jonger. Door alle lagen loopen de dwarskanaaltjes heen, maar in de buitenste verdeelen zij zich in verscheidene fijne takjes. Verder zou bij Crania de verdeeling in prisma's ontbreken, behalve op die plaatsen waar spieren op de schelpen zijn ingeplant.

Van de prisma's der overige (Articulate) Brachiopoden geeft Carpenter op dat ze met de oppervlakte der schelpen

een hoek van tien à twaalf graden maken en dat ze $\frac{1}{2000}$ tot $\frac{1}{800}$ inch breed zijn, terwijl hij hunne lengte op $\frac{1}{80}$ inch schat. Hunne zijvlakten vertoonen eene veervormige teekening, veroorzaakt door fijne evenwijdige strepen.

Aan de buitenvlakte der schelpen vond Carpenter een doorschijnend structuurloos vlies, dat hij epidermis noemt. Deze naam werd toen gebruikt voor die vliezen, welke tegenwoordig cuticula genoemd worden. Het vlies aan de buitenvlakte van schelpen is later periostracum gedoopt.

Het »periostracum» der Brachiopodenschelpen bleek hem veel hechter met de onderliggende laag verbonden dan bij Lamellibranchiaten of Gastropoden. Boven den top van iederen manteluitlooper meende Carpenter een schijfvormigen deksel waar te nemen, veel dikker dan het periostracum maar daarmee innig samenhangend. Van den rand dezer schijven zag hij fijne stralen uitgaan naar de toppen der papillen. Het eerst werden deze aan droge schelpen waargenomen door Quekett (11) die ze als buisjes beschreef, maar later aan hunne holheid ging twifelen. Aan den top van mantelpapillen uit ontkalkte schelpen namen Quekett en Carpenter »bijzonder fijne radiaire lijnen of vliezige draden» waar. Zij kwamen daardoor op de gedachte dat deze draden wel trilharen konden zijn die water of afgescheiden vochten in of uit de papillen leidden. Dit water moest dan doorgelaten worden door de verdikte schijven die door hen »discoïdale opercula» werden genoemd.

In de groote onderzoekingen van HANCOCK (26) komt weinig over den bouw der schelpen voor. Hij beeldt evenals Carpenter de schelppapillen af, maar evenmin als uit diens teekeningen kan men uit de zijne den fijneren bouw der uitloopers opmaken. Tegen Carpenter's beweringen

in zegt Hancock dat de holte der papillen niet met de mantelsinussen in verband staat. Wel nam hij »de zoogenaamde bloedlichaampjes” er in waar. Vooral aan den buitenkant vond hij die sterk opgehoopt, waardoor dit gedeelte der papillen hem aan secerneerende follikels deed denken. Wat hunne functie is durft ook Hancock niet beslissen, hij werpt de onderstelling op dat ze voor den groei en het herstel der schelpen zouden dienen, maar voegt er bij dat het moeilijk te begrijpen is hoe ze dit zouden doen. Met Huxley en Carpenter vermoedt hij dat ze homoloog zijn met de vaatuitloopers der Ascidiën, en in dat geval zijn zij, volgens zijne meening, zeer achteruitgegaan in beteekenis, wat hem ook reeds blijkt uit het feit dat zij bij sommige vormen voorkomen, bij andere, die er nauw mee verwant zijn, geheel ontbreken.

Hancock vermeldt verder dat de vrije buitenrand des mantels geheel bedekt is met rijen van groote, ovale, celvormige plekken, die geheel overeenkomen met de bases der prisma's, waaruit de schelpen zijn opgebouwd. Hierop grondt hij het vermoeden dat de schelpen ontstaan door ophooping van kalkkorreltjes in ruimten van den mantelrand die in vorm met de prisma's overeenkomen. Of hij deze ruimten voor cellen houdt, zooals Carpenter, zegt hij niet; wel dat de schelpen alleen aan hunne randen groeien, zooals bij alle Mollusken.

Behalve de epidermis van Carpenter meent Hancock eene afzonderlijke buitenste laag te hebben gevonden, die 't best zichtbaar is aan den rand der schelpen van jonge exemplaren, vooral van *Terebratulina caput-serpentis*. Deze laag was dun, homogeen en verkalkt. Hieruit besluit hij dat ten minste bij sommige Brachiopoden de schelpen be-

staan uit twee lagen van verschillende structuur, evenals bij Lamellibranchiaten.

In 1857 onderzocht GRATIOLET (24) de schelpen van een Articulate Brachiopood en kwam tot dezelfde waarnemingen als Carpenter. welke hij nog uitbreidt door zijne ontdekking dat de steuntoestel der armen ook uit prisma's in evenwijdige lagen is opgebouwd, maar geene dwarskanaaltjes vertoont. Van de kalkprisma's der schelpen vermeldt hij dat zij aan hunne uiteinden een weinig toegespitst zijn en dat zij naar den rand toe dichter opeengedrongen staan dan in 't midden. — Dit laatste moet zeker beteekenen dat de bases aan den rand kleiner bleken te zijn dan elders. —

In 1860 onderzocht hij de schelpen van *Lingula* (29). Hij vond dat ze bestonden uit een groot aantal evenwijdige lagen, die afwisselend kalk- en hoornachtig zijn. De kalklagen vertoonen eene menigte dwarskanaaltjes. Dit zijn ongetwijfeld de kanaaltjes die door Carpenter beschreven werden en waarop hij zijne benaming »tubular structure" grondt. De hoornlagen daarentegen bestaan uitsluitend uit evenwijdige vezels. Bij *Orbicula* (*Discina*) vindt men een dergelijken bouw. maar hier wint het kalkachtige element het verre van het hoornachtige, ofschoon Carpenter juist het omgekeerde beweerd heeft.

Aan de binnenvlakte is de schelp van *Lingula* volgens Gratiolet bekleed met eene zeer dunne en drooge membraan, die men er niet af kan krijgen zonder lappen der kalklagen mee los te maken. Op die membraan zitten lichaampjes van bijzondere teerheid, die den vorm van een zeer langwerpige ellipsoïd hebben. Gratiolet vermoedt dat deze de analoga van de papillen der Articulate Brachiopoden zijn. Hun diameter komt overeen met die der kanaaltjes

in de kalklagen. Ook onderzocht Gratiolet de chemische samenstelling der schelpen. Die van *Waldheimia* bleken bijna geheel uit koolzure kalk te bestaan, die van *Lingula* daarentegen 42% calciumphosphaat en 4% magnesiumphosphaat te bevatten, tegen slechts 7% calciumcarbonaat en wel 45% organische stof. Deze samenstelling nadert dus, zooals Gratiolet opmerkt, sterk tot die der chitinhuid bij Insecten en der schubben van *Lepidosteus*.

In 1867 onderzocht KING (40) de schelpen van Brachiopoden en wel vooreerst van Articulaten. In tegenstelling met Carpenter vond hij drie lagen. Tusschen het periostracum en de prismatische laag vond hij n.l. een derde, zeer dun, kalkachtig laagje. Daarin waren de stompe toppen der mantelpapillen gelegen, waarover het periostracum onveranderd heenloopt. De structuur van dit laagje is fijn-vezelig en vlak onder 't periostracum ook korrelig. Hij zag dat de dwarskanaaltjes der schelpen tot in dit middelste laagje doorloopen en zich daarin plotseling trechtvormig verwijden, om met een afgerond bovenvlak tegen het periostracum te eindigen. Van den rand van dit bovenvlak gaan straalsgewijs fijne streepjes uit. Van boven op gezien vertoont dus de schelp een aantal donkere kringen omzoomd door een krans van fijne straaltjes. Deze lijntjes zijn de door Quekett ontdekte buisjes. Dat ze hol zijn toonde King aan door verse schelpen met magenta te behandelen, waarbij de streepjes zich kleurden, 'tgeen bewijst dat ze een organischen inhoud bevatten.

Door 't periostracum van het overige der schelpen los te maken kon King waarnemen dat de door Carpenter beschreven dikke schijven boven de papillen niet bestaan. Soms schenen ze aanwezig, maar deze schijn werd ver-

oorzaakt door overblijfselen van de toppen der papillen, die losgeschurd en aan de ondervlakte van 't periostracum waren blijven hechten. In vele andere gevallen daarentegen bleven de toppen *met hun krans van filamenten* aan de papillen zitten.

Het periostracum vertoonde eene netvormige structuur. Daar het onveranderd over de toppen der papillen heenloopt, vervalt de meening van Quekett en Carpenter dat de radiaire lijnen ciliën zijn.

King houdt de streepjes eenvoudig voor fijne uitloopers der mantelpapillen. Soms zijn ze zoo lang dat ze die van de aangrenzende kringen bijna raken b.v. bij *Waldheimia australis*, soms daarentegen zeer kort, zooals bij *Megerlia truncata*. Bij *Terebratula vitrea* vond hij tusschen de gewone streepjes eenige langere, die zich zelfs schenen te vertakken. Altijd echter liggen ze in de laag onder 't periostracum.

Verder deelt King mede dat hij aan eene door hem onderzochte Brachiopodenschelp naast de gewone enkelvoudige kanaaltjes andere aantrof die vertakt waren. De laatste waren gelegen in overlansche ribben, de eerste daarentegen in de groeven tusschen de ribben. Volgens zijn onderzoek moest deze schelp van eene *Terebratulina caputserpentis* geweest zijn, welke soort volgens Carpenter enkelvoudige kanaaltjes bezit. Elk takje eindigde aan de buitenvlakte in een krans van uitloopers, evenals de onvertakte kanaaltjes.

Ten laatste onderzocht King de schelpen van *Crania anomala*. Hij vond er twee lagen aan, eene buitenste die bruin en eene binnenste die wit gekleurd is. De grens tusschen beide is niet scherp, de donkere kleur neemt van

binnen naar buiten toe. Misschien is het allerbuitenste zeer donkere gedeelte eene afzonderlijke laag, beantwoordende aan het periostracum van andere soorten. Er komen wel dwarskanaaltjes in voor, maar in tegenstelling met die van andere Brachiopoden hebben deze van binnen wijde openingen. Bovendien vertakken ze zich bij 't begin van de bruine laag. Elk der takken verdeelt zich opnieuw in een bundel van takjes en al deze vormen een netwerk van kanaaltjes aan den buitenkant der schelpen.

In beide schelpen komen dwarskanaaltjes voor. Toch zit de buikschelp vastgegroeid aan de onderlaag. Dit noemt King een sterk bezwaar tegen de meening dat de mantelpapillen voor de ademhaling zouden dienen.

Ten slotte betoogt King dat er verband moet bestaan tusschen de vertakte kanalen van *Crania* en de enkelvoudige der overige. Overgangsvormen vindt hij in de spinnekopachtige uitloopers bij *Terebratula vitrea* en vooral in de vertakte kanalen van *Terebratulina caput-serpentis*.

Bij *Crania anomala* en *Megerlia truncata* vond hij aan de buitenzij groeistrepen, die een eindweegs in de schelp doordrongen, maar juist tegengesteld liepen aan die welke Carpenter bij *Waldheimia australis* afbeeldt (14), nl. van buiten-voor naar binnen-achter. Op die plaatsen springt volgens hem eene reeks jonggevormde platen onder eene reeks oudere. Naar binnen toe verdwijnt echter de grens tusschen beide. De door hem gevonden richting der groeistrepen komt overeen met de onderstelling dat de groei der schelpen inframarginaal plaats heeft, terwijl uit Carpenter's waarneming zou volgen dat hij supramarginaal is.

In 1873 vergeleek MORSE (46) de schelpen der Brachiopoden met die der Mollusken en met de chitinhuid van

Anneliden en Arthropoden en kwam tot het besluit dat ze evenveel verschillen van de eerste als overeenkomen met de laatste. Zoo hangen de schelpen der Mollusken bijna nietsamen met den mantel, die der Brachiopoden daarentegen stevig. Bij Mollusken komen nooit dwarskanaaltjes voor of dringen papillen van den mantel uit in de schelp. Daarentegen vertoont de chitinhuid der Arthropoden fijne dwarskanaaltjes vooral wanneer zij verkalkt is, zooals bij Crustaceën. Hier bevatten deze kanaaltjes zintuigsorganen¹⁾, waarvan dikwijls haren naar buiten steken en welke samenhangen met de buitenste lagen der huid. In hunne holten komen zelfs uitloopers der vaatlaag voor. Ook bij Anneliden komen in de chitinlaag fijne poriën voor, waarvan sommige met huidklieren in verband staan, andere daarentegen niet. Deze laatste zijn alleen bij soorten met dikke cuticula aanwezig en kunnen vergeleken worden met de poriën der Arthropoden.

Met deze kanaaltjes vergelijkt Morse de perforaties der Brachiopodenschelpen, die ook bij sommige soorten ontbreken.

Omtrent de ontwikkeling der schelpen komen de eerste onderzoekingen voor in de verhandeling van MORSE over de embryologie van *Terebratulina septentrionalis* (45). Bij de jongste door hem gevonden stadiën omsloten de schelpen reeds het geheele lichaam. Daarentegen was aan de oudste der door Lacaze Duthiers (34) beschreven larven nog geen spoor van mantel of schelp te ontdekken. De schelpen dier jongste vormen vertoonden nog niets van de

1) Duvernoy, Des organes extérieurs sur le squelette tégumentaire des Crustacés décapodes, Mém. de l'Acad. des Sciences, T. XXIII.

»scale like structure” die voor oudere zoo karakteristiek is. De slotrand was recht, zeer breed en voorzien van een wijd foramen.

In het volgende stadium was de schelp veel langer maar even breed. Enkele manteluitloopers waren er reeds in te zien. In vorm leek de schelp veel op die van *Lingula*, terwijl ook de steel zeer lang was, zoodat de geheele habitus der larve aan *Lingula* denken deed. Het eenige verschil was dat de buikschelp reeds een duidelijken snavel had.

Ook de aanleg van den steuntoestel der armen was reeds te zien. Hij bestond uit eene reeks van onregelmatige kalkspicula. Dergelijke kalklichaampjes kwamen ook in den wand der tentakels voor. Bij de volwassen *Terebratulina* vindt men den geheelen lichaamswand en den mantel er mee vervuld.

De schelpen der jongste larven waren zeer vlak, vooral de buikschelp. Langzamerhand werden ze breeder en kregen daarbij uitstralende overlangsche plooiën. Iedere plooi scheen uit te loopen op een haar in den mantelrand en te ontstaan van den rand af, want het middenveld bleef nog een tijd lang glad en omgrend door eene lijn die den vorigen *Lingula*-achtigen vorm aangaf.

In 1873 gelukte het aan Morse de geheele ontwikkelingsgeschiedenis van *Terebratulina* na te gaan (46). Hij maakte toen uit dat zeer spoedig nadat de mantelplooiën ontstaan waren, aan hunne buitenvlakte homogene hoornachtige schelpen optraden. Van eene schelpklier zooals bij de Mollusken was geen spoor te zien. Zeer spoedig traden evenwijdige kalkstrooken onder de hoornachtige laag op zoodat de schelp nu uit twee lagen bestond. Tegelijk daarmee ontstonden mantelpapillen en wel eerst drie, ge-

rangschikt in een driehoek. Later ontstaan er meer - maar de drie oudste blijven veel grooter dan de andere. Van den rand der toppen zag Morse een twaalf tot veertien stralen afgaan van verschillende lengte, sommige zelfs drie-maal langer dan de diameter der papillen. Deze stralen verklaart Morse voor echte haren, geen kanaaltjes of teekeningen in de schelp. Hij bewees dit door de ligging der stralen nauwkeurig te teekenen en daarop met een fijn penseel over zijn praeparaat heen te strijken. De ligging der strepen bleek dan veranderd en hun vorm dikwijls gekronkeld geworden.

KOWALEWSKY's onderzoekingen omtrent de ontwikkelings-geschiedenis van *Argiope* en andere soorten (50) bevestigen Morse's ontdekkingen. Alleen zegt hij dat de mantelplooien eerst naar achteren gekeerd zijn en later naar voren omslaan. Dan pas begint de ontwikkeling der schelpen.

In 1875 gaf FRIELE een onderzoek uit over de ontwikkelings-geschiedenis van den steuntoestel der armen bij *Waldheimia cranium* en *septigera* (51). Het was eene voortzetting van verhandelingen van Moore (30) en Meyer (41) over de wijzigingen in denzelfden toestel bij fossiele *Terebratella*'s. In 1877 breidde Friele zijne onderzoekingen uit en gaf uitvoeriger en talrijker teekeningen (52). Hij bewees dat de vorm van den steuntoestel gedurende den groei geheel verandert en daarbij stadiën doorloopt, waarvan één sterk gelijkt op den volwassen steuntoestel van *Metzgeria* en een volgend op denzelfden van *Terebratella*. Terwijl het blijvende steunscelet van *Waldheimia* bestaat uit twee »crura», ingeplant ter weerszij van de slotgroeven en overgaande in twee naar voren loopende »lamellae», die zich naar achteren ombuigen en ten slotte in elkaar overgaan;

vond Friele in het jongste stadium dat hij onderzocht (een dier van 3 m.M.) de lamellae samenhangend met een mediaan overlanssch septum, terwijl hunne teruggeslagen gedeelten zeer kort waren en vlak naast elkaar liepen tot zij in elkaar overgingen. Bovendien hingen ook deze teruggebogen gedeelten door loodrechte overlansche schotten met het septum samen. Deze schotten vormden met elkaar en de teruggebogen lamellen eene soort van buis, die naar den kant van 't slot toe blind eindigde.

De eerste verandering die Friele zag optreden was dat dit uiteinde der buis zich opende. Daarna gingen de teruggebogen gedeelten der lamellen hoe langer hoe meer uiteenwijken, terwijl in de verbindingsschotten openingen ontstonden. Vervolgens verdween de samenhang tusschen het verbindingsstuk der teruggebogen lamellae en het overlansche septum. Dit septum zelf blijft bestaan bij *Waldheimia septigera*, het verdwijnt daarentegen bij *Waldheimia cranium*. De zijdelingsche openingen in de schotten worden steeds grooter, totdat de teruggebogen gedeelten der lamellen met de naar voren loopende nog slechts op twee punten samenhangen. Ten slotte wordt die samenhang aan 't eind verbroken en nu gelijkt de steuntoestel geheel op dien van 't volwassen dier, behalve dat de naar voren loopende lamellae op haar midden nog met elkaar verbonden zijn.

Volgens de onderzoekingen van Morse ontwikkelt zich de steuntoestel van *Terebratulina* rechtstreeks, d. i. zonder dat daaraan gedeelten optreden, die later weer verdwijnen.

Hierin ziet Friele een beslissend verschil tusschen de geslachten *Waldheimia* en *Terebratulina*.

Omtrent den bouw der schelpen is ons dus thans het volgende bekend.

De schelpen der Articulaten bestaan meestal uit drie evenwijdige lagen. Deze zijn van buiten naar binnen:

1^o. een structuurloos, doorzichtig, hoornachtig vlies, dat volgens King eene netvormige teekening vertoont en volgens Morse het eerst ontstaat. Door alle waarnemers wordt het vergeleken met het periostracum der Molluskenschelpen.

2^o. een dun, structuurloos, meer kalkachtig laagje, door King ontdekt, maar waarschijnlijk reeds door Hancock gezien.

3^o. eene veel dikkere laag van evenwijdige, prismatische, verkalkte strooken, wier richting een zeer scherpen hoek maakt met de oppervlakte en die van binnen-voor naar buiten-achter loopen.

Crania maakt op dezen regel eene uitzondering; bij haar toch zijn de twee eerstgenoemde lagen niet te vinden, in de derde daarentegen ziet men een aantal evenwijdige grenslijnen en verder volgens King een verschil van kleur tusschen buiten- en binnenkant.

Bij een groot aantal soorten zijn de tweede en derde laag der schelpen doorboord door talrijke dwarskanaaltjes, die zich in de tweede laag verwijderen, maar tegen het periostracum blind eindigen. Zij staan op regelmatige afstanden van elkaar en bevatten papillen die met het weefsel van den mantel samenhangen. Deze vertoonen eene holte waarin cellige elementen voorkomen, het talrijkst in den top der papillen, welke daaraan eene donkere tint ontleent.

Omtrent den fijneren bouw der papillen is niets bekend, evenmin omtrent hunne functie. Volgens vroegere waarnemers staan de holten der papillen in verband met ruim-

ten in den mantel, volgens latere zijn ze ook aan den kant van den mantel gesloten.

Om den top der papillen komt een kring van fijne streepjes voor, die soms alle even lang zijn, terwijl in andere gevallen enkele veel langer dan de overige zijn. Of deze stralen slechts teekeningen in de zelfstandigheid der schelpen zijn, dan wel aanhangsels der mantelpapillen, is niet uitgemaakt. King beweert het laatste, maar zegt niet of ook de holte der mantelpapillen zich er in voortzet. Zeker schijnt het uitgemaakt dat ze niet buiten 't periostracum komen, ofschoon Morse aan den top der allereerste papillen haren meent gevonden te hebben, die boven de oppervlakte der schelpen uitsteken.

Bij *Crania* en ook bij *Terebratulina* komen vertakte dwarskanaaltjes voor. De vertakking heeft naar de buitenzij toe plaats (Carpenter, King).

Bij vele soorten (*Rhynchonellidae*) ontbreken de dwarskanaaltjes.

De schelp der *Inarticulaten* is geheel anders gebouwd dan die der *Articulaten*. De eenige die daaromtrent nauwkeurige onderzoekingen heeft gedaan is Gratiolet (zie boven).

Volgens Carpenter loopen de groeistrepen van buiten-achter naar binnen-voor, de groei zou dus supramarginaal zijn, volgens King loopen ze juist andersom, zoodat hij gelooft dat de groei inframarginaal is. Dit laatste komt overeen met de ligging van den mantelrand binnen den schelprand.

Volgens alle waarnemers heeft de toename in oppervlakte alleen langs den rand plaats.

Om den bouw der schelpen te onderzoeken werden ze in verdund azijnzuur ontkalkt en vervolgens met boraxkarmijn gekleurd. Ook werden stukjes van niet-ontkalkte schelpen bekeken in glycerine en in canadabalsem.

In overeenstemming met King vond ik drie lagen. De buitenste, het periostracum, vertoonde zich als een structuurloos vlies, dat onveranderd over de toppen der papillen heenloopt. Van eene netvormige teekening, waarvan King melding maakt, vond ik sporen bij *Terebratulina caputserpentis*, wier periostracum na de ontkalking der schelp gemakkelijk loslaat. Dit is waarschijnlijk het gevolg eener woekering, die de geheele schelp bedekt en ook tusschen het periostracum en de onderliggende laag dringt. Ten minstemen vindt daartusschen staafjes met fijne korte zijtakjes. Aan het eene einde zijn de staafjes iets opgezwollen en is het aantal zijtakjes groot, daardoor lijkt het geheel op eene morgenster. Deze staafjes liggen te midden van massa's ronde korrels, die kleurstoffen opnemen.

Bovendien vond ik dikwijls een groot aantal bruine korreltjes regelmatig in het periostracum verspreid.

Van dekselvormige verdikkingen boven de stompe toppen der mantelpapillen, zooals Carpenter die beschrijft, vond ik evenmin als King een spoor.

Het tweede laagje vertoont zich op doorsneden door ontkalkte schelpen eenvoudig als eene ledige spleet tusschen het periostracum en de derde schelplaag (Fig. 8, b.) Het bevat dus zooals ook King vermeldt veel kalk, daarentegen komt er geene organische stof in voor. In dit laagje liggen de stompe toppen der mantelpapillen.

Aan den rand der schelp ziet men het periostracum en de middelste laag vrij uitsteken, zij vormen een smallen

zoom voor het begin der kalkprisma's (Fig. 1, a). Hieruit volgt dat het periostracum en de middelste laag afgescheiden worden door het buitenste gedeelte van den mantelzoom.

Ongetwijfeld is het deze rand dien Hancock heeft waargenomen aan ontkalkte schelpen van jonge *Terebratulina*'s en is dus zijn vermoeden dat hij daarin het homologon van de prismatische laag der Lamellibranchiaten gevonden had, onjuist.

De derde of binnenste laag van de schelp neemt bijna de geheele dikte er van in en heeft dus de meeste betekenis. (Fig. 1, b; Fig. 8, c.) Evenals alle waarnemers vond ik dat ze bestaat uit een groot aantal evenwijdige, lange, prismatische kalkzuiltjes. Het woord prismatisch duidt alleen aan dat hunne doorsnee een veelhoek is en dat ze met platte vlakken tegen elkaar sluiten. Want om het uiterlijk dezer kalklichamen te beschrijven is de benaming strook veel beter. Zij zijn nl. zeer plat en hunne breede vlakken liggen naar de binnen- en buitenzij der schelp gekeerd. De eerste die ontstaan zijn dan ook lange bandvormige platen, zooals blijkt uit de teekening van Morse, die de ontwikkelingsgeschiedenis der schelpen naging en stadiën zag, waarbij ze nog slechts uit ééne laag der kalkstrooken bestonden. Zoodra er meer lagen worden afgescheiden, worden de strooken door wederzijdschen druk veelhoekig.

Hunne lengteas ligt evenwijdig aan die van 't dier, in de middellijn staan ze dus loodrecht op den rand, aan de zij-kanten loopen ze er bijna evenwijdig aan. Verder ver-loopen ze van binnen-voor naar buiten-achter.

Iedere laag van strooken vormt een plaatje, zoodat de geheele schelp ten slotte uit een groot aantal evenwijdige

lamellen bestaat. Deze laten bij 't breken der schelpen dikwijls van elkaar los en zijn bijzonder voor 't mikroskopisch onderzoek geschikt, zooals Carpenter vermeldt.

Aan de binnenvlakte der schelp ziet men eene netvormige teekening, die door Carpenter zeer juist beschreven wordt. Hij vergelijkt haar nl. bij een dak, waarvan de pannen aan hun onderrand niet recht zijn, maar in eene afgeronde punt uitloopen.

Ook de vergelijking met een schubbenpantser geeft een goed denkbeeld dezer teekening. (Fig. 1, b; Fig. 6).

Deze »pannen" of »schubben" zijn de binnenste uiteinden der kalkstrooken. Hunne vrije punten liggen naar den voorrand van de schelp gekeerd. Aan de zijkanten loopen ze dus bijna evenwijdig met den rand. (Fig. 1).

De beschrijving van Carpenter geldt echter slechts bij sommige soorten voor de geheele binnenvlakte der schelp, zoo bij *Waldheimia cranium* en *Terebratulina caput-serpentis* (Fig. 6). Bij *Rhynchonella psittacea* (Fig. 3 en 4) en *Terebratula vitrea* (Fig. 1 en 2) daarentegen geldt ze slechts voor den rand. Want het overige van de binnenvlakte vertoont bij deze laatste soorten eene zeer onregelmatige verwarde teekening. (Fig. 2 en 4).

Bij al de genoemde vormen is echter aan den rand nog iets op te merken. In de buitenste rijen nl. zijn de schubben veel kleiner en minder langwerpig. Eerst in de vierde of vijfde rij krijgen ze den gewonen vorm.

Gratiolet heeft dit verschil opgemerkt aan den voorrand der schelp van *Waldheimia australis*.

Bij *Rhynchonella psittacea* en *Terebratula vitrea* begint nu deze vorm eenige rijen verder weer te veranderen, hij wordt eerst ronder en minder regelmatig om ten slotte in

een warnet van onregelmatige figuren over te gaan. Bij *Terebratulina* en *Waldheimia* daarentegen blijft hij overal dezelfde.

Uit deze verschillende figuren aan de binnenzij kan men omtrent den groei der schelpen de volgende besluiten trekken.

De kalkstrooken, waaruit de schelpen zijn opgebouwd ontstaan uitsluitend aan den rand. Zij worden aangelegd als kleine vijfhoekige kalkschijfjes, tegen wier onderzij aan den voorkant nieuwe deeltjes worden afgezet zoodanig dat overlansche zuiltjes ontstaan, die van den rand af naar achter-buiten loopen. Hunne uiteinden aan de buitenzij zijn dus het oudst.

Dat de schelpen op deze wijze groeien zouden heeft Hancock het eerst geopperd.

De schelp groeit dus tegelijk in de dikte en de lengte, beide door afzetting van kalk aan de binnenzij. Deze heeft echter niet overal op dezelfde wijze plaats, anders zouden de binnenste uiteinden der kalkprisma's over de geheele binnenvlakte denzelfden vorm moeten vertoonen. Eerst evenwel wordt deze vorm zeer langwerpig en bij *Rhynchonella* en *Terebratula* ten slotte geheel onregelmatig.

Aan de buitenvlakte der schelpen treft men concentrische lijnen aan, die den vorm van den rand herhalen en worden veroorzaakt doordien de buitenvlakte der schelp een plotseling verval vertoont. Door alle waarnemers zijn deze trapsgewijze verdunningen der schelpen »groeilijnen» genoemd. Alle hebben ook gezien dat het verloop der dwarskanaaltjes er niet door gestoord wordt. Terwijl evenwel Carpenter beweert dat ze van binnen-achter naar buiten-voor de schelp doorloopen, meent King juist het omgekeerde.

Aan de binnenvlakte der schelpen kon ik geen spoor van groeilijnen waarnemen. Daaruit volgt mijns inziens dat het niets dan trapsgewijze verdunningen aan de buitenzijde zijn. Hoe deze ontstaan kan men zich aldus voorstellen. Wanneer de aanleg van nieuwe strooken een tijdlang stilstaat, doordien de mantel niet in uitgebreidheid toeneemt: terwijl de afzetting van kalk tegen de onderzij der reeds bestaande doorgaat, zullen de rijen van nieuwe kalkstrooken, die na deze periode van stilstand worden aangelegd, lager komen te liggen dan de buiteneinden der vorige. Op die wijze ontstaat aan de buitenzij een plotseling verval, dat zich aan het oog als eene lijn evenwijdig aan den rand voordoet.

Volgens de voorgaande beschouwingen omtrent den groei der schelpen wordt nimmer eene nieuwe kalkstrook aan de binnenzij tegen oudere afgescheiden. Immers wanneer dit het geval was zou de binnenvlakte op die plaatsen de evenwijdige lijnen moeten vertoonen, die de afzonderlijke lamellen van kalkzuiltjes, waaruit de schelp is opgebouwd, kenmerken. En nergens heb ik eene dergelijke teekening op de binnenvlakte kunnen vinden.

Carpenter kwam tot hetzelfde besluit. Hij meent echter eens aan het achtereind van eene overlangs doorgeslepen Waldheimiaschelp eene laag te hebben gevonden, die vermoedelijk later tegen de binnenzij was afgezet.

Bij *Crania* schijnen telkens zelfstandige nieuwe lagen onder de oudere te worden gevormd.

Bij het onderzoeken der ontkalkte schelpen bleek dat tusschen de kalkstrooken fijne organische vliezen verlopen die zich met karmijn zacht kleurden. Op doorsneden loodrecht op de richtingen der kalkstrooken vertoonen ze zich

als een netwerk, de organische stof vormt dus een omhulsel om de kalkstrooken. De mazen van het netwerk waren echter kleiner dan de doorsneden der kalkstrooken. Misschien bestaat dus elk dezer weer uit een aantal evenwijdige zuiltjes, door organische stof van elkaar gescheiden.

Langs de scherpe kanten der zuiltjes zijn deze vliezen iets dikker. Daardoor ontstaat de schijn alsof de organische stof vezels tusschen de kalkstrooken vormt. (Fig. 8). Doorsneden bewijzen het tegendeel.

Hoogst merkwaardig zijn de dwarskanaaltjes, die in de schelpen van vele geslachten van Brachiopoden voorkomen en papillen bevatten, die met den mantel samenhangen. Hunne beteekenis is vooral duister door het feit dat ze bij vele andere geslachten, b.v. *Rhynchonella*, volkomen ontbreken. Ook verschillen ze in vorm bij de verschillende geslachten waar ze voorkomen. Bij *Terebratula vitrea* zijn ze zeer lang, maar bijzonder dun (Fig. 5); bij *Waldheimia cranium* korter en dikker (Fig. 8), evenzoo bij *Terebratulina caput-serpentis*. Bij deze laatste echter vertakken ze zich naar de buitenzij toe boomvormig, de doorsnee blijft echter overal dezelfde. (Fig. 9).

Mijne waarnemingen omtrent de mantelpapillen van *Terebratulina caput-serpentis* zijn slechts eene gedeeltelijke bevestiging van die van King. Want ik vond niet anders dan overlansche rijen van vertakte uitloopers, terwijl King tusschen deze nog rijen van onvertakte beschrijft.

Aan den top verwijden de uitloopers zich en eindigen breed en stomp in het kalklaagje onder het periostracum. Om hun top is een krans van radiaire streepjes, alles zooals Quekett, Carpenter en vooral King het beschreven hebben. Deze stralen liggen onder het periostracum. (Fig. 8 f).

Ook omtrent den organischen inhoud der manteluitloopers stemmen mijne waarnemingen met die van Carpenter, Hancock en Owen overeen. Ik zag de donkerbruine tint der toppen en de ronde lichaampjes waarmee ze opgevuld zijn. Ook zag ik de kleinere ronde korrels, die in het overige deel der papillen verspreid zijn, en het kanaal in het midden. Omtrent de verklaring dezer lichaampjes ben ik het echter niet eens met de genoemde onderzoekers. Trouwens, zij hebben slechts onderstellingen gemaakt en zelf telkens er op gewezen, dat de ware beteekenis der lichaampjes nog volstrekt niet uitgemaakt was. Carpenter hield ze eerst voor producten van klieren, later voor bloedlichaampjes, Hancock haalt beide meeningen slechts aan, zonder verder een oordeel uit te spreken.

Aan dwarse doorsneden van manteluitloopers bleek het mij dat de bedoelde lichaampjes altijd tegen den wand gelegen waren, dat het midden daarentegen altijd leeg was. (Fig. 7 en 8). De wand kleurt zich zacht met boraxkarmijn, de lichaampjes daarentegen sterk. Het ligt dus voor de hand de laatste voor kernen te houden van plaatscellen, waarmee de wanden der dwarskanaaltjes bekleed zijn. Aan den top hebben dan deze cellen en hunne kernen een veel grooter omvang dan elders, zoodat ze de ruimte daar geheel opvullen.

Zoo dikwerf het onder eind van overlans doorgesneden papillen duidelijk waargenomen werd, was het afgesloten. Of de mantel op die plaats al of niet holten bevatte, deed niets ter zake. (Fig. 8). Deze waarneming komt dus overeen met Hancock's meeningen.

De richting der dwarskanaaltjes is niet evenwijdig met die der kalkstrooken, maar veel minder schuin. Het

schuinst vond ik haar bij *Terebratula vitrea*, 'tgeen reeds volgt uit het feit, dat de mantelpapillen bij dit dier zeer lang zijn, de schelpen daarentegen zeer dun.

Altijd echter is de richting der kanaaltjes schuin van binnen-voor naar buiten-achter, 'tgeen in verband met den groei der schelpen niet anders kan.

Wat de krans van fijne stralen om den top der papillen beduidt, is mij niet duidelijk geworden. Daar ze onder het periostracum liggen, zooals ik geheel in overeenstemming met King vond, kunnen het geen trilharen zijn (Fig. 8 f). Een organischen inhoud hebben ze zeker, want aan ontkalkte schelpen zijn ze zeer duidelijk en kleurstoffen nemen ze op.

Zooals reeds door alle waarnemers is beschreven, zijn de dwarskanaaltjes zeer regelmatig over de schelpen verspreid; ze liggen nl. op onderling gelijke afstanden in rijen en vormen de hoekpunten van vierkanten.

De onderlinge afstand tusschen de ondereinden der kanaaltjes bleek mij bij jonge en bij oude schelpen derzelfde soort zeer weinig te verschillen. Teneinde dit te onderzoeken, telde ik het aantal kanaaltjes, dat ik bij onveranderde vergrooting en zonder 't voorwerp te verplaatsen in 't veld van mijn mikroskoop zag.

Bij eene schelp van *Waldheimia cranium*, wier lengteas 3 m. M. bedroeg, vond ik het aantal dwarskanaaltjes voor verschillende plekken:

75, 84, 85, 86, 93, 100, 101, 107,

d. i. gemiddeld 92.

Bij eene schelp van 20 m. M. middellijn daarentegen, vond ik het aantal voor verschillende plaatsen nabij het

slot, dus in de streek waar de oudste deelen der schelp zich moeten bevinden:

70, 71, 79, 86, 88, 94, 112,

d. i. gemiddeld 86.

Het verschil der gemiddelden bedraagt dus veel minder dan dat der cijfers van dezelfde schelp onderling.

Hieruit blijkt mijns inziens dat de schelpen in 't geheel niet door intussusceptie groeien. Ware dit het geval, dan moest de afstand tusschen de kanaaltjes grooter geworden zijn.

Hiermee vervalt dus het vermoeden van Hancock dat de dwarskanaaltjes met hunne mantelaanhangsels misschien voor den groei der schelpen zouden dienen.

Omtrent den bouw der Lingula-schelpen kwam ik in hoofdzaken tot dezelfde resultaten als Gratiolet.

II. CHITONEN.

Bouw van de schelpen en de rughuid der Chitonen.

De eerste die de bovengenoemde deelen aan een nauwkeurig onderzoek onderwierp was Middendorff in zijne „Beiträge zu einer Malacozoölogia Rossica” van 1847. Hij zag dat elke schelp uit twee lagen bestond, die hij articulamentum en tegmentum doopte. Alleen het tegmentum is aan de buitenzij zichtbaar. Het articulamentum steekt aan de voorzij met twee groote lamellen buiten het tegmentum uit, deze lamellen en de geheele verdere rand der schelpen zijn gevat in zakvormige instulpingen van het integument.

Bij den door Middendorff nauwkeurig onderzochten Cryptochiton Stelleri zijn de schelpen geheel onder 't integument verborgen, doordien de zakken waarin ze bij de andere Chitonen steken, zich boven hen gesloten hebben. Aan deze onderhuidsche schelpen ontbreekt het tegmentum. Bij sommige andere Chitonen is het tegmentum beperkt tot een schijfje op 't midden van 't articulamentum, het is dus rudimentair.

Aan de schelpen van *Cryptochiton* zag Middendorff op dwarse doorsnee een systeem van concentrische kringen evenwijdig aan den omtrek der doorsnee. Hij houdt deze voor grenzen van achtereenvolgens afgescheiden lagen. Het binnenste gedeelte der schelpen zou dus het oudste zijn, het is zeer hard, de buitenste lagen daarentegen zijn zeer week en krijtachtig. Bij het onderzoeken van dun geslepen dwarssneden bleek elk der lagen weer uit een groot aantal dunne plaatjes te bestaan, waarvan hij splintertjes kon loskrabben. Daar deze plaatjes niet volkomen vlak zijn zal eene doorsnee evenwijdig aan boven- of ondervlakte verschillende van hen een aantal malen snijden. Hierdoor ontstaat eene onregelmatige, netvormige teekening in de dungslepen doorsnee.

De schelpen der overige Chitonen groeien volgens Middendorff slechts door afzetting van nieuwe lagen tegen dat gedeelte hetwelk in de huidplooi steekt.

De huid der Chitonen vond Middendorff aan de buitenzijde bekleed met eene structuurlooze, doorzichtige, ongekleurde laag, die hij *stroma* noemt. Aan den binnenkant kwamen daarin een groot aantal dicht opeengehoopte holten voor, die of leeg schenen of met eene korrelige massa van geelgroen- of zwartachtige kleur gevuld waren. In dit *stroma* staken bij sommige soorten een groot aantal doorntjes of stekeltjes, die van onder eene holte (wortelholte door hem genoemd) vertoonden en dikwijls niet boven 't *stroma* uitkwamen. Waarschijnlijk bestaan deze stekeltjes uit chitin, ze waren ten minste ongevoelig voor zuren. Bij andere soorten vond hij naast die stekeltjes ook haren in 't *stroma*. Soms zijn een aantal groote haren tot bundels vereenigd en steken in diepe groeven van 't onderhuidsche bind-

weefsel, zoo is het b. v. het geval in de rughuid van *Cryptochiton*. Hier zou elke bundel van haren oorspronkelijk bedekt zijn door een laagje van het stroma, dat zelfs evenals elders stekeltjes zou bevatten, maar gemakkelijk doorbreken zou bij 't drogen of bij aanraking. In de haren zag hij een centraalkanaal of eene overlansche sleuf. Hij geeft echter niet op of tusschen zijne hareu en stekels nog een ander onderscheid zou bestaan dan alleen in het uitwendig voorkomen. De huid aan de buitenzij van den mantelrand is volgens Middendorff dicht bezet met kleine stekels, die buiten 't stroma uitsteken.

In de *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* voor 1848 komt eene korte noot voor van Gray over den bouw der Chitonschelpen. Ook hij nam eene soort waar, wier schelpen geheel onder 't integument verborgen waren, en zag evenals Middendorff dat deze schelpen uit een groot aantal lagen waren opgebouwd. Volgens hem heeft de afzetting van nieuwe lagen echter alleu plaats tegen de onderzijde. Elk dezer lagen is samengesteld uit een groot aantal loodrechte lamellen, die naast elkaar zijn gelegen en van den top naar den rand toe uitstralen.

Aan die schelpen, die gedeeltelijk aan de oppervlakte liggen, onderscheidt Gray niet twee maar drie lagen. Tusschen het tegmentum en articulamentum van Middendorff in zou nl. eene smalle ruimte bestaan, gevuld met eene „cellulaire kalkachtige afzetting”, die langs de randen zichtbaar zou zijn en zich aldaar vertoonen als eene reeks van ronde buisjes of gaatjes. Dezelfde stof zou voorkomen in de sleuven tusschen de verschilleude stukken waaruit het articulamentum is samengesteld en in de inhammen aan zijne randen.

Deze middelste laag wordt volgens Gray ongetwijfeld gevormd door kleine uitloopers van den mantel. Hij vergelijkt deze met de mantelbuisjes in de schelpen der „coronale Cirripediën”.

Van het tegmentum zegt hij dat dit eene eigenaardigheid der Chitonschelpen is, die bij geen anderen Mollusk voorkomt. Het articulamentum staat gelijk met al de lagen waaruit de schelpen der andere Gastropoden zijn opgebouwd.

Van de acht schelpen die bij alle Chitonen in de ruglijn voorkomen houdt hij alleen de achterste voor homolog met de schelp der overige Gastropoden. Hij meent dat deze hooger ontwikkeld is dan de 7 overige en ook boven de gewichtigste organen (hart en geslachtswegen) ligt. De stekels en kalkschubben die terzij van de schelpen in de mantelhuid voorkomen noemt hij rudimentaire schelpen.

Over de schelpen der Chitonen is mij ten slotte een onderzoek bekend van Marshall, uitgegeven in de »Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles” van 1869.

Deze merkte ten eerste op dat aan de buitenzij der schelpen eene »epidermis” voorkomt, d. i. een vlies hetwelk wij thans periostracum noemen. Het was structuurloos en weerstond de inwerking van zuren.

Het articulamentum bleek hem bijzonder rijk aan anorganische bestanddeelen te zijn en te bestaan uit vier horizontale lagen. De onderste laag werd gevormd door evenwijdige kalkzuiltjes, die loodrecht op de as van 't dier stonden. Deze zuiltjes vertoonden nog weer afwisselend donkere en lichte schijven, die met elkaar horizontale lagen vormen. Er is dus eene horizontale en eene verticale structuur in deze laag.

De daaropvolgende laag is veel dikker en harder dan al de overige en vertoont niets dan eene fijnkorrelige structuur, zij had het voorkomen van porselein. De derde laag daarentegen geleek weer geheel op de onderste, en op tangentiële doorsneden door haar heen zag hij dat de zuiltjes vierzijdig waren met fijn overlans geplooid zijvlakken. De vierde laag eindelijk bestond uit horizontale kalkzuiltjes die op rijen gelegen waren welke van één punt aan den achterrand der schelpen uitstraalden. Elke straal had den vorm van een driehoek, de zuiltjes werden dus van 't middelpunt af breeder. Ze vertoonden eene veervormige teekening en bestonden dus waarschijnlijk weer uit twee rijen prisma's van lagere orde.

Het tegmentum bleek zeer rijk aan organische stof te zijn en een stelsel van kanalen te bevatten. Deze beginnen aan de bovenzijde met een groot aantal zeer fijne buisjes, die in groepjes van acht tot vijftien bijeenstaan. Ieder groepje ligt in een ondiep, rond kuiltje der oppervlakte. Deze kuiltjes zijn regelmatig over de buitenzijde verspreid. Elk bundeltje van kanaaltjes komt uit in eene ovale holte, dicht onder de buitenzijde gelegen. Van elk dezer holten gaat aan den binnenkant een kanaal af naar beneden en al deze vaten monden aan de ondervlakte van 't tegmentum in een aantal horizontaalkanalen uit. Deze verlopen tusschen articulamentum en tegmentum en dringen op bepaalde plaatsen door 't eerste heen naar beneden. Ongetwijfeld zijn zij het die Gray heeft beschreven als zijne middelste, cellulaire laag. Want de plaatsen waar de kanalen door 't articulamentum heen naar beneden gaan zijn de randen der schelpen en de naden waardoor 't articulamentum in een aantal regelmatige stukken wordt ver-

deeld. Aan de voorste en achterste der acht schelpen zijn verscheidene dergelijke naden aanwezig, die van één punt in 't midden van den rand uitstralen en dus de schelp in een aantal gelijke driehoeken verdeelen. Over elk dier naden loopt een horizontaal vat dat kanalen uit het tegmentum opneemt en op eene bepaalde plaats naar beneden doordringt. In de zes overige schelpen zijn slechts twee dergelijke naden, die van 't midden van den achterrand uit divergeeren. De kanalen dringen ook hier langs den rand en door de naden heen naar beneden.

In dit kanaalstelsel zag Marshall dikwijls fijne vliezen, vooral als hij de schalen met zoutzuur ontkalkte. Het was hem echter niet mogelijk aan deze vliezen eene structuur te ontdekken. Wel zag hij dat de organische resten op eene bepaalde plaats opgezwollen waren tot vliezige buizen. Deze houdt hij voor de inwendige bekleeding der ovale holten in 't tegmentum, vooral omdat ze op dezelfde plaatsen schenen te liggen. *Hij gelooft dus dat in het kanaalstelsel uitloopers van den mantel voorkomen, die hij voor homolog houdt met de uitloopers in de schelpen der Balaniden en Brachiopoden, en die dus misschien voor ademhaling zouden kunnen dienen.*

In 1868 verscheen in 't Zeitschrift für wissenschaftliche Zoölogie een onderzoek van J. REINCKE over de ontwikkelingsgeschiedenis der stekels in den mantelrand der Chitonen. Hij vermeldt dat de stekels, plaatjes, schubjes of naaldjes aan de rugzij van den mantelrand dikwijls andere vormen hebben dan die aan de buikzij. Evenals Middendorff beschrijft hij hoe deze allen steken in eene dikke, structuurlooze, ongekleurde laag, door genoemden schrijver stroma, maar door hem veel juister cuticula genoemd.

Onder deze cuticula ligt geen eenvoudig cilinderepitheel, zooals hij dat wel vond onder de schelpen, maar de huid vormt een groot aantal papillen, welke zich dikwijls naar hun top verbreedden, overlangs gestreept zijn en een groot aantal kernen vertoonen. De groote stekels of schubben die op sommige plaatsen in de cuticula steken, vormen soms diepe instulpingen in de onderhuidsche spierlaag, evenals Middendorff vond voor de borstelbundels van *Cryptochiton*. Deze instulpingen zijn weer bekleed met een eenvoudig cilinderepitheel en aan de randen er van gaat dit zonder scherpe grenzen in de papillen over. Naar de basis der papillen gaan dikwijls afzonderlijke spierbundels. Reincke vermoedt dat de papillen uit veranderde epitheelcellen bestaan, ofschoon hij deze onderstelling wel eenigszins gewaagd noemt.

De cuticula bleek aan de buitenvlakte zeer ongelijk en ingevreten te zijn, en bedekt met tallooze ééncellige Algen. Reincke geloofte dat ze voortdurend van buiten afslijt, en aan de onderzij nieuwe cuticulaire stof door de papillen wordt afgescheiden, want ze wordt volstrekt niet door de steeds nieuw ontstaande en aangroeiende stekels opgeheven en om doorboord te worden is zij veel te stevig.

Hij onderscheidt twee soorten van stekels: die, welke alleen uit kalk bestaan en die welke een chitineus voetstukje hebben. In hunne ontwikkeling stemmen ze tot een bepaald punt overeen. Daarna echter gaan de eerste slechts voort met groeien, zij schijnen een onbegrensden wasdom te hebben en worden dan ook soms tot 1 c.M. lang. De andere daarentegen ondergaan nog verschillende veranderingen. Zij kunnen slechts eene bepaalde grootte bereiken en worden daarna door andere vervangen.

Alle stekels en kalklichamen ontstaan in holten van de epidermis, die bekleed zijn met een hoog maar enkelvoudig cilinderepitheel, dat langzamerhand in de papillen overgaat. Deze holten worden aan de bovenzij opengedrukt door den aanleg des stekels of van de kalkplaat. Bij sommige stekels ontstaat nu eerst om den top en daarna ook om de basis een napje van eene chitineuze stof en zoodra dit gevormd is, houdt de kalkafscheiding op. Naarmate het grooter wordt en de stekel hooger op in de cuticula komt te liggen, vermindert het enkelvoudige cilinderepitheel en ten slotte wordt de epidermis onder den stekel weer geheel gelijk aan die daaromheen. De chitineuze basis blijft er echter mee samenhangen door een draad, die zich met karmijn duidelijk kleurt. Bij *Chitonellus fasciatus* zag Reincke somtijds dat deze draad uit meerdere, uitgerekte epitheelcellen met kernen en pigment bestond. Naarmate de cuticula door haren groei den stekel meer en meer naar de buitenvlakte opheft, verlengt zich deze draad. Ten slotte valt de stekel af en blijft slechts de chitinbasis aan de oppervlakte nog een tijd lang zitten.

Bij sommige soorten zag Reincke de stekels eenvoudig binnen in papillen ontstaan. Hierdoor wordt dus de overeenkomst der papillen met het enkelvoudig epitheel nog waarschijnlijker. De aanleg der stekels in gesloten ruimten van de epidermis komt volgens Reincke overeen met den aanleg der schelpen, die b. v. bij *Cryptochyton Stelleri* altijd geheel door de epidermis omsloten blijven. Ook van de schelpen der overige Chitonen moet volgens hem het articulamentum in eene holte ontstaan, die zich later opent. De terugwijkende randen der holte zouden dan het tegmentum afscheiden.

Uit de onderzoekingen van LovÈN over de ontwikkelingsgeschiedenis van Chiton (Stockholm öfversigt XII, 1855, Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Vol XVII, 1856) blijkt wel dat voor iedere schelp eene afzonderlijke dwarse groef aan de rugzij ontstaat, waarvan elk misschien te vergelijken is met eene schelpklier der overige Mollusken maar niet dat deze groeven oorspronkelijk gesloten zijn en zich later weer openen.

In zijn Grundriss der vergleichenden Anatomie (1878) wijst GEGENBAUR op de overeenkomst van de stekels der Chitonen met die der Solenogastres. Verder meent ook hij evenals Reincke dat de ontwikkeling der schelpen overeenkomt met die der stekels en grondt deze meening ook op Cryptochiton. Hij zegt daarom: »De kalkplaten (schelpen) zouden dan grootere ontwikkelingsvormen voorstellen van dezelfde vormingen, die, wanneer ze slechts in de hoogte groeien, zich als stekels voordoen»

Hij gelooft dat de schelp der overige Gastropoden niet ontstaan is door vergroeiing van vele schelpen zooals nu nog bij Chitonen voorkomen, maar doordien ééne van meerdere kalkplaten waarmee oorspronkelijk het lichaam bekleed was zich sterker ontwikkelde en daarbij de overige achteruit gingen.

De bouw der schelpen werd door mij nagegaan aan dwarsneden door ontkalkte exemplaren van Chiton marginatus. Deze soort kenmerkt zich doordien de zijranden van den mantel niet bezet zijn met stekels, maar bekleed met kalkplaten, die in uiterlijk sterk overeenkomen met de tegmenta der schelpen. Het eerste, wat aan de dwarscoupes in 't oog valt, is, dat de mikroskopische bouw dier beide

ook in hoofdzaken overeenstemt (Fig. 10). Zoowel de randplaten (Fig. 10, b; Fig. 12, a; Fig. 13, c) als de tegmenta (Fig. 10, a; Fig. 11, b; Fig. 12, d) toch, bestaan uit eene homogene, structuurlooze stof, die de drager is van de kalk. Zij is het stroma van Middendorff, de cuticula van Marshall en Reincke. Deze cuticula wordt op een groot aantal plaatsen doorboord door kanaaltjes, die uitloopers van 't epitheel bevatten.

De punten van verschil tusschen randplaten en tegmenta laten zich gedeeltelijk verklaren door hunne verschillende ligging. De eerste toch rusten op het epitheel van de huid, de laatste daarentegen op de articulamenta (Fig. 10, d.).

Een eerste verschil is, dat de cuticulaire stof der randplaten aan den kant van 't epitheel eene eigenaardige laag vertoont, welke zich met pikrokarmijn zeer sterk kleurt (Fig. 12, b; Fig. 13, d). Deze laag ontbreekt op de overeenkomstige plaatsen der tegmenta.

Verder bevatten de wanden der dwarskanaaltjes in de randplaten dikwijls staafjes van eene zeer sterk lichtbrekende, gele, glanzige stof (Fig. 12, c; Fig. 13, e) die aan chitin doet denken. Ook deze ontbreken in de kanaaltjes der tegmenta.

Belangrijker punten van onderscheid leveren de uitloopers. Die in de randplaten staan in direct verband met het enkelvoudig epitheel dat onder de platen gelegen is (Fig. 10, b; Fig. 12, e; Fig. 13, a). Zij komen overeen met de papillen die Reincke beschrijft. Ongetwijfeld bestaan zij uit veranderde epitheelcellen. Zij vertoonen vele en groote kernen en verbreedten zich naar hun top, welke afgerond is en vele vacuolen vertoont (Fig. 13). Van tijd tot tijd nam ik den overgang van de gewone epitheelcellen in die der papillen duidelijk waar.

De papilvormige lichamen, welke de dwarskanaaltjes der tegmenta opvullen, staan daarentegen aan hunne onderzijde in verband met draden (Fig. 11, m), welke zich met elkaar vereenigen tot een horizontalen draad, die tussehen het tegmentum en articulamentum verloopend, hetzij naar den rand der schelpen gaat of door de naden in 't articulamentum dringt (Fig. 10 en 11, n). Deze draden hebben dus geheel hetzelfde verloop als de door Marshall beschreven kanaaltjes; zij zijn dan ook ongetwijfeld de organische inhoud dien hij reeds in die kanaaltjes opmerkte. Zij eindigen aan het epitheel dat den wand der schelpzakken bekleedt. Door het pikrokarmijn worden zij gelijkmatig rose gekleurd, terwijl zij hier en daar sterk gekleurde lichaampjes vertoonen, die geheel het uiterlijk van kernen hebben. Aangekomen in de dwarskanaaltjes van 't tegmentum zwellen deze draden op (Fig. 11, l) en verdeelen zich in een bundel van draden (Fig. 11, k), die evenwijdig naar de buitenvlakte verloopend. In de aanzwelling liggen een aantal sterk gekleurde kernen. Deze bundels komen in ligging overeen met de ovale holten die Marshall in 't tegmentum beschrijft. De draden waaruit ze bestaan bevatten een groot aantal scherp gecontoureerde lichaampjes. Een gedeelte daarvan gelijkt in uiterlijk en gedrag tegenover kleurstoffen sterk op kernen (Fig. 11, k); de meerderheid echter doet daar minder aan denken. Deze vullen in dichte rijen de bovineinden der draden (Fig. 11, e, g). Na behandeling met pikrokarmijn was een gedeelte rood gekleurd (e), de overige helder geel (g). Misschien zijn het pigmentkorrels. Dezelfde kleuren zijn ook eigen aan veel grootere lichamen, welke ook in het dikste gedeelte der papillen voorkomen (Fig. 11, f, b).

Van het bovineind der gekorrelde bundels gaan fijnere draden uit, die aan de buitenvlakte van het tegmentum opzwellen tot knopjes (Fig. 11, c). Deze draden en knopjes vertoonen eene flauw rood gekleurde as, daarentegen eene ongekleurde, doorschijnende buitenlaag. Aan de bovenzijde dezer knopjes ligt een kapje van de sterk lichtbrekende, geel gekleurde stof, die wij reeds eenmaal met chitin vergeleken hebben. De afgeplatte buitenvlakten dier knopjes worden aan elkaar verbonden door een zeer fijn vlies: het periostracum van Marshall (Fig. 11, a). Een dergelijk vlies merkte ik niet op aan de randplaten. Deze bundels van steeltjes met knopjes zijn ongetwijfeld gelegen in de fijne kanaaltjes die Marshall aan de buitenvlakte van het tegmentum beschrijft. Zijn onderzoek wordt dus door het bovenstaande in alle opzichten bevestigd.

Ofschoon dus de in het tegmentum gevonden papilvormige lichamen in vele opzichten van die der randplaten verschillen, zijn naar mijne meening beide toch slechts wijzigingen van dezelfde zaak, n. l. uitloopers van het epitheel in de cuticula. De uitloopers in de tegmenta moesten zooveel langer zijn, omdat door het articulamentum het epitheel van het tegmentum wordt gescheiden.

Deze onderstelling wordt vooral waarschijnlijk gemaakt door de verschijnselen op de plaats van overgang van 't epitheel der mantelranden in dat onder de schelpen (Fig. 10 en 12). Hier buigt het epitheel zich naar binnen om en vormt aldus de huidplooi waarin de schelpen besloten liggen. Gedurende de ombuiging vormt het nog eene papil (Fig. 12, e), geheel gebouwd als die tusschen de randplaten, behalve dat zij aan haar top een aantal knopjes op steeltjes draagt, evenals de papillen in het tegmentum.

De eerste papil die geheel in het tegmentum gelegen is ontspringt nog rechtstreeks van 't epitheel (Fig. 12, f), de daaropvolgenden met korte steeltjes (Fig. 10).

Al deze overgangen bewijzen dat de papillen in den rand en in de tegmenta homoloog zijn.

Verder valt eene overeenkomst in 't oog tusschen de door Reincke beschreven chitinbekertjes, die aan den voet der stekels bij vele Chitonen voorkomen en de boven beschreven chitinkapjes op de knopjes, waarin de draden der tegmentpapillen eindigen. Immers ook van de onderzij der eerstgenoemde gaat een draad af, die naar de papillen loopt, waaruit het epitheel der mantelranden bestaat. Deze draad kleurt zich met pikrokarmijn geheel zooals die in het tegmentum en bevat volgens Reincke ook een enkele maal een kern. Reincke's onderzoekingen omtrent de papillen, draden en chitinbekers onder de stekels in de huid van Chitonen werden mij geheel bevestigd door praeparaten van *Chiton scaber* en *Chitonellus fasciatus*. Ook de wijze, waarop de stekels ontstaan, scheen mij geheel met Reincke's beschrijving overeen te komen.

Verbindingsstrengen tusschen de basis der kalkstekels en het epitheel komen ook voor bij *Proneomenia Sluiteri*¹⁾ Zij bevatten daar zelfs talrijke kernen en zijn klaarblijkelijk uitloopers van 't huidepitheel. Mijns inziens zijn zij homoloog met de papillen en de verbindingsstrengen der Chitonen te zamen.

Of ze ook bij *Neomenia* voorkomen is niet zeker, maar te oordeelen naar praeparaten van Dr. L. Graff, die Dr. Hubrecht ter bezichtiging heeft ontvangen en die ik door zijne welwil-

1) Zie A. A. W. Hubrecht, *Proneomenia Sluiteri*, gen. et spec. nov., in *Niederländisches Archiv für Zoölogie*, Suppl. Band II, 1881.

lendheid kon bekijken, zeer waarschijnlijk. Op enkele plaatsen zag ik beelden die sterk overeenkomen met de uitloopers onder de stekels van *Proneomenia*. Bij *Chaetoderma* daarentegen schijnen de stekels direct op het epitheel te rusten ¹⁾.

Uit het bovenstaande volgt mijns inziens dat het tegmentum met de huid van den mantelrand in zoovele opzichten overeenstemt, dat het als eene wijziging van die huid moet opgevat worden. De *geheele* rughuid der Chitonen zou volgens die beschouwing bekleed zijn met eene dikke cuticula, waarin stekels en kalkplaten van verschillende vorm en uitloopers van 't epitheel verspreid zijn.

Ook aan de buikzij der mantelranden komt op het epitheel eene cuticula voor, zooals uit Fig. 10 blijkt. Deze is minder dik dan die aan de rugzij en vertoont slechts sporen van epitheelpapillen. Bij *Chiton marginatus* is ze opgevuld met vierkante en ovale kalkplaatjes, waartusschen slechts weinig cuticulaire stof gelegen is.

De cuticula, die dus den *geheel*en mantel der Chitonen bekleedt, acht ik homolog met die der *Solenogastres*.

Als eene geheel op zichzelf staande vorming vindt men nu onder elk tegmentaal gedeelte dezer cuticula eene kalkplaat: het articulamentum. Dit vertoont geen spoor van papillen. Na ontkalking blijft er niets van over dan een netwerk van uiterst fijne vezels, die zich met pikrokarmijn slechts zeer flauw kleuren. Op *dungeslepen* doorsneden bleek mij dat de beschrijving van Marshall misschien voor enkele, maar volstrekt niet voor alle plaatsen doorging. Aan eene dwarse doorsnee van een der zes middelste

1) Zie L. Graff, Anatomie des *Chaetoderma nitidulum*, in Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. XXVI, 1876.

schelpen kon ik tusschen de door hem beschreven binnenste en derde laag nog vijf, ja op sommige plaatsen zes lagen onderscheiden, die *alle* uit evenwijdige kalkzuiltjes bestonden, wier richting in de verschillende lagen verschilde. Maar omtrent het voornaamste feit ben ik het geheel met Marshall eens, nl. dat het articulamentum zeer weinig organische stof bevat en verschillende evenwijdige lagen van kalkzuiltjes vertoont. In deze opzichten stemt het articulamentum geheel overeen met de schelpen der eigenlijke Gastropoden, wier bouw ons bekend is door de onderzoekingen van Carpenter ¹⁾ en von Nathusius Königsborn ²⁾. Mijns inziens is dan ook de meening van Gray dat de schelp der Gastropoden alleen homoloog is met de articulaementa der Placophoren, volkomen juist; terwijl ik de tegmenta en de overige cuticula dezer laatsten voor een overblijfsel van een vroegeren toestand houd, dat bij de Gastropoden niet meer voorkomt.

Daar het Rijksmuseum van Dierkunde alhier in het bezit is van een exemplaar van den zeldzamen *Cryptochiton Stelleri*, zoo had ik het voorrecht de epidermis van dat dier te kunnen onderzoeken. Zooals Middendorff beschrijft laat deze zeer gemakkelijk los van de daaronder gelegen spierlaag. Het epitheel was nog bewaard gebleven en vertoonde dezelfde papillen, die ook bij andere Chitonen onder de cuticula waarin de stekels zijn bevat, gelegen zijn. Het aantal der kalkstekels was bij *Cryptochiton* zeer groot, hun omvang daarentegen klein. Zij geleken in alle opzichten

1) W. Carpenter, On the microscopic structure of Shells, British Association Report 1843, 1844, 1847.

2) W. von Nathusius Königsborn, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, 1877.

op die van *Chitonellus* en ook veel op die van *Proneomenia*. Aan hunne onderzij bevonden zich chitineuze beker-tjes en dikwijls zag ik eene verbindingsstreng tusschen deze en de papillen van 't epitheel.

Behalve deze kalkstekels kwamen andere voor, die veel langer waren en veel meer organische stof schenen te bevatten, ten minste na behandeling met pikrokarmijn vertoonden zij eene breede, roode as. Geheel hetzelfde uiterlijk vertoonden lange draden tot dichte bundels vereenigd, wier basis een eind naar binnen stak en dus in de spierlaag dook. 't Eenige onderscheid tusschen hen en de laatstgenoemde lange kalknaalden was dat zij aan hunne basis geen chitinbekertjes vertoonden.

Ongetwijfeld zijn de bundels van lange draden dezelfde die Middendorff als haarbosjes beschrijft. De naam „haren” acht ik minder gelukkig gekozen, daar de bedoelde draden zonder twijfel ook kalk bevatten en tusschen hen en echte stekels slechts een verschil van vorm en van gehalte aan organische stof bestaat.

De kalkstekels van *Chiton scaber* vertoonden eene bijzonderheid, wier ware beteekenis mij nog niet duidelijk is geworden. Dat gedeelte hetwelk boven de cuticula uitstak was nl. bekleed met eene laag van halfbolvormige lichaampjes, die een korreligen inhoud en een doorschijnenden wand vertoonden, terwijl hun omtrek cirkelvormig was en zich zeer scherp afteekende. De inhoud kleurde zich flauw met pikrokarmijn. Zij vormden een zeer regelmatig plaveisel op de buitenzij der stekels. Aan ieder, die de knopjes op de tegmentaal-papillen van *Chiton marginatus* gezien heeft, moet de sprekende gelijkenis tusschen hen en de boven beschreven lichaampjes dadelijk opvallen. Toch zou ik niet

durven beweren dat er eenige verwantschap tusschen beide bestaat, want met die gelijkenis houden de gegevens omtrent de beteekenis der lichaampjes op. Bij geen enkelen anderen Chiton die stekels bezit: *Chiton pallasii*, *Chitonellus*, *Cryptochiton*, vermocht ik een spoor er van te vinden. Ook van een samenhang tusschen de lichaampjes en het epitheel was niets te ontdekken. Wel schijnen de stekels gehuld te zijn in een organisch vlies, dat na de ontkalking terugblijft en overlansche evenwijdige lijnen vertoont, maar deze loopen ongestoord onder de lichaampjes door. Hunne scherpe omtrekken deden aan plantencellen denken, maar kernen waren er niet in te ontdekken. Reincke vermeldt dat op de buitenzij der cuticula vele Algen voorkomen. Ook aan mijne praeparaten vond ik dikwijls reeksen van Algencellen, maar deze geleken niet op de bedoelde lichaampjes. Meer en verscher materiaal zal waarschijnlijk noodig zijn om hunne beteekenis duidelijk te maken.

VERKLARING DER PLAAT.

BRACHIOPODEN.

- Fig. 1. Zijrand eener schelp van *Terebratula vitrea*, van de binnenzij gezien.
- a.* periostracum en middelste laag.
 - b.* laag van kalkprisma's.
- » 2. Gedeelte uit het midden van de binnenvlakte eener schelp van *Terebratula vitrea*.
3. Binnenvlakte eener schelp van *Rhynchonella psittacea*, naar den rand toe.
4. Binnenvlakte eener schelp van *Rhynchonella psittacea*, naar 't midden toe.
5. Binnenvlakte der schelp van *Terebratulina caput-serpentis*.
6. Omtrek eener mantelpapil van *Terebratula vitrea*.
7. Dwarse doorsnee door mantelpapillen van *Terebratulina caput-serpentis*.
- » 8. Overlangsche doorsnee door de ontkalkte schelp van *Waldheimia cranium*.
- a.* periostracum.
 - b.* middelste schelplaag.
 - c.* laag van prismatische kalkstrooken.

- d.* bindweefsellaag van den mantel.
- e.* epitheel van den mantel.
- f.* manteluitlooper.
- g.* krans van fijne streepjes om den top der mantelpapil.

Fig. 9. Eene vertakte mantelpapil van *Terebratulina caput-serpentis*.

CHITON MARGINATUS.

10. Gedeelte eener dwarse doorsnee door een ontkalkt exemplaar van *Chiton marginatus*, dat met pikrokarmijn gekleurd was.

Afgebeeld zijn de ééne mantelrand, de helft eener schelp en die van den voet.

- a.* tegmentum.
 - b.* cuticula aan de bovenzij van den mantel.
 - c.* cuticula aan de onderzij van den mantel.
 - d.* articulamentum.
 - e.* rand van den voet.
11. Eene papil van het tegmentum, gekleurd met pikrokarmijn, sterk vergroot.
- a.* periostracum.
 - b.* overblijfselen van 't ontkalkte tegmentum.
 - c.* knopjes op steeltjes.
 - d.* groote knop zonder steel.
 - e.* rijen van roode korrels.
 - f.* roode lichamen niet verdeeld in korrels.
 - g.* gele lichamen wel verdeeld in korrels.
 - h.* gele lichamen niet verdeeld in korrels.
 - i.* vliezen langs den wand der papilholte.
 - k.* onderste deel der papil met verspreide kernen.
 - l.* groep van kernen aan de basis der papil.
 - m.* verbindingsstreng tusschen de papil en *n.*
 - n.* horizontale streng naar 't epitheel.

Fig. 12. Plaats van overgang van 't epitheel van den mantelrand in dat onder de schelp, sterker vergroot dan in Fig. 10, gekleurd met pikrokarmijn.

- a.* laatste randplaat.
- b.* sterk gekleurde onderlaag der randplaten.
- c.* glanzige lichaampjes in de randplaten.
- d.* begin van 't tegmentum.
- e.* papil van 't epitheel op de plaats van overgang.
- f.* epitheelplooi op de grens tusschen tegmentum en articulamentum.

» 13. Eene papil van den mantelrand sterk vergroot, gekleurd met pikrokarmijn.

- a.* papil.
 - b.* epitheel onder de randplaten.
 - c.* cuticulaire stof der randplaten.
 - d.* sterk gekleurde laag der randplaten.
 - e.* glanzige lichaampjes in de randplaten.
 - f.* spierweefsel van den mantelrand.
-

STELLINGEN

STELLINGEN.

I.

Brachiopoden zijn geledede dieren.

II.

Brachiopoden zijn verwant met Gelede Wormen en wel het naast met de Chaetognathen.

III.

Daarentegen bestaat tusschen Lamellibranchiaten en Brachiopoden niets dan eene uitwendige gelijkenis.

IV.

De schelpen der Brachiopoden groeien alleen door intussusceptie.

V.

Van de schelpen der Chitonen is alleen het tegmentum te vergelijken met de cuticula op de huid hunner mantelranden.

VI.

Het articulamentum der Chitonschelpen daarentegen is homoloog met de geheele schelp der Gastropoden s. s.

VII.

De naam gastrovasculairstelsel voor de ingewandsholten der Coelenteraten is in zooverre onjuist, als deze holten niet eene vereeniging van darm en vaatstelsel, maar van darm en lichaamsholte zijn.

VIII.

De ingewandsholte der Plathelminthen is waarschijnlijk homoloog met de zoogenaamde gastrovasculairruimte der Coelenteraten.

IX.

Bij Echinodermen, Enteropneusten, Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden, Arthropoden, Cephalochordaten en Vertebraten is de lichaamsholte ontstaan door afsnoering van darmuitstulpingen en verdient dus den naam „Entero-coel”, daaraan door de gebroeders Hertwig gegeven.

X.

De lichaamsholte der Mollusken is waarschijnlijk niet homoloog met die der bovengenoemde dierklassen, maar ontstaan door de samensmelting van ruimten in een mesenchymatisch mesoderm.

XI.

Bij Plathelminthen ontbreekt eene lichaamsholte.

XII.

Bij Ctenophoren is het onderscheid tusschen centraal en peripherisch zenuwstelsel niet te maken.

XIII.

De dooierklier der Plathelminthen en Nematoden is ontstaan uit een gedeelte van het kiemepitheel.

XIV.

Het zenuwstelsel van Tethys is geene oorspronkelijke, maar eene zeer gewijzigde vorm van dat der Gastropoden.

XV.

De verdeeling der Prosobranchia Azygobranchia in Orthoneura en Chiastoneura, zooals von Jhering die heeft voorgeslagen, vervalt door de ontdekking van Spengel dat bij alle Prosobranchia eene gewonden visceraalcommissuur voorkomt.

XVI.

De Solenogastres moeten bij de Chitonen geplaatst worden, maar met deze onder de Mollusken gerangschikt.

XVII.

De Bryozoa Ectoprocta zijn waarschijnlijk ontstaan uit Endoprocta.

XVIII.

Tusschen enkelvoudige en samengestelde eieren, zooals die door Kölliker omschreven worden, bestaat geene scherpe grens.

XIX.

Een procoracoïd in den zin van Gegenbaur bestaat niet. De schildpadden hebben eene clavicula.

XX.

Tusschen dwarsgestreept en glad spierweefsel bestaat geen morphologisch maar slechts een physiologisch onderscheid.

XXI.

De zaadknoppen der Phanerogamen vertoonen de meeste verwantschap met endogene makrosporangien. Hun nucleus en integumenten zijn waarschijnlijk nieuwvormingen.

XXII.

De kiemzak der Phanerogamen is homoloog met den makrospoor, de pollenkorrel met den mikrospoor der Vaatcryptogamen.

XXIII.

Kern- en celdeeling zijn twee afzonderlijke processen, die met elkaar niet in onmiddelijk verband staan.

XXIV.

Onder de erratische gesteenten van Nederland en Noordwest-Duitschland zijn die van silurischen oorsprong afkomstig uit de Rensische Oostzee-provinciën en waarschijnlijk door ijsschollen aangevoerd.

XXV.

Ondanks de bedenkingen door Goldstein (Eine neue Form der electrischen Abstossung, bl. 174—186) tegen de convectorie theorie der electrische ontlading aangevoerd, geeft voorloopig die theorie de eenige rationeele opvatting der verschijnselen.

XXVI.

De vergelijking, door van der Waals afgeleid voor het verband tusschen druk, volume en temperatuur eener gasmassa verdient de voorkeur boven de formule, die Clausius daarvoor in de plaats wil stellen.

INVENTARIADO
JULHO/1993

03.314.4
V310

DEDALUS - Acervo - IO

Over den bouw der schelpen van Brachiopoden en Chitonen.



12200003112

VAN BEMMELEN, JOHAN FRANS.

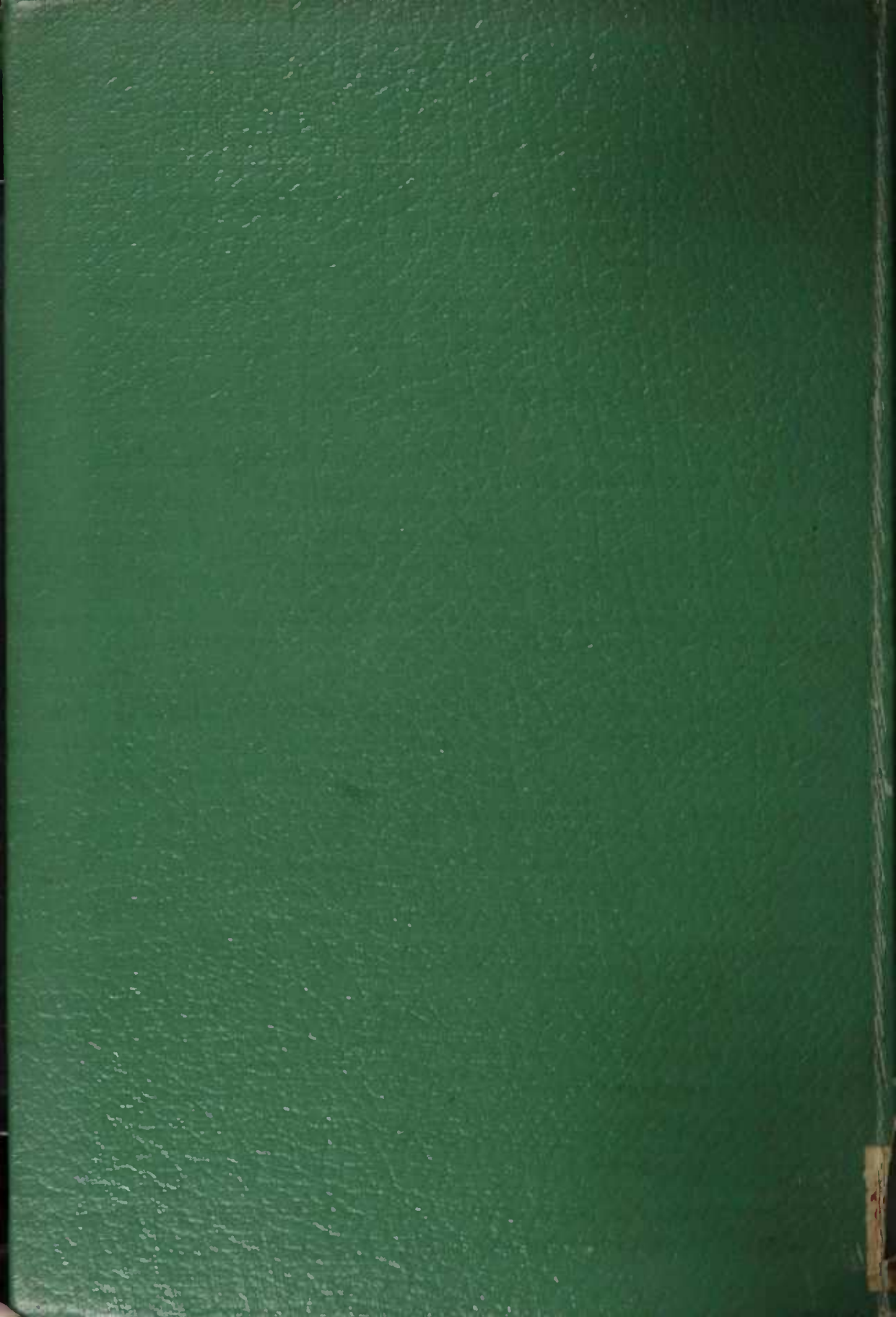
OVER DEN BOUW DER SCHELLEN
VAN BRACHIPODEN EN CHITONEN.
03.314.4/V310

210035985

1849

BIBLIOTECA
Inst. Oceanográfico

MOD. 300-084-6.000-7-62



ORIENTAÇÕES PARA O USO

Esta é uma cópia digital de um documento (ou parte dele) que pertence a um dos acervos que fazem parte da Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP. Trata-se de uma referência a um documento original. Neste sentido, procuramos manter a integridade e a autenticidade da fonte, não realizando alterações no ambiente digital – com exceção de ajustes de cor, contraste e definição.

1. Você apenas deve utilizar esta obra para fins não comerciais. Os livros, textos e imagens que publicamos na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP são de domínio público, no entanto, é proibido o uso comercial das nossas imagens.

2. Atribuição. Quando utilizar este documento em outro contexto, você deve dar crédito ao autor (ou autores), à Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP e ao acervo original, da forma como aparece na ficha catalográfica (metadados) do repositório digital. Pedimos que você não republique este conteúdo na rede mundial de computadores (internet) sem a nossa expressa autorização.

3. Direitos do autor. No Brasil, os direitos do autor são regulados pela Lei n.º 9.610, de 19 de Fevereiro de 1998. Os direitos do autor estão também respaldados na Convenção de Berna, de 1971. Sabemos das dificuldades existentes para a verificação se uma obra realmente encontra-se em domínio público. Neste sentido, se você acreditar que algum documento publicado na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP esteja violando direitos autorais de tradução, versão, exibição, reprodução ou quaisquer outros, solicitamos que nos informe imediatamente (dtsibi@usp.br).