

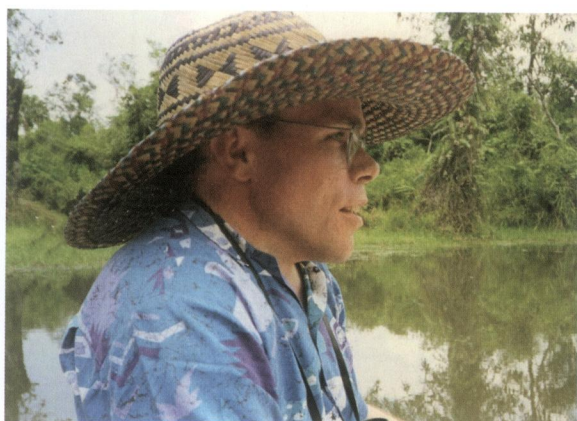
ERIC W.A. MULDER

Museum Natura Docet, Oldenzaalsestraat 39, 7591 GL Denekamp,
ewamulder@naturadocet.nl, www.palarch.nl/Information/CV/CV_Mulder.pdf

Opgedragen aan Daan Teunissen (1925-2003), van 1980 t/m 1989 hoogleraar Biogeologie aan de Radboud Universiteit te Nijmegen.

HOOFDZAKEN: VAN VISSSENKOP TOT MENSENSCHEDEL

Dit artikel vraagt aandacht voor hoofdzaken en wel heel letterlijk, namelijk het hoofd als thema waarin evolutie, embryologie, paleontologie, en ook genetica samenkomen. Bij nauwkeurige bestudering van de embryonale ontwikkeling van gewervelde dieren, en van de ontwikkeling van de schedel in het bijzonder, ziet men eigenlijk de evolutie van de vertebraten herhaald. Daaruit kunnen interessante conclusies worden getrokken. Zo komt onze uitwendige gehoorgang, samen met de dieper liggende Buis van Eustachius, overeen met het *spiraculum*, die merkwwaardige opening achter het oog van een haai (Afb. 1).



Afbeelding 1a.

Onze uitwendige gehoorgang is vanuit evolutionair oogpunt homolog aan het spiraculum, een opvallende opening aan weerszijden in de kop van een kraakbeenvis.

Inleiding

Het verband tussen embryologie en evolutie werd al in de 19^e eeuw gelegd. Als we Charles Darwin (1809 - 1882) de paus van de evolutie mogen noemen, dan kunnen we de Duitse zoöloog Ernst Haeckel (1834 - 1919) als roomser dan de paus beschouwen (Afb. 2). Een dergelijke kwalificatie komt zonder meer aan Haeckel toe. Als tijdgenoot was hij immers Darwin's pleitbezorger op het Europese vaste land. Daarbij geïnspireerd door anderen, is Haeckel degene geweest die de biogenetische wet geformuleerd heeft. Deze wet luidt: 'de *ontogenie* is een recapitulatie van de fylogenie.' Dat wil zeggen dat in de embryonale ontwikkeling van een wezen een samenvatting zit van zijn evolutie: de wording van de stam (*fyllum*) waartoe dat wezen behoort. Het gaat in dit geval dus om een samenvatting van het doorlopen van de reeks: vis - amfibie - reptiel - zoogdier.

Van Ernst Haeckel zijn de illustraties afkomstig, die veel lezers zich zullen herinneren uit het biologieonderwijs van de middelbare school (Afb. 3). De tekeningen laten zien dat bij alle hoofdgroepen van de gewervelde dieren er sprake blijkt te zijn van visachtige structuren tijdens de vroege fase in de embryonale ontwikkeling. Ogen, hersenblazen en kieuwaanleg zijn duidelijk zichtbaar.



Afbeelding 1b.
Bij de hondshaai, *Scyliorhinus canicula*, levend in onder andere de Noordzee, bevindt dit spiraculum zich direct achter het oog.
Foto haai: Jan Parmentier.

Afbeelding 2a.
Charles Darwin (1809-1882), de beroemdste bioloog aller tijden, hier geportretteerd op éénendertigjarige leeftijd.



Afbeelding 3.
Diverse stadia in de embryonale ontwikkeling van verschillende vertebraten met elkaar vergeleken (uit Haeckel, 1874).



Als de kieuwstreek bij de kop gerekend wordt, dan valt op dat bij de jonge embryo's de kop naar verhouding zeer groot is in vergelijking met de rest van het lichaam.

In deze uiteenzetting is het de bedoeling de biogenetische wet aan de ontwikkeling van de schedel te toetsen; juist ook met betrekking tot de daarmee verbonden vraag, namelijk: 'Waar komen de vertebraten als groep vandaan?'

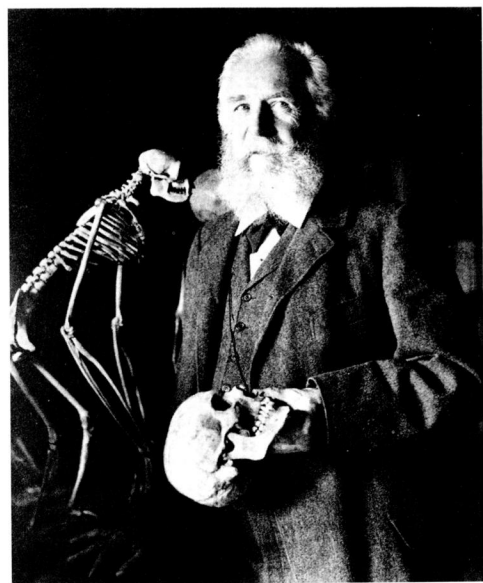
Vastzittende voorouders

Op basis van moleculair-biologisch onderzoek wordt aangenomen, dat de voorouder van de vertebraten meer dan 720 miljoen jaar geleden, in het Proterozoïcum, moet hebben geleefd. Toen, en ook in het Cambrium daarna, bevond het leven zich uitsluitend in zee. Fossielen tonen aan dat de fauna voornamelijk bestond uit min of meer passief zwevende vormen (zoals kwalen), en vastzittende dieren, zoals sponzen, koralen en zeelies. In die vroege zeeën behoorden de bekende geleedpotige trilobieten tot de meest actieve wezens.

Zeer veel van de genoemde dieren waren filteraars: ze zeefden dus hun voedsel uit het water. Kunnen de vertebraten, kunnen wijzelf dan ook met bepaalde

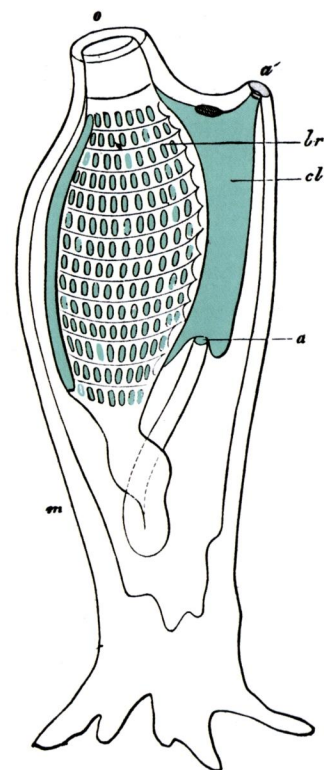


Afbeelding 4a.
De zakpijpen zijn kolonievormende organismen en leven in ondiepe zeeën, zoals deze *Clavelina lepadiformis*, die ook in de Noordzee voorkomt. Het zijn onze verwanten uit een zeer ver verleden. *Clavelina* wordt zo'n 2 cm groot.
Foto: Jan Parmentier.

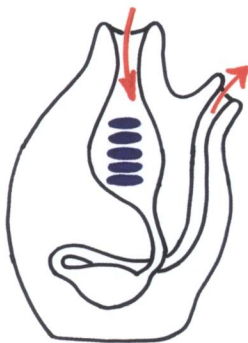


Afbeelding 2b. Ernst Haeckel (1834-1919), arts en invloedrijk bioloog, hoogleraar vergelijkende anatomie te Jena, tijdens zijn leven zowel zeer bewonderd als diep gehaat, groot pleitbezorger van Darwins evolutietheorie.

vastzittende filteraars in verband gebracht worden? Verrassend genoeg kan deze vraag bevestigend worden beantwoord. Dergelijke vastzittende verwanten hebben bestaan, en sterker: ze bestaan nog steeds. Het zijn de zogenaamde zakpijpen, ondergebracht in het subfylum Tunicata oftewel Manteldieren (Afb. 4). De zakpijpen zijn kolonievormende organismen, die in ondiepe zeeën leven, en... inderdaad voedsel uit het water filteren. Bij de Bretonse kust bijvoorbeeld kunnen ze op het zeewier



Afbeelding 4b. De schematische doorsnede van een afzonderlijk dier. De 'kieuwkorf' neemt een groot deel van het lichaamsvolume in. m: mantel, o: mondopening, br: kieuwkorf, a: anus, cl: atrium, a': atriopore (uit Haeckel, 1906).



Afbeelding 5. Model van een zakpijp uit het (Pre-) Cambrium, met kieuwspleten die direct naar buiten openen (schematische doorsnede).

worden aangetroffen als een soort glazige theepotjes, variërend in grootte van een paar millimeter tot een paar centimeter.

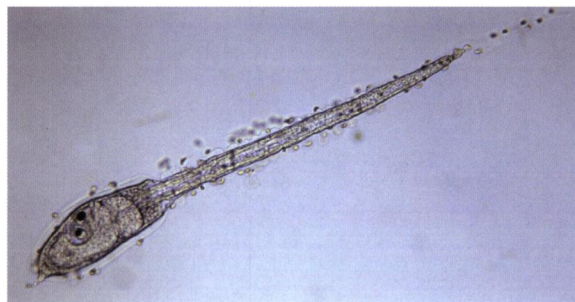
Hoe zit de zakpijp anatomisch in elkaar? Via een instroomopening (mond) komt water terecht in een kieuwkorf, die een groot deel van het lichaamsvolume inneemt. Dit orgaan is in zekere zin vergelijkbaar met een groentecentrifuge, want net als deze handige keukenhulp, is ook de kieuwkorf voorzien van een groot aantal openingen. Hier wordt zuurstof opgenomen en worden voedseldeeltjes uit het water gefilterd. Vanuit evolutionair perspectief is de kieuwkorf vergelijkbaar met onze keelholte. De kieuwkorf staat in verbinding met het spijsverteringskanaal. Het afgewerkte water wordt niet onmiddellijk naar buiten uitgescheiden, maar inwendig verzameld in het *atrium*. Uiteindelijk wordt het buiten het lichaam afgevoerd via de *atriopore*, waarin overigens ook de anus uitmondt. De kieuwkorf is een eigen evolutie van de tegenwoordige zakpijp. Aangenomen wordt dat de eerste zakpijpen uit het (Pre-)Cambrium dat orgaan niet hadden, maar dat ze een veel eenvoudiger systeem bezaten dat uit een aantal kieuwspleten bestond met een directe opening naar buiten (Afb. 5). Deze (Pre-)cambrische vorm had dus ook geen atrium.

Hoe kunnen we nu een verband leggen tussen die oude zakpijpen en de gewervelde dieren?

Hoewel de zakpijpen dus vastzittende dieren zijn, hebben ze een vrijzwemmend larvestadium, dat overigens

maar een paar uur bestaat (Afb. 6). Ook de zakpijplarve bezit een kieuwkorf met een atrium. In zijn korte bestaan neemt het diertje geen voedsel tot zich: het aanwezige spijsverteringskanaal is bedoeld voor het latere leven als zakpijp. De larve ontwikkelt zich uit een bevruchte eicel en wordt maar een paar millimeter groot. Opmerkelijk is dat in de anatomie van deze larve het basisplan voor de bouw van een vertebraat al aanwezig is! In *dorsoventrale* richting, dus van boven naar beneden, zijn waarneembaar:

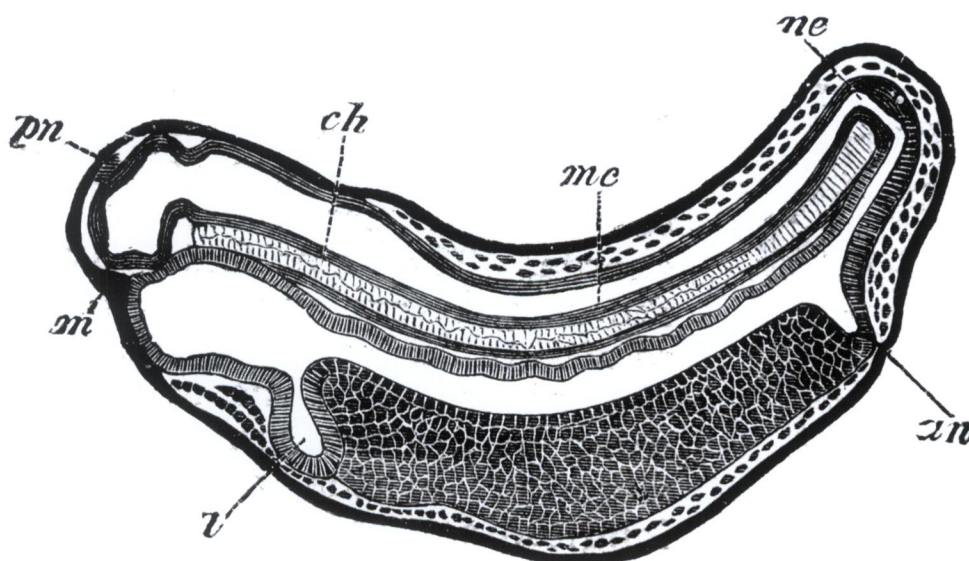
- een soort zenuwstreng met vooraan in de kopstreek een verdikking die beschouwd kan worden als de voorloper van de hersenen;
- een staafvormige *notochorda* die uit weefsel bestaat dat in elk opzicht vergelijkbaar is met kraakbeen, en zelfs met onze tussenwervelschijven;
- het spijsverteringskanaal.



Afbeelding 6. Vrijzwemmende larve, slechts enkele millimeters lang, van de Doorzichtige zakpijp, *Ciona intestinalis*. Boven in kop de lichtgevoelige ocellus, daaronder als donker vlekje zichtbaar het evenwichtsorgaan met otoliet (gehoorsteentje). Foto: Wim van Egmond.

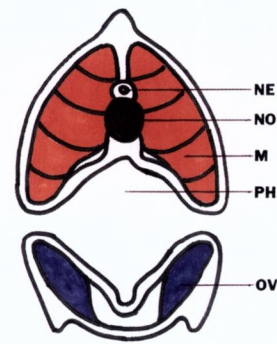
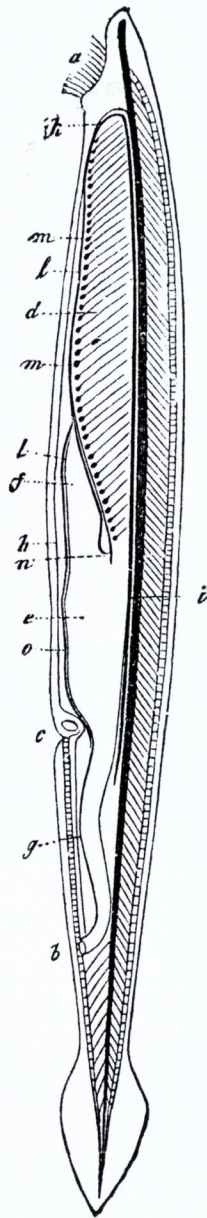
Als de zakpijplarve zich gaat vestigen op een substraat, dan worden de notochorda en het zenuwstelsel afgeschaft! Het lijkt merkwaardig, dat er dieren zijn die hun hersenen weer afstoten, maar vastzittende dieren zijn uiteraard veel minder aangewezen op prikkels uit hun omgeving dan actieve.

Het 'drielagensysteem' van de zakpijplarve is volledig terug te vinden in de anatomie van een kikkerembryo. Ook bij een kikkerembryo zijn in dorsoventrale richting de voorloper van de ruggenmergstreng, de notochorda en de ingewandszak zichtbaar (Afb. 7). In de loop van de evolutie hebben zich bij de vertebraaten om de noto-



Afbeelding 7. Lengtedoorsnede door een kikkerembryo. pn: epifyse met daarachter de hersenaanleg, m: mondopening, mc: ruggenmergstreng in aanleg, ch: chorda, l: lever, an: anus (uit Haeckel, 1906).

Afbeelding 8.
Anatomie van het
lancetvisje Bran-
chiostoma (lengte-
doorsnede).
a: mond met cirri,
b: anus, c: atriopore,
d: kieuwkorf,
e: maag, f: lever,
g: darm, h: atrium,
i: chorda, k,m: aor-
tabogen, l: hoofdtak
kieuwader
(uit Haeckel, 1906).



Afbeelding 10b. Dwarsdoorsnede in de kopstreek. md: mond met cirri, k: achterste deel van keelholte, ka: kieuwader, kg: kieuwboog, a: aorta, h: hart, l: lever, ma: maag, d: darm, m, ms: spierweefsel, ne, r: neurale buis, no, x: chorda, p: ingang keelholte, ph: keelholte, ov, s: geslachtsorganen, af: anus (Fig. 10a uit Haeckel, 1906).

chorda heen wervellichamen gevormd. Deze knippen als het ware de notochorda af. Er treedt een soort kralensnoereffect op. Uiteindelijk zijn er echte wervels ontstaan, waardoor de notochorda is gefragmenteerd en er tussenwervelschijven zijn overgebleven.

Hoe is die evolutie van de zakpijpen en hun larven verder verlopen? Alles wijst erop dat hier sprake moet zijn van **neotenie**: enkele van die (Pre-)Cambrische larven zijn ooit vrij blijven zwemmen in plaats van zich vast te hechten op een substraat. Het zakpijpstadium werd dus niet meer bereikt en toch waren deze voor ons zo belangrijke dieren in staat om zich voort te planten.

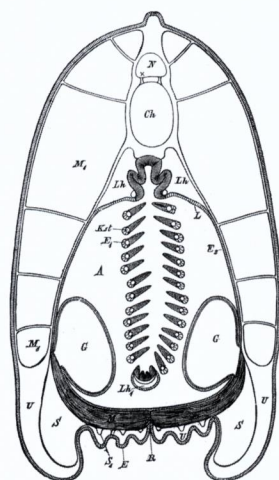
Een larve, die besloot om dóór te zwemmen...

Tot op zekere hoogte is deze bijzondere larve nog steeds waarneembaar in de vorm van het tegenwoordige lancetvisje (Branchiostoma van het subfylum Cephalochordata). Uiteraard is ook hier het bovengeschetste basisplan voor de vertebratenanatomie aanwezig (Afb. 8). De levende Branchiostoma (vroeger Amphioxus genoemd) is als model niet helemaal perfect. Rondzwemmen is namelijk niet aan de orde: het enkele centimeters grote dier zit ingegraven in de zeebodem. Net als de recente zakpijpen, beschikt Branchiostoma over een kieuwkorf, zij het met spleetvormige openingen, en wordt het afgewerkte water inwendig opgevangen, om het lichaam uiteindelijk via de atriopore te verlaten (Afb. 9).

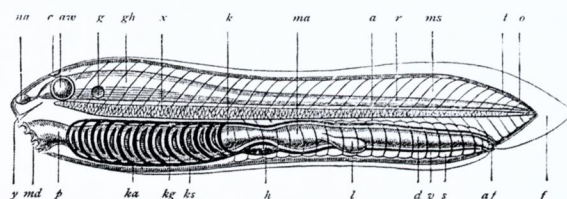
Ook bij het lancetvisje is de aanwezigheid van een kieuwkorf een latere, eigen evolutie, analoog aan de situatie bij de Zakpijpen. Er moet in het Cambrium dus een Branchiostoma-achtige zijn geweest met eenvoudige kieuwspleten die direct naar buiten traden (Afb. 10). Dat oer-lancetvisje had lange tijd de status van een hypothetisch organisme, maar de wetenschappelijke voorspelling bleek juist! Wereldberoemde vindplaatsen van Cambrische fossielen, zoals Chengjiang in de Zuid-Chinese provincie Yunnan en de Canadese Burgess Shale van British Columbia hebben laten zien dat dit dier werkelijk heeft bestaan.

De vrijzwemmende oervorm van de vertebraat, dus met kieuwopeningen direct naar buiten, vinden we terug bij een bepaalde groep van recente levensvormen, name-

Afbeelding 9.
Dwarsdoorsnede
van het lancetvisje
Branchiostoma in de
kopstreek, A: atrium,
Ch: chorda, G:
geslachtsorganen,
Kst: kieuwkorf-
systeem, L: atrium-
wand, M: spierweef-
sel, N: neurale buis
(uit Haeckel, 1906).



Afbeelding 10a.
Anatomie van het
hypothetische
oer-lancetvisje
volgens Haeckel.



lijk bij de prikken of Negenogen. (Afb. 11). Deze dieren worden wel kaakloze vissen genoemd, maar het zijn eigenlijk helemaal geen vissen. De evolutionaire afstand is groter dan die tussen bijvoorbeeld een kanarie en een olifant. De naam Negenog slaat op de rij kieuwopeningen direct achter het eigenlijke oog. De prikken, ook wel Rondbekken genoemd, gebruiken hun tanden als een rasp om de huid van hun slachtoffer te beschadigen.



Afbeelding 11.

Zeeprik, *Petromyzon marinus* (uit Haeckel, 1906).

Het zijn heel gespecialiseerde dieren, die zich als bloedzuigende parasieten kunnen vasthechten aan vissen. Onderscheiden worden Zeeprik, Rivierprik en Beekprik. De laatste neemt als volwassen dier geen voedsel meer tot zich, maar leeft een aantal jaren in een larvaal stadium. De larve van de Beekprik lijkt precies op een lancetvisje en op de larve van een zakpijp. Dus ook hier is inwendig de bovengenoemde anatomische driedeling waarneembaar (zenuwstreng, notochorda en spijsverteringskanaal).

Prikken vertonen een eerste aanzet tot de vorming van wervels. Een volledige wervel heeft een wervellichaam en een neurale boog die het ruggenmerg omvat. Bij prikken kan de ontwikkeling van neurale bogen worden waargenomen: vandaar de indeling bij de Gewervelde Dieren². Deze voorlopers van de wervels, en ook de rest van het skelet, bestaan bij de prikken uit kraakbeen.

Bij Prikken bestaan de systemen van eenvoudige kieuwen en een kieuwkorf naast elkaar. In tegenstelling tot de reeds genoemde soorten, wordt namelijk bij de Slijmprik het afgewerkte water eerst verzameld, alvorens het naar buiten treedt. Dit zeedier bezit aan weerszijden slechts één kieuwopening. Bij de echte vissen is de situatie tot op zekere hoogte analoog: haaien hebben een reeks kieuwopeningen; bij beenvissen worden de kieuwspleten bedekt door een kieuwdeksel.

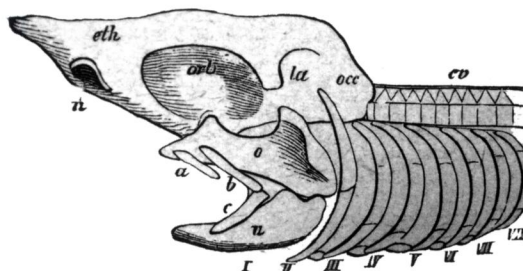
Dus het fenomeen van kieuwen kwam en komt in allerlei gradaties voor, van zakpijplarve tot en met vis. De kieuwen kunnen elk afzonderlijk naar buiten openen of samen een opening naar buiten hebben.

De eerste beenderen

Heel belangrijk in de vroege evolutie van de vertebraten was de aanleg van een pantser. Dit was in zekere zin een eerste aanzet tot de ontwikkeling van een schedel. Een goede reden voor de eerste vertebraten om zich een pantser van kalk (van been) aan te meten, was de aanwezigheid van ongewervelde roofdieren in de Cambrische zeeën. Te denken valt daarbij aan Eurypteriden (Zeeschorpioenen) en Nautiloiden (Inktvisachtigen). De ontwikkeling van been bij de gewervelde dieren vond dus in eerste instantie als huidafzetting plaats. Na het ontstaan van die **dermale** beenplaten ging de evolutie verrassend snel, zowel bij de kaakloze verwanten van de Prikken als bij de vissen met kaken. Deze laatste groep stamt af van kaakloze voorouders.

Bij al deze Paleozoïsche vertebraten, dus zowel bij de Ostracodermi (uitgestorven kaakloze verwanten van de prikken) als bij de gepantserde Placodermi (de eerste

vissen met kaken) doet de starre bepantsering van het voorste deel van het lichaam, inclusief de kopstreek, denken aan een harnas. Meer naar achteren leek de bedekking op een maliënkolder, hetgeen ook wel noodzakelijk was omdat de dieren zich met het achterste deel door het water voortstuwden. Beweging bleef hier dus mogelijk.



Bij de kraakbeenvissen (haaien, roggen) is dat benige huidpantser gereduceerd tot een huid met tandachtige schubben. De schubben van haaien zijn anatomisch volkomen vergelijkbaar met miniatuurtandjes. Ze zijn zelfs bedekt met email.

In de loop van de evolutie bleven de diverse vertebratengroepen langere tijd, of altijd, het inwendig skelet van kraakbeen houden. Haaienwervels kunnen wel verkalen en fossiliseren, maar in principe bestaat een haaienskelet volledig uit kraakbeen. Dat geldt dus eveneens voor de schedel van een haai (Afb. 12). Deze is niet veel meer dan een doos, waarin de hersenen zijn verpakt, en wordt **neurocranium** genoemd. Hier hangen de kaken los onder. Er is dus geen vaste verbinding tussen bovenkaak en hersenschedel: vandaar dat een haaienbek zo breed open kan. Bij de bek krult de huid met de schubben als het ware over de randen van de kaken naar binnen en zijn de schubben getransformeerd in tanden. Omdat deze schubben **homoloog** zijn aan tanden, is de evolutionaire implicatie dat wij in een appel bijten met omgebouwde schubben!

Bij een haaienschedel valt op dat de kaken anatomisch verbonden lijken te zijn met de kraakbeenstructuren die zich tussen de kieuwopeningen bevinden en deze ondersteunen (Afb. 12).

Mede op basis van dit gegeven is de hypothese geformuleerd dat de kaken zich uit dergelijke kieuwondersteunende elementen (kieuwbogen) hebben ontwikkeld. Dit 'kieuwskelet' kan ook worden waargenomen bij Prikken.

Van kieuw naar kaak

Bij de kaakloze voorouders van de vissen en van alle andere vertebraten met kaken, bevond zich onder de hersenschedel (neurocranium) dus een hele reeks kieuwopeningen die ondersteund werden door kieuwbogen.

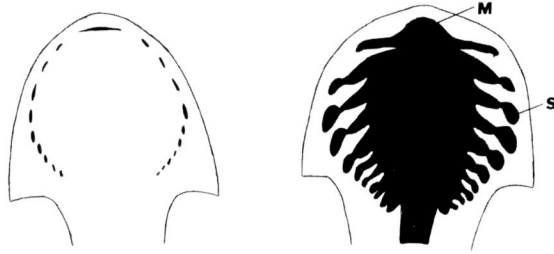
Omdat de zachte randen van de haaienbek verstevigd zijn met twee paar kraakbeenstructuren, neemt men aan dat de kaken zijn ontstaan uit het derde paar kieuwbogen (Afb. 12). De anatomie van bepaalde fossiele Ostracodermi, die perfect gefossiliseerd kunnen zijn, bevestigt deze veronderstelling (Afb. 13).

Bij de voorouders van de beenvissen en van de tetrapoden (viervoeters) ontstond er een samenhang tussen

Afbeelding 12.

Schematische weergave van het kopskelet van een haai, als zodanig tevens model voor de eerste vertebraat met kaken. orb: oogholte, occ: achterhoofd, cv: wervelkolom, a, b, c: kraakbeenstructuren (restanten van de voorste twee paar kieuwbogen), o: bovenkaak, u: onderkaak. De Romeinse cijfers duiden de kieuwbogen aan. De nummering is gebaseerd op een oudere, zeer waarschijnlijk onjuiste opvatting. De kaken zijn niet ontstaan uit het eerste, maar uit het derde paar kieuwbogen. De derde kieuwspleet daarachter werd omgebouwd tot spiraculum. II geeft de vierde kieuwboog, de hyoidboog (hyomandibulare) aan. Uit het bovenste deel evolueerde uiteindelijk één van de gehoorbeentjes, n.l. de stijgbeugel (stapes). (uit Haeckel, 1906).

Afbeelding 13.
links: Onderaanzicht
van de kop van een
kaakloze Ostraco-
derm uit het Siluur.
Behalve de bek zijn
een groot aantal
kieuwopeningen
zichtbaar. rechts:
Mond/keelholte na
verwijdering van
de beenplaten. m:
mond, s: spiraculum
(naar Romer, 1971,
gewijzigd).



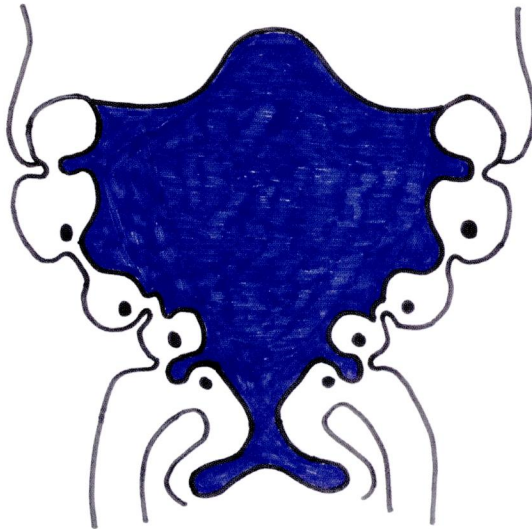
schedel en bovenkaak, doordat het bovenste deel van de vierde kieuwboog (*hyomandibulare*) veranderde in een ondersteuning voor de kaak. De tussenliggende (derde) kieuwspleet werd omgebouwd tot het *spiraculum* (Afb. 1 en 12, Romeinse II).

Deze evolutionaire ontwikkeling blijkt ook embryologisch traceerbaar te zijn. Bij een menselijk embryo

Afbeelding 14.
Menselijk embryo
van ongeveer vier
weken oud, met een
lengte van 7 mm
(uit Hertwig, 1920).



Afbeelding 15.
Opengewerkte
mond/keelholte
van een menselijk
embryo, ongeveer
vier weken oud.
In doorsnede zijn
de vier paar farynx-
zakjes en uitwen-
dige kieuwgroeven
zichtbaar, begrensd
door de kieuwbogen.
In de kieuwbogen
doorsneden van
bloedvaten.
Onderaan de long-
aanleg (uit Hertwig,
1920). Nadere verkla-
ring in de tekst.



Afbeelding 16a.
Kop van een mense-
lijk embryo, onge-
veer zes weken oud.
Ontstaan van neus-
holte en gehemelte.
ok: bovenkaakaanleg,
uk: onderkaakaanleg
(naar Hertwig, 1920).



van ongeveer vier weken oud en met een lengte van 7 mm zijn in de kopstreek naast ogen en hersenblazen duidelijk kieuwbogen in aanleg aanwezig (Afb. 14). Het is interessant om dit embryo te vergelijken met een Ostracoderm waarvan het onderste deel van de kop is weggeprepareerd zodat de keelholte zichtbaar wordt (Afb. 13). Wanneer deze structuur wordt blootgelegd bij het embryo, blijkt de opmerkelijke overeenkomst tussen de keelholte van het embryo en die van de Ostracoderm (Afb. 15). In de keel van het embryo zitten *farynx*-zakjes. Dat zijn uitstulpingen die net niet doorbreken. (Bij de vissen gebeurt dat wel: zo ontstaan de kieuwopeningen). Zoals in de inleiding al werd aangegeven, is bij een embryo in deze ontwikkelingsfase de keel/kieuwboogstreek relatief groot. Dit is opmerkelijk, omdat bij een zakpijp eveneens een groot deel van het lichaamsvolume wordt ingenomen door de kieuwkorf. De kieuwbogen van zowel vogelembryo's als zoogdierembryo's laten in dwarsdoorsnede bloedvaten zien die homoloog zijn aan het bloedvatstelsel in vissenkieuwen.

Soms treedt er een *atavisme*, een 'terugslag', in de evolutie op. Een farynx-zakje gaat zich dan, tegen de normale embryonale ontwikkeling in, toch openen. Dit leidt tot een halsfistel, een zeldzame, aangeboren afwijking waarbij er werkelijk een opening is ontstaan tussen de keelholte en de buitenwereld. Zo'n opening kan zich bevinden in de buurt van het strottenhoofd, maar ook direct onder de oorschelp.

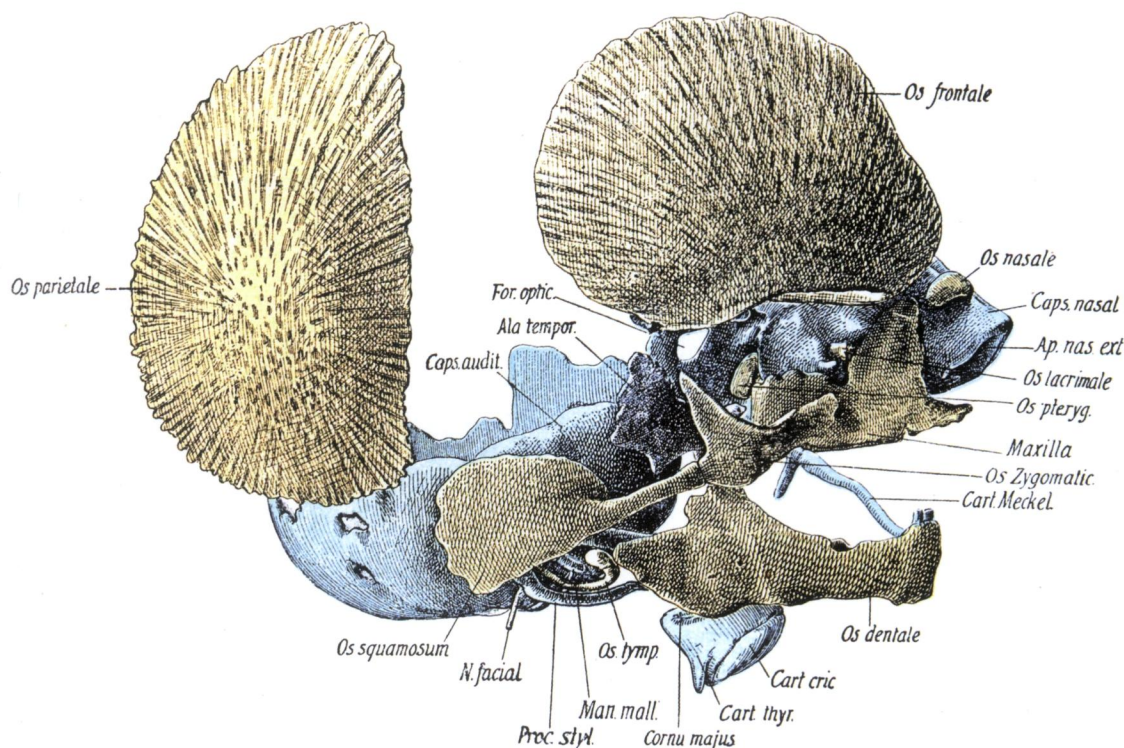
Al in een vroeg stadium is de hersenaanleg bij zoogdierembryo's groot in vergelijking met die van vissenembryo's. Het ontstaan van het neus/mondholtecomplex bij beide groepen vertoont echter overeenkomst. Bij alle vertebraten ontstaan neusgaten, neusholte en gehemelte door het uitgroeien en invouwen van weefselmateriaal dat zich eerst aan de buitenzijden van de embryonale kop bevindt. Hierdoor doet het aangezicht van een menselijk embryo van ongeveer zes weken oud, afgezien van de hersenaanleg, heel sterk denken aan de snuit van sommige haaien, met name wat betreft de vorm van de neusgaten (Afb. 16).

Van kieuwdeksel naar schouderblad

Bij de oude Paleozoïsche vertebraten is de bepantsering, met beenplaten die door de huid gevormd zijn, een belangrijke rol gaan spelen in de verdere evolutie van de schedel, met name bij onze kwastvinnige voorouders en bij de overgang naar de tetrapoden. In deze ontwikkeling



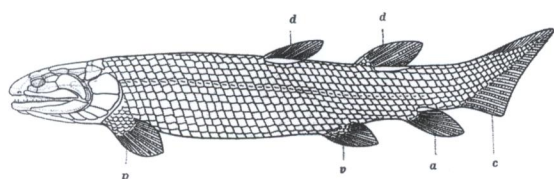
Afbeelding 16b. Kop van de hondshaai, *Scyliorhinus canicula*. De neusopeningen grenzen aan de bovenrand van de bek. Foto: Jan Parmentier.



Afbeelding 17. Schedel van een embryo van drie maanden oud, met hoofd-stuittengte van 8 cm. In geel zijn de dermatocraniale, in blauw de neurocraniale elementen aangegeven (uit Hertwig, 1920).

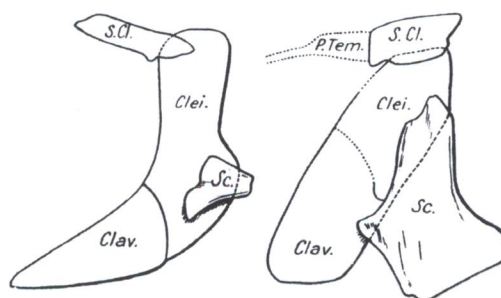
neemt het aantal kopbedekkende beenplaten af en gaan de beenplaten bijdragen aan de vorming van een nieuwe schedelstructuur, samen met het eerder genoemde **neurocranium** (de oorspronkelijk kraakbenige hersenschedel). Zo ontstaat er in feite dus een dubbele, dat wil zeggen tweélagige, schedel die opgebouwd is uit de huid (**dermatocranium**) en elementen van het **neurocranium**.

Bij fossielen van Paleozoïsche amfibieën is deze dubbele schedel goed waarneembaar. De herkomst van de verschillende schedelonderdelen is nu ook nog altijd te traceren bij bijvoorbeeld een menselijk embryo van 3 maanden (met een hoofd-stuittengte van ongeveer 8 cm). De voorhoofdsbeenderen (os frontale) en schedelbeenderen (**os parietale**) zijn van de huid afkomstig (dermatocraniale elementen), terwijl onze schedelbasis uit het onderste deel van het neurocranium bestaat (Afb. 17). Onze schedel is in die zin gereduceerd omdat dermatocranium en neurocranium tijdens de evolutie gedeeltelijk verloren gingen: de zogenaamde hogere vertebraten hebben geen dubbele schedel meer. Helaas kan ik hier niet uitgebreid ingaan op de overgang van waterdier naar landdier, dus van kwastvinnige naar **tetrapode**, en alle consequenties daarvan (zie daarvoor de lijst met aanbevolen literatuur). Dit zou namelijk te ver voeren. Zeer belangrijk bij de overgang van vis naar amfibie is wél, dat het kieuwdeksel (met als voornaamste component het **operculum**; Afb. 18) is verdwenen.



Afbeelding 18. De kwastvinnige *Osteolepis macrolepidotus*, verwant met de voorouder van de tetrapoda, uit het Devoon (uit Boule & Piveteau, 1935).

Onder de rand van het kieuwdeksel, dus daar waar de schedel aansluit op het lichaam, bevindt zich bij vissen de voorloper van de schoudergordel (Afb. 19). Het voornaamste botelement is hier het **cleithrum**. (Dit bot komt men gegarandeerd tegen bij het ontleden van een gerookte makreel, of soms tussen schelpengrit als fossiel van een Pleistocene kabeljauw).



Afbeelding 19. Binnenaanzicht van de rechterhelft van de schoudergordel van de kwastvinnige *Eusthenopteron* (links) en de amfibie *Eogyrinus* (rechts). Clav: sleutelbeen, Clei: cleithrum, Sc: schouderblad (uit Boule & Piveteau, 1935).

Het cleithrum met samenhangende elementen, waaronder **clavicula** (sleutelbeen) en **scapula** (schouderblad), vormt een structuur waarop het kieuwdeksel aansluit. Daarmee kan men dus bij vissen de schoudergordel als onderdeel van de kop beschouwen, hetgeen impliceert dat ons schouderblad ooit deel uitmaakte van een vissenkop!

Toen tijdens de evolutie het kieuwdeksel wegviel, kwam de schoudergordel los van de kop en was daarmee de hals ontstaan (Afb. 20). Een van de praktische voordelen



Afbeelding 20. De amfibie *Eogyrinus attheyi* uit het Carboon. Kop en schoudergordel vormen bijna nog een samenhangend geheel (uit Boule & Piveteau, 1935).

daarvan is dat elke stap die gezet wordt niet doordreunt in de kop. Dankzij het evenwichtsorgaan kan iedere tetrapode bij het lopen anticiperen op de onvermijdelijke schokken. Bovendien werd in de loop van de evolutie het schouderblad naar verhouding veel groter en zwaarder. Het werd belangrijk als aanhechtpunt voor de voorpoot, die zich uit de borstvin ontwikkelde (Afb. 19 & 20).

Van kaak naar binnenoor

Met het ontstaan van de kaken uit het derde paar kieuwbogen was de evolutie van de kaken nog niet beëindigd. De ontwikkeling van de eerste echte zoogdieren uit de zoogdierachtige reptielen tijdens het Trias heeft vooral de onderkaak niet onberoerd gelaten.

Bij een typisch reptiel is de onderkaak opgebouwd uit meerdere elementen, waaronder het tanddragende deel, het *dentale*. De onderkaak van een reptiel scharniert om het *quadratum* (vierkantsbeen) met de schedel (Afb. 21). Fossielen tonen aan dat bij de evolutie van reptiel naar zoogdier alle onderkaakelementen steeds verder zijn gereduceerd, met uitzondering van het dentale. Toen uiteindelijk alleen het dentale overbleef was dit tanddragende bot direct verbonden met de schedel (Afb. 22). Het quadratum was helemaal uit de kaak verdwenen. De aanwezigheid van een dergelijke onderkaak wordt als een zoogdierkenmerk beschouwd.

Er zijn echter overgangsvormen gevonden met een dubbel kaakgewricht, dus zowel met een aandeel daarin van het quadratum als van het dentale. Dergelijke fossielen passen dus strikt genomen niet in de klassieke indeling van het dierenrijk volgens het Linneaanse systeem, omdat het geen zoogdieren zijn maar ook geen reptielen. Enkele elementen die oorspronkelijk uit de onderkaak afkomstig waren zijn niet zomaar verdwenen: ze zijn verhuisd naar het binnenoor (Afb. 23a, b).

Bij reptielen bestaat er een relatie tussen kaak en oor, want het quadratum grenst aan de gehoorgang. Bij een varaan bijvoorbeeld, wordt het quadratum aan de buitenkant bedekt door het trommelvlies. Bij de zoogdieren is het quadratum veranderd in het aambeeld (incus), één van de drie gehoorbeentjes. Het articulare is het deel van de onderkaak dat bij onze reptielachtige voorouders scharnierde met de onderkant van het quadratum. Daaruit ontstond de hamer, oftewel *malleus* (Afb. 22, 23a, b).

Vanuit evolutionair perspectief is de stijgbeugel (*stapes*) het oudste gehoorbeentje. Het is ontstaan uit het *hyomandibulare*, van oorsprong het bovenste deel van de vierde kieuwboog (Afb. 10, II). Dit deel zorgde bij de voorouder van de beenvissen en tetrapoden voor de

Afbeelding 21.
Schedel van

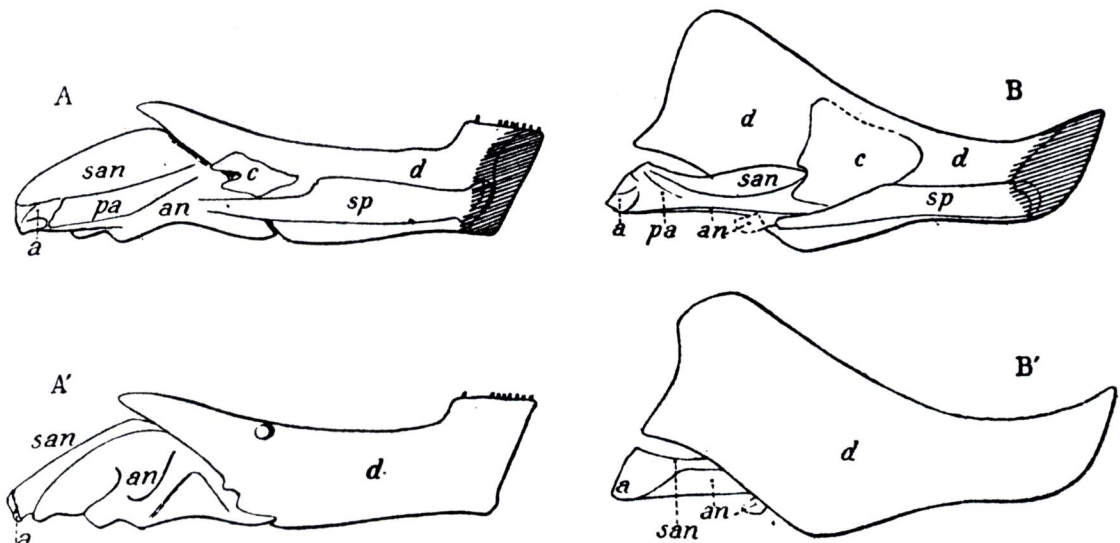
Mosasaurus hoffmanni, zeereptiel uit het Krijt (Maastrichtien). Duidelijk is te zien, dat de onderkaak uit meerdere elementen is opgebouwd. V.l.n.r. het dentale met tanden, het surangulare en het articulare, helemaal aan het eind. Boven het surangulare bevindt zich het coronoid; het articulare scharniert met het quadratum, dat tussen schedel en onderkaak zit. Maatbalkje: 10 cm. (uit Mulder, 2003).

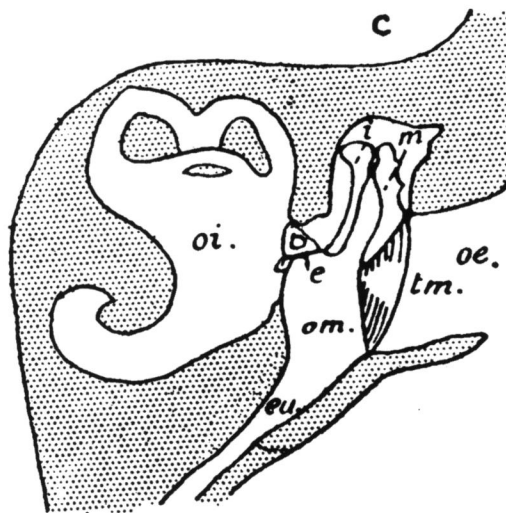
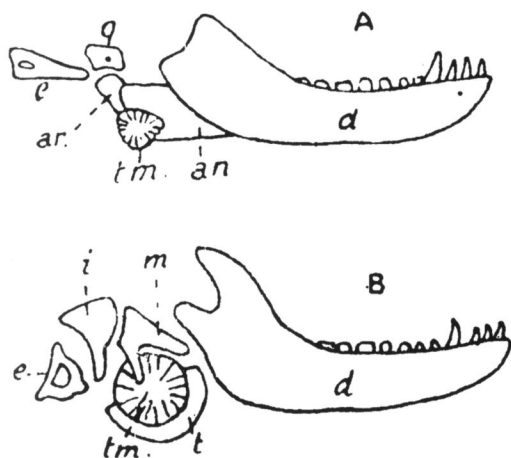


Afbeelding 22.

Evolutie van de onderkaak bij zoogdierachtige reptielen.

A,A': Scymnognathus uit het Perm, B,B': Cynognathus uit het Trias, boven en onder in resp. binnen- en buitenaanzicht. d: dentale, sp: spleniale c: coronoid, an: angulare, san: surangulare, a: articulare, pa: prearticulare (uit Boule & Piveteau, 1935).





samenhang tussen schedel en bovenkaak (zie de paragraaf 'Van kieuw naar kaak'). Maar bij de overgang van kwastvinnige naar amfibie evolueerde het spiraculum (oorspronkelijk de derde kieuwspleet) tot gehoorgang, met als belangrijk onderdeel de Buis van Eustachius (Afb. 23c). De stapes kreeg daarbinnen zijn nieuwe positie en een taak bij het overbrengen van geluid.

Hamer, aambeeld en stijgbeugel hebben daarmee een opmerkelijke evolutionaire geschiedenis achter zich. Structuren die bij onze kaakloze voorouders een functie vervulden bij het openhouden van de kieuwspleten werden elementen van de kaken van de (kwastvinnige) vissen, amfibieën en reptielen, om uiteindelijk deel te gaan uitmaken van het inwendige oor van de zoogdieren (Afb. 23c).

Zelfs deze gecompliceerde ontwikkelingsgeschiedenis is bij een menselijk embryo nog altijd voor een deel waar te nemen. Bij een menselijke foetus van drie maanden is namelijk de **malleus** een naar verhouding groot element dat zich aan de binnenkant van de onderkaak over de gehele lengte van de kaak uitstrekt.

De samenhang tussen gehoorbeentje en kaak is hier evident en daarmee bestaat de onderkaak op dat moment in de embryonale ontwikkeling uit meer dan één element (Afb. 24).

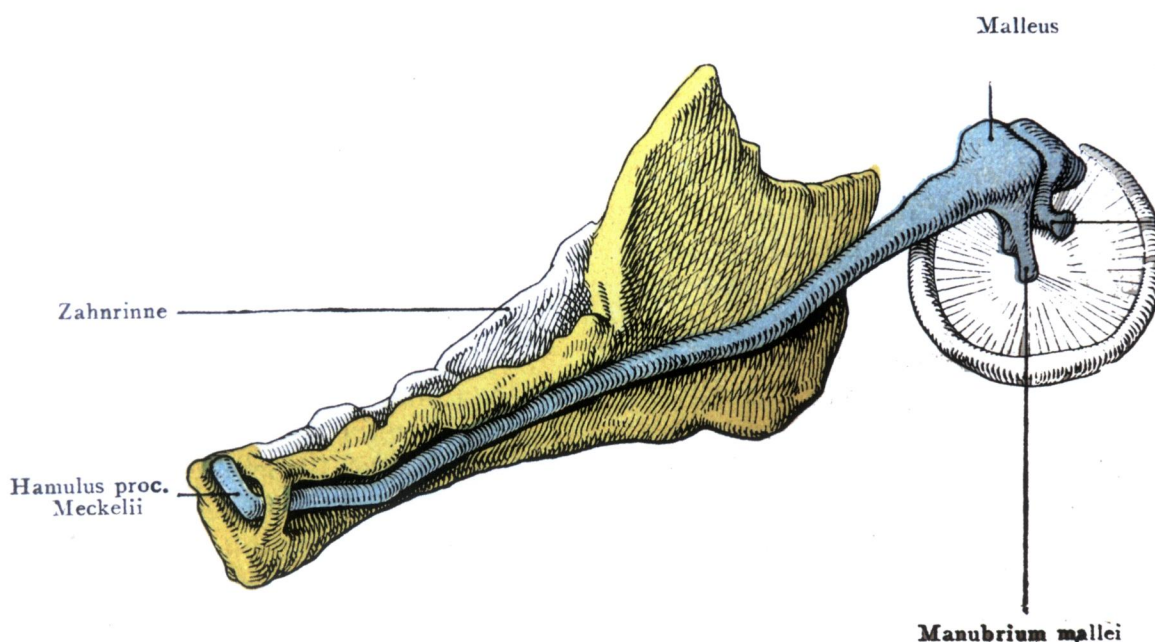
Dus als embryo heeft een ieder van ons een reptielen-stadium doorgemaakt...

EPILOOG

Gedurende de jaren negentig van de twintigste eeuw zijn er belangrijke ontdekkingen gedaan op het gebied van de genetica en de ontwikkelingsbiologie. Deze nieuwe vondsten laten zien dat Haeckels briljante visie in essentie juist is, ondanks het feit dat zijn inzichten lange tijd controversieel zijn geweest (en dat in bepaalde kringen wellicht altijd zullen blijven), en ondanks het feit dat zijn embryotekeningen misschien niet geheel vrij zijn van enige subjectiviteit.

Met name in het laatste decennium is steeds meer duidelijk geworden hoe uit een bevruchte eicel een zakpijplarve kan groeien, of een mens.

Afbeelding 23. Schema van de onderkaak, gehoorbeentjes en het middenoor bij zoogdierachtige reptielen en zoogdieren. A, B: onderkaak en gehoorbeentjes van resp. een zoogdierachtig reptiel en een zoogdier, C: dwarsdoorsnede door het oorgebied van de mens. (uit Boule & Piveteau, 1935). d: dentale, an: angulare, ar: articulare, q: quadratum, e: stapes (stijgbeugel), i: incus (aambeeld), m: malleus (hamer), tm: trommelvlies, oi: binnenoor, om: middenoor, eu: Buis van Eustachius (oorspronkelijk onderdeel spiraculum), oe: uitwendige gehoorgang



Afbeelding 24. Binnenaanzicht van de rechterhelft van de onderkaak van een menselijk embryo van drie maanden. Één van de gehoorbeentjes, de hamer (malleus), is nog volledig met de onderkaak verbonden. Er is daarmee dus sprake van een samengestelde onderkaak, een reptielenkenmerk. Tevens zijn trommelvlies en aambeeld (incus) zichtbaar. (uit Hertwig, 1920).

De volgende gegevens zijn daarbij vastgesteld:

- Het dierlijke bouwplan ontstaat door genetisch geprogrammeerde celbewegingen tijdens een (zeer) vroege fase in de embryonale ontwikkeling.
- Hoewel elke lichaamscel eenzelfde set van genen bevat, wordt maar een deel daarvan geactiveerd, afhankelijk van de positie binnen het embryo en de reeds doorlopen ontwikkeling.
- De genen die de cellen fundamentele informatie verstrekken over hun positie in het embryo, de zogenaamde Hox-genen, zijn binnen het gehele dierenrijk in essentie gelijk. Dus niet alleen in zakpijp en mens, maar ook in bananenvlieg en muis. (Dit is ronduit fascinerend.)

Wij kunnen constateren dat Haeckels biogenetische wet in principe nog altijd geldig is en uiteindelijk slechts enigszins genuanceerd hoeft te worden. Zo kan een menselijk embryo op een bepaald moment gedeeltelijk in de vissenfase verkeren, bijvoorbeeld met betrekking tot het bloedvatensysteem in de omgeving van het hart, terwijl elders het reptielenstadium al is bereikt bij de aanleg van de onderkaak.

Ook de bekende overweging uit Genesis [3,19], 'Gedenk mens, dat gij stof zijt, en tot stof zult wederkeren,' kan bijgesteld worden in 'Gedenk mens, dat gij ooit een zakpijp bent geweest.'

DANKWOORD

Dit artikel is gebaseerd op de lezing die ik mocht geven tijdens de Landelijke Contactdag van de NGV te Utrecht, op 11 maart 2006. Het schrijven ervan werd vergemakkelijkt doordat de eindredacteur van dit tijdschrift, Emile Gevers, zo vriendelijk was om mijn verhaal destijds met een voice-recorder op te nemen.

Bijzonder waardevol was de hulp van dr. Jan Parmentier uit Borne. Door hem werden verreweg de meeste van de illustraties verzorgd en daarbij deels gerevitaliseerd uit oude bronnen. Hij stelde ook een exemplaar van het belangrijke werk van Haeckel uit 1906 beschikbaar (zie literatuurlijst).

Fotograaf en kunstenaar Wim van Egmond gaf zijn toestemming voor het gebruik van de prachtige opname van de zakpijplarve.

Allen ben ik zeer dankbaar voor de welwillende medewerking.

NOTEN

1. Het spiraculum wordt ongelukkigerwijs wel spuitgat genoemd. Haaien en roggen die zich ingraven in het zand gebruiken deze openingen om water op te nemen, dat vervolgens langs de kieuwen stroomt.

2. Traditioneel worden de Tunicata (Manteldieren), Cephalochordata (Lancetvisjes) en Vertebrata (Gewervelde Dieren) als subfyla beschouwd. Ze vormen samen het fylum (de stam) Chordata. In modernere literatuur worden de Vertebrata ook wel Craniata (Schedelbezitters) genoemd. Alle genoemde taxa hebben dan de status van fylum. 'Chordata' komt daarbij te vervallen.

WOORDENLIJST

articulare: onderkaakelement dat scharniert met het vierkantsbeen (quadratum) van de schedel. Bij zoogdieren is dit bot van functie veranderd en geëvolueerd tot één van de gehoorbeentjes: de hamer. **atrium:** letterlijk

kamer of zaal; in de zoölogie: een holte in het lichaam of in een orgaan. **atriopore:** opening van het atrium. **atavisme:** terugslag: het verschijnen van voorouderlijke kenmerken, die tijdens de evolutie al waren verdwenen. Voorbeelden: extra hoeven aan een paardenbeen, méér dan twee tepels bij de mens. **clavicula:** sleutelbeen. **cleithrum:** voornaamste element in de schoudergordel van Beenvissen. **dentale:** tanddragend element van de onderkaak. Bij zoogdieren bestaat de onderkaak alléén uit het dentale. **dermaal:** betrekking hebbend op de huid. **dermatocranium:** schedelelementen van beenweefsel dat oorspronkelijk als product van de huid is gevormd. **dorsoventraal:** in de richting van rug naar buik. **farynx:** overgangsgebied tussen mondholte en keelholte; dus bij de mens, daar waar spijsverteringskanaal en luchtwegen (vanaf de neusholte naar luchtpijp) elkaar kruisen. **fylogenie:** de evolutie, het ontstaan, van stammen (fyla; enkelvoud fylum), bijvoorbeeld binnen het dierenrijk. **hersenblazen:** bij vertebratenembryo's de blaasvormige uitstulpingen van de oorspronkelijk buisvormige hersenaanleg. **homoloog:** van een gelijke oorsprong. **hyomandibulare:** bij de allereerste vertebraten een deel van de vierde kieuwboog; hieruit heeft zich tijdens de evolutie de stijgbeugel (stapes) ontwikkeld. Dit is één van de gehoorbeentjes. **malleus:** hamer; bij zoogdieren één van de gehoorbeentjes. **neotenie:** het verschijnsel dat bij sommige diersoorten de larven het volwassenstadium nooit bereiken, maar zichzelf wel kunnen voortplanten. **neurocranium:** schedelelementen, oorspronkelijk van kraakbeen. Bij de allereerste vertebraten vormden ze de hersenschedel. Tijdens de evolutie van de tetrapoden gereduceerd, waarbij het kraakbeen werd vervangen door been. **notochorda:** primitieve ruggengraat. **ontogenese:** de ontogenese (ontwikkelingsfysiologie) houdt zich bezig met de groei- en differentiëring van cellen en weefsels van organismen vanaf bevruchte eicel tot volwassen organisme. Ook wordt met de term die ontwikkeling zelf aangeduid. **operculum:** voornaamste element van het kieuwdeksel. **quadratum:** vierkantsbeen; bij beenvissen en tetrapoden een scharnierelement van de schedel met de onderkaak. Bij zoogdieren is dit bot van functie veranderd en geëvolueerd tot één van de gehoorbeentjes: het aambeeld. **scapula:** schouderblad. **spiraculum:** opening bij haaien en roggen voor het opnemen van water, dat vervolgens langs de kieuwen stroomt (zie noot 1). **stapes:** stijgbeugel; ontstaan uit een deel van de vierde kieuwboog van onze kaakloze voorouders, en al in functie als gehoorbeentje bij de evolutionaire overgang van kwastvinnige vis naar amfibie. **tetrapode:** viervoeter.

LITERATUUR EN WEBSITES

Alberts, B., Bray, D., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P., 1998.

Essential Cell Biology. An introduction to the Molecular Biology of the Cell. Garland Publishing, Inc., New York, London.

Ahlberg, P.E. (ed.), 2001.

Major Events in Early Vertebrate Evolution. Palaeontology, phylogeny, genetics and development. Taylor & Francis, London, New York.

Balinsky, B.I., 1975.

An introduction to embryology. W.B. Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto. Vierde druk.

Boule, M. & Piveteau, J., 1935.

Les fossiles. Éléments de paléontologie. Masson et Cie., Paris.

Brookes, M. & Zietman, A., 1998.

Clinical Embryology.
A Color Atlas and Text. CRC Press, Boca Raton,
London, New York, Washington DC.

Clack, J.A., 2002.

Gaining Ground. The Origin and
Evolution of Tetrapods. Indiana University
Press,
Bloomington, Indianapolis.

Cupédo, R.N.J., 1970.

De embryonale ontwikkeling van het menselijk
aangezicht. Overdruk uit Natuur en Techniek,
38 (1).

Gould, S.J., 1991.

Wonderlijk Leven. Over toeval en
evolutie. Uitgeverij Contact, Amsterdam.

Haeckel, E., 1874.

Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte
[sic] des Menschen. Engelsmann, Leipzig.
Tweede druk.

Haeckel, E., 1906.

The Evolution of Man. A popular scientific
study. Volume I: Human Embryology or
Ontogeny & Volume II: Human Stem-History,
or Phylogeny. Watts & Co., London, E.C.
[Engelse vertaling door Joseph McCabe van
Haeckel's boek Anthropogenie, dat vele
herdrukken beleefde]

Hertwig, O., 1920.

Die Elemente der Entwicklungslehre des
Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung und
Repetitorium für Studierende und Ärzte. Ver-
lag von Gustav Fischer, Jena. Zesde druk.

Hou, X. (ed.), 2003.

The Cambrian Fossils of Chengjiang, China.
The Flowering of Early Animal Life. Blackwell
Science Ltd, Oxford, Oxfordshire.

Knoll, A.H., 2003.

Life on a Young Planet. The first three billion
years of evolution on earth. Princeton Univer-
sity Press, Princeton, Oxford.

Mulder, E.W.A., 2003.

Transatlantic latest Cretaceous mosasaurs
(Reptilia, Squamata) from the Maastrichtian
type area and New Jersey. In: Mulder, E.W.A.
(ed.).

On latest Cretaceous tetrapods from the
Maastrichtian type area. Publicaties van het
Natuurhistorisch Genootschap in Limburg,
Reeks XLIV, aflevering 1. Stichting Natuur-
publicaties Limburg, Maastricht: pp. 127 - 143.

Nilsson, L., 1979.

Het grote wonder. De negen maanden voor
de geboorte beschreven in foto's - praktische
raadgevingen voor de aanstaande moeder.
Uitgeverij Ploegsma, Amsterdam. Negende
herziene druk.

Nüsslein-Volhard, C., 2006.

Coming to Life. How genes drive development.
Kales Press, Carlsbad, California.

Romer, A.S., 1971.

De gewervelde dieren 1 en 2. Uitgeverij
Het Spectrum N.V., Utrecht, Antwerpen.
Aula Pockets 466 en 467.

Scheres, B., 1996.

De evolutie van het bouwplan in dieren- en
plantenrijk. In: Evolutietheorie. Verslag van
een symposium gehouden op 14 november
1996 in het Trippenhuis, Amsterdam. Uitg.
Koninklijke Nederlandse Akademie van
Wetenschappen / Nederlands Instituut voor
Biologie: pp. 32 - 35.

Smith, J.M. & Szathmáry, E., 2004.

The major transitions in evolution. Oxford
University Press. Zesde druk.

[www.biosci.ohio-state.edu/~eeob/anatomy/eeob512/
miscellaneous/Lamphioxuswhole.jpg](http://www.biosci.ohio-state.edu/~eeob/anatomy/eeob512/miscellaneous/Lamphioxuswhole.jpg)

www.euronet.nl/users/janpar/index.html

www.micropolitan.org

www.ondernemen.in/INFO_Lancetvisje

[www.usm.maine.edu/bio/courses/bio205/
Amphioxus_neural_tube.jpg](http://www.usm.maine.edu/bio/courses/bio205/Amphioxus_neural_tube.jpg)



Henskens Fossils®



DIGGING - PREPARATIONS - WHOLE SALE - EXHIBITIONS
— **Int. Dinosaur Digging Team®** —

Eikenboomgaard 11-13, 5341 CT Oss (The Netherlands)

Telefoon +31 (0) 412 634669

www.henskensfossils.nl e-mail: theo@henskensfossils.nl

Showroom geopend: za. 10.00 – 14.00 u. Verder bezoek op afspraak