

HET GEHEIM DER VOORTPLANTING VAN DE PALING ONTSLUIERD.

DOOR

Dr. R. HORST.

In hare jaarlijksche vergadering van 30 November van het vorige jaar verleende de Royal Society te Londen aan GIOVANNI BATTISTA GRASSI, hoogleeraar te Rome, de Darwin-medaille, als blijk van waardeering zijner onderzoekingen, betrekking hebbende op de ontwikkelingstheorie. Het is toch aan dezen Italiaanschen natuuronderzoeker gelukt, met vrij groote zekerheid het eeuwen-oude geheim van de voortplanting van de *paling* te ontsluiëren. Wel wist men reeds sedert den tijd van ARISTOTELES, dat de volwassen paling naar zee trekt, en was het al aan de Italiaansche natuuronderzoekers van de 17^{de} eeuw bekend, dat de jonge aaltjes uit zee de rivieren komen optrekken, maar de eigenlijke paaiplaatsen van de paling en de ontwikkeling van haar broed bleven ons, ondanks alle nasporingen met de voortreffelijke hulpmiddelen van den tegenwoordigen tijd, verborgen. Ook de geschiedenis van dit vraagstuk levert, als zoo menig ander op natuurkundig gebied, het bewijs, dat geduldige en onvermoeide waarneming van talrijke feiten en oordeelkundige vergelijking met verwante verschijnselen ten slotte de waarheid aan het licht brengen en over de dwaling doen zegevieren. En welke dwalingen zijn op dit gebied verkondigd! Nog herinner ik mij levendig hoe een vijf en twintig jaren geleden de hoogleeraar HARTING op zijn laboratorium te Utrecht ons een paling vertoonde, die dan toch eindelijk het duidelijk zichtbare bewijs leverde, dat de paling levendbarend was. Inderdaad zag men in de opengesneden buikholte een groot aantal wormvormige diertjes hangen; maar wat

bleek bij nader onderzoek? Dat men bij het opensnijden van den buik ook de maag geopend had, en dat haar binnenwand behangen was met tal van parasitische wormen (*Echinorhynchen*). Een andermaal was het een paling, die zich had te goed gedaan aan de kuit van een anderen zoetwatervisch, die ons als een geslachtsrijpe moeder-aal werd voorgesteld. Eerst toen men, dank zij de onderzoekingen van MONDINI, RATHKE, SYRSKI e. a., een juiste kennis had verkregen van het voorkomen en de ligging der vrouwelijke en mannelijke geslachtsklieren van de paling, en uit de onderzoekingen van JACOBY was gebleken, dat reeds uitwendig de mannetjes en wijfjes zijn te herkennen, zooals in een vorig opstel uitvoerig is geschetst,¹ toen was tot de oplossing van het vraagstuk een belangrijke schrede voorwaarts gedaan. Maar vooral vergelijking met verwante vormen, zooals ik boven zeide, heeft eindelijk geleid tot ontdekking van de levensgeschiedenis van de paling.

Daarbij viel allereerst het oog op een ander lid van de paling-familie, namelijk de bekende *Zee-paling* of *Conger*. Deze visch, ofschoon in algemeen vorm met onze gewone paling of aal overeenkomende, is van dezen door verschillende kenmerken, als meerdere grootte (tot 2½ M.), kleur, langere rugvin, spitser staart en langer snuit, duidelijk te onderscheiden; maar hij vertoont ook een belangrijk verschil in levenswijze, want hij brengt zijn geheele leven in het zoute water door. Ook omtrent de voortplanting en ontwikkeling van dezen visch verkeerde men tot voor weinige jaren evenzeer in onzekerheid. Wel had men in de zoölogische stations te Napels en Plymouth herhaaldelijk gezien, dat zee-palingen, nadat zij maanden lang in aquaria zich uitstekend hielden, soms vrij plotseling in omvang toenamen, zoodat het scheen alsof het lichaam door gassen was uitgezet; ze dreven dan nog eenige dagen op hun zijde aan de oppervlakte van het water, zonder voedsel te gebruiken, en stierven daarna. Opende men de buikholte van deze visschen, dan vond men de kuiten of hommen, al naarmate men een vrouwelijk of mannelijk exemplaar voor zich had, zoo verbazend ontwikkeld, dat zij de overige organen van de buikholte als 't ware verdrongen hadden. CUNNINGHAM meent uit deze waarnemingen met groote waarschijnlijkheid te mogen afleiden, dat de zee-paling maar één keer paait in zijn leven en sterft, na voor de voortplanting van zijn geslacht gezorgd te hebben; dit is een verschijnsel trouwens, waarvan men in de dierenwereld onderscheidene voorbeelden kent. Evenwel kan men hier tegen inbrengen, dat deze

¹ *Album der Natuur*, Afl. XII, 1896, p. 370.

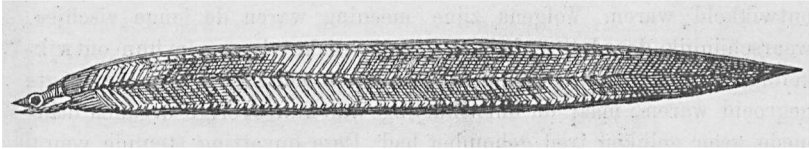
waarnemingen berusten op dieren in gevangen staat en dat het zeer wel mogelijk is, dat als de Conger in zee gelegenheid heeft zijn geslachtsproducten af te zetten, hij zich misschien wel weer zal herstellen, om later opnieuw te paaien. Wat echter voor CUNNINGHAM'S opvatting pleit is het feit, dat met het rijp worden van de geslachtsproducten in het lichaam van de zee-paling eigenaardige veranderingen gepaard gaan. Zij verliest namelijk in deze periode bijna alle tanden, en de beenderen van den kop worden week en bros. Terwijl de volwassen zee-paling verscheidene rijen kleine, scherpe tanden langs de kaken en het gehemelte heeft, zijn deze bij de geslachtsrijpe visschen bijna allen verdwenen; slechts hier en daar zijn er enkelen overgebleven, die los in het slijmvlies zitten. Bovendien zijn de beenderen van den kop niet alleen kleiner geworden, maar zoo sponsachtig en week, dat men er met den nagel in kan drukken; de kalk schijnt er grootendeels aan onttrokken.

De oorzaak van dit verschijnsel moet waarschijnlijk gezocht worden in het feit, dat de conger bij het naderen van de geslachtsrijpheid gedurende langen tijd geen voedsel tot zich neemt en andere stoffen uit het lichaam in het bloed worden opgenomen, ten bate van de ontwikkeling der geslachtsproducten. Hieruit laat zich nu gemakkelijk verklaren, waarom nooit geheel geslachtsrijpe congers in zee gevangen worden; want deze dieren worden gewoonlijk gevischt met hoeken, van aas voorzien, en zij kunnen natuurlijk alleen op die manier gevangen worden, als zij naar voedsel zoeken. Bovendien ziet men in de aquaria deze visschen in den rij-tijd zich gewoonlijk verbergen in hoeken en gaten, zoodat zij waarschijnlijk in zee ook in hun schuilplaatsen tusschen de rotsen verborgen blijven, en daarom ook met den kor niet gevangen worden.

Omtrent het voorkomen van de vrij geworden kuit weten wij heel weinig; alleen mag uit de waarnemingen van den Italiaanschen natuuronderzoeker RAFFAELE met vrij groote zekerheid worden afgeleid, dat de zee-paling pelagische eieren heeft, d. w. z. dat deze doorschijnend zijn en in zee drijven. Meer weten wij van het jonge vischje, dat uit deze eieren voor den dag komt, ofschoon het ook langen tijd geduurd heeft, aler wij hieromtrent zekerheid hadden; hetgeen evenwel minder te verwonderen valt, als men weet, dat het gedurende zijn ontwikkeling een belangrijke gedaantewisseling ondergaat. De geschiedenis van deze larven is zeer merkwaardig.

Omstreeks 1763 namelijk ving zekere WILLIAM MORRIS aan de Engelsche kust, nabij Holyhead, een onbekend doorschijnend vischje, dat hij ter onderzoek toevertrouwde aan PENNANT, een beroemd En-

gelsch zoöloog uit de vorige eeuw. PENNANT zond het op zijn beurt aan onzen landgenoot LAUR. THEOD. GRONOVIVS, een bekend liefhebber van naturaliën te Leiden, die in zijn *Zoophylacium*, dat een beschrijving van de voorwerpen uit zijn museum bevat, het voor de eerste maal heeft afgebeeld en beschreven.



Leptocephalus Morrisii naar de afbeelding in het *Zoophylacium Gronovianum*.

Hij noemde het diertje *Leptocephalus* — met een kleinen kop — om daarmede een van zijn meest kenmerkende eigenschappen uit te drukken; ter onderscheiding van andere soorten, die later ontdekt werden, werd deze soort *Leptocephalus Morrisii* genoemd. Het vischje had een lengte van 10 cM., een sterk zijdelings samengedrukt, lintvormig lichaam zonder schubben en zoo doorschijnend, dat men gedrukte letters er doorheen kon lezen; de borst- en buikvinnen ontbraken, terwijl rug- en aarsvin vrij lang waren. De kleine kop vertoonde een paar groote oogen en de kaken waren met kleine spitse tandjes gewapend.

In het begin dezer eeuw werden herhaaldelijk *Leptocephalen* gevangen, vooral in de Middellandsche zee, en breidde zich dien ten gevolge onze kennis dezer zonderlinge vischjes meer en meer uit. Het bleek, dat zij een zeer onvolkomen, bijna geheel kraakbeenig geraamte hebben en dat de spiermassa van het lichaam door zigzagvormige banden in een vrij groot aantal hoekige afdeelingen is verdeeld. De buisvormige buikholte, waarin het darmkanaal ligt, strekt zich over het grootste gedeelte van den buikwand uit, maar de aarsopening is ver achterwaarts gelegen; de lever is weinig ontwikkeld, de zwemblaas en de geslachtsorganen ontbreken. Men ontdekte evenwel te gelijktijd dat de exemplaren, die tot een zelfde soort moesten gebracht worden, soms kleine verschillen vertoonden, dat sommigen van hen kleine borstvinnetjes bezaten, anderen in plaats van een rij kleine tandjes slechts een paar groote tanden in de onderkaak bezaten. Maar vooral de geheele afwezigheid van geslachtsorganen bracht de onderzoekers langzamerhand op het denkbeeld, of men in stede van met een afzonderlijke familie van vischen, zooals men aanvankelijk meende, niet eerder met de larven van andere visschen te doen had. Zoo kwam de Amerikaansche ichthyoloog GILL in 1864 het eerst tot de conclusie, dat *Leptocephalus*

Morrisii de larve is van de zee-paling. De bekende directeur van het Britsch Museum van Natuurlijke Historie, dr. GÜNTHER, groote autoriteit op het gebied der visschen, sloot zich ten deele bij deze opvatting aan; hij hield het er ook voor, dat *Leptocephalus Morrisii* jongen van de conger waren, maar hij betwijfelde of de diertjes normaal ontwikkeld waren. Volgens zijne meening waren de jonge vischjes, waarschijnlijk doordat ze in open zee geraakt waren, in hun ontwikkeling op jeugdigen leeftijd gestremd, zoodat zij wel in de lengte gegroeid waren, maar de ontwikkeling van hun overige organen daarmede geen gelijken tred gehouden had. Deze opvatting steunde vooral hierop, dat hij exemplaren van *Leptocephalus Morrisii* gezien had, die langer waren dan jonge congers, welke reeds duidelijk de kenmerken van het volwassen dier vertoonden. GÜNTHER verloor hierbij uit het oog, dat achteruitgang in grootte volstrekt geen zeldzaam verschijnsel is bij de gedaantewisseling; ik behoef daartoe slechts te herinneren aan de bekende Surinaamsche kikvorsch, *Pseudis paradoxa*, wiens larven veel grooter zijn dan het volwassen dier, ja ook de nog symmetrische larve van de bot is langer dan de asymmetrische visch na de gedaantewisseling.

De onderstelling van GILL, dat *Leptocephalus Morrisii* de larve is van de zee-paling, werd gelukkig bevestigd door directe waarneming van den Franschen zoöloog YVES DELAGE. Op den 7den Februari 1886 werden namelijk in het Zoölogisch Station te Roscoff, waaraan hij verbonden was, twee exemplaren van *Leptocephalus Morrisii* binnengebracht; een van beiden was beschadigd en leefde niet lang, maar de andere verdroeg het aquarium-leven goed. Den 18den April was het vischje nog lint-vormig, geheel doorschijnend, met kleurloos bloed en de zwemblaas was nog niet zichtbaar. In het begin van Mei evenwel begon de huid een beetje donker te worden, doordat hier en daar pigmentcellen optraden, de zwemblaas vertoonde zich als een zilverachtige strook en de kieuwen kregen een rose tint. Van dezen tijd af werd langzamerhand het lichaam meer cilindrisch, de kop werd betrekkelijk grooter, de aarsopening verplaatste zich meer naar voren en in het begin van Juli was de gedaantewisseling afgelopen en had zich uit de oorspronkelijk lintvormige doorschijnende *Leptocephalus*, met zijn kleinen kop, een donker gekleurde conger ontwikkeld, met een cilindrisch lichaam en een kop als bij het oude dier. Later heeft GRASSI aan meer dan honderd exemplaren deze gedaantewisseling, die volgens hem ongeveer een maand duurt, gevolgd en toen vastgesteld, dat een larve van $12\frac{1}{2}$ cM. overgaat in een jonge zee-paling die maar $7\frac{1}{2}$ cM. lang is.

GRASSI was namelijk langen tijd hoogleeraar aan de universiteit van Catania op Sicilië, waar hij werkte in gemeenschap met Dr. CALANDRUCCIO. Hij had hier een bijzondere gunstige gelegenheid om de *leptocephalen* te bestudeeren, want niet alleen komen zij in de haven der stad veelvuldig voor, maar bovendien trof hij ze op verschillende andere punten der Siciliaansche kust herhaaldelijk aan. Ten gevolge van sterke stroomen, die toegeschreven moeten worden aan het getijde, dat verbazende verplaatsingen van water veroorzaakt in de nauwe straat van Messina, komen daar somtijds — evenwel zonder eenige regelmaat, soms met tusschenpoozen van een jaar — niet alleen allerlei diepzee-visschen, maar ook alle toestanden van ontwikkeling van palingen aan de oppervlakte van het water voor. Geen wonder dat de aandacht van den jeugdigen natuuronderzoeker zich op de steeds nog geheimzinnige voortplanting van deze visschen vestigde.

Er worden evenwel in de Middellandsche Zee, behalve onze gewone paling en de zee-paling, nog verscheidene andere leden van de paling-familie aangetroffen; het zijn die mooi gevlekte *Muraenen*, die in den ouden tijd door de Romeinsche gastronomen op zoo hoogen prijs gesteld werden.

De vrouwelijke *Muraenen* nu kunnen alleen geslachtsrijp worden in diepten van minstens 500 M.; de mannetjes die reeds op geringere diepten dien toestand bereiken, volgen hen derwaarts. Na den paaitijd blijven de eieren op groote diepte in het water zweven en komen slechts bij uitzondering, tengevolge van onbekende oorzaken, naar de oppervlakte. De larve, die hieruit voor den dag komt, vertoont een veel grootere lengte dan de jonge *Muraene*, waarin zij overgaat; bij exemplaren in het aquarium was GRASSI in de gelegenheid waar te nemen, dat zij soms 4 cM. korter werden. Voor onderscheidene *Leptocephalen* stelde hij vast van welke *Muraenen* zij den larventoestand vertegenwoordigden. Zoo vond hij o. a. dat *Leptocephalus Haeckeli*, -*Yarelli*, -*Bibroni*, -*Gegenbauri* en -*Köllikeri*; vroeger als afzonderlijke soorten beschreven, allen behooren tot den ontwikkelingscyclus van *Congromuraena mystax*, een visch die veel overeenkomst vertoont met onze zee-paling.

In de straat van Messina komt een *Leptocephalus* voor, die bekend is als *Lept. brevirostris* (met korten snuit); zij is vrij zeldzaam, maar bij uitzondering werden in Maart 1895, op één dag, verscheidene duizenden gevangen. De beste wijze om ze machtig te worden is anders den darm van een Maanvisch (*Orthragoriscus mola*) open te snijden; dit is een diepzee-visch, die vrij algemeen is in de straat van

Messina en gewoonlijk een aantal *Leptocephalen* in zijn maag heeft. Natuurlijk hebben ze wel wat geleden door de spijsverteringssappen, maar bij de exemplaren die men in zee vischt, is de opperhuid ook meestal een beetje beschadigd.

Leptocephalus brevirostris is een vischje van 60 tot 77 mM. lengte, met een staartvin, die eenige overeenkomst vertoont met die van onze jonge paling of elver, zooals deze in Engeland genoemd wordt. Het heeft een wijde mondopening, vrij liggende tong, een klein getal tandjes en de onderkaak soms langer dan de bovenkaak; alle kenmerken van onze gewone paling. Alleen heeft de elver kleiner oogen dan *Lept. brevirostris*, hetgeen evenwel geen verwondering behoeft te baren, aangezien bij andere Muraenen gedurende de gedaante-

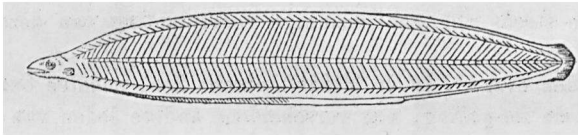


Fig. 1. *Leptocephalus brevirostris*. Jongere toestand.

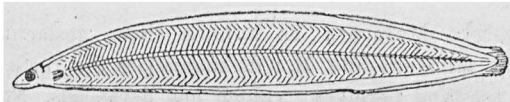


Fig. 2. *Leptocephalus brevirostris*. Oudere toestand.



Fig. 3. Jonge paling in overgangs-toestand.

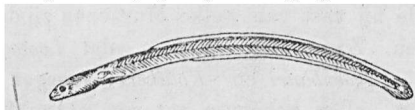


Fig. 4. Volkomen jonge paling of elver.

verwisseling een dergelijke verkleining der oogen plaats heeft. Door nauwkeurig onderzoek kwam GRASSI tot de overtuiging, dat het getal rugwervels, die, zooals ik boven mededeelde, onvolkomen zijn, moest liggen tusschen 112 en 117, waarschijnlijk 114 of 115 bedraagt. Nu hebben alle andere leden van de palingfamilie, die in de Middellandsche Zee voorkomen, meer dan 124 wervels, terwijl bij de gewone paling of aal het getal 115 zeer veel voorkomt; het is dus zeer

waarschijnlijk dat wij in *Leptocephalus brevirostris* de larve van gewone paling voor ons hebben. Trouwens er zijn nog een groot aantal andere punten van overeenkomst in het maaksel van dezen *Leptocephalus* en de jonge aal of elver, die ik niet alle kan opsommen, zonder te veel in bijzonderheden af te dalen; zoo komen bij beiden in de borstvin evenveel stralen voor, bedraagt bij beiden het getal kieuwdekselvliestrallen 10 à 11, ontbreken bij beiden de pilorusaanshangsels aan de maag. Ook vertoont deze *Leptocephalus* volstrekt geen pigment, terwijl de paling het eenige lid van de familie is, dat na zijne gedaantewisseling, als jonge elver, elk spoor van pigment mist. Juist dit kenmerk bracht GRASSI het eerst tot de ontdekking van de betrekking die er bestaat tusschen *Lept. brevirostris* en de paling.

In het laatst van 1892 vond GRASSI een paar larven, die als 't ware in een toestand van overgang waren tusschen *Leptocephalus* en elver. Zij waren doorschijnend, met bijna kleurloos bloed, zonder een spoor van pigment, behalve in de oogen, en hadden in plaats van de larvetandjes al enkele van het definitieve gebit. Zij waren ongeveer 8 cM. lang en het lichaam begon al eenigszins een rolronde vorm te vertoonen; gedurende het verblijf in zijn aquarium, dat een maand duurde, namen zij volstrekt geen voedsel op, verloren meer en meer hun *Leptocephalus*-gedaante en veranderden in een overgangs-toestand, zooals hij dikwijls in zee gevangen had. Deze laatste larve is ongeveer 65 mM. lang, minder hoog dan *Leptocephalus* en langer dan de elver; het diertje is nog doorschijnend als glas, met slechts een weinig pigment langs het ruggemerg en het midden van de staartvin, het bloed vertoont een zwak roode kleur en de gal is reeds groen. Houdt men deze larven eenigen tijd in een aquarium, dan worden zij langzamerhand kleiner en nemen meer en meer de kenmerken aan van de jonge aaltjes, zooals die er uitzien wanneer zij uit de zee op weg zijn naar het zoete water. Gewoonlijk vertoonen deze laatsten reeds meer pigment en zijn kleiner van afmeting; terwijl de nagevoegde kleurlooze elver gemiddeld 67 mM. lang is, heeft de gepigmenteerde slechts een lengte van 61, ja soms van 51 mM.

Behalve deze larve-vormen leverden de Messina-stroomen aan GRASSI ook volwassen palingen, die niet alleen het bekende paarkleed droegen, maar bij wie ook de geslachtsorganen in veel verderen toestand van ontwikkeling waren, dan men tot nu toe had waargenomen; zoo kon hij in de hom van enkele mannelijke visschen duidelijk de zaaddiertjes herkennen. Het paarkleed is behalve door de zilverachtige tint van den buik en de zwarte borstvinnen, vooral gekenmerkt door de groote oogen; dit grooter worden van de oogen nu, naarmate de tijd

van voortplanting nadert, vindt juist zijn verklaring in de omstandigheid dat de aal paait in de diepe zee.

Uit het bovenstaande mogen wij met vrij groote zekerheid besluiten; 1^o. dat de paai-plaatsen van de paling liggen in de diepten van de zee; 2^o. dat zij een gedaantewisseling doorloopt; 3^o. dat zij zich ontwikkelt uit een larve-vorm *Leptocephalus brevirostris* genaamd. Hoe lang dit duurt is moeilijk te zeggen; wij weten dat de paling van October tot Januari naar zee trekt, dat van November tot eind Juli soms exemplaren uit de diepte naar boven komen, die, hoewel verder ontwikkeld, nog niet geheel geslachtsrijp zijn en dat van Augustus tot Januari eieren in zee worden gevonden, die zeer waarschijnlijk van de paling afkomstig zijn. Vraagt men nu, hoe het komt, dat, terwijl de paling bijna over de geheele wereld verspreid is en zijn larven langs de kusten van Noordelijk Europa ongetwijfeld in grooten getale voorkomen, men tot hertoe deze alleen bij Sicilië heeft waargenomen, dan moet, mijns inziens, het antwoord luiden, dat dit zeer waarschijnlijk aan hun verborgen levenswijze op den bodem der zee moet worden toegeschreven en dat wij ze niet vangen, omdat wij niet de goede manier toepassen. Want zoowel bij de larven van de zee-paling als bij die van Muraenen heeft men herhaaldelijk in aquaria waargenomen, dat zij het licht schuwden en zich op den bodem in het zand of onder steenen trachtten te verbergen; het is dus waarschijnlijk, dat zij ook op en in den zeebodem zooveel mogelijk zich trachten te verschuilen.

Zoo zou dan werkelijk ARISTOTELES, »de vader der Natuurlijke Historie" nog gelijk krijgen, als hij beweert, dat de paling ontstaat uit γῆς ἔντερα, de ingewanden der aarde.

Sommige geleerden meenen toch, dat de Grieken onder deze uitdrukking alle soorten van kruipende wezens verstonden, zonder ledematen, die in de aarde en de modder leven, dus vooral de aardwormen. Nu is het merkwaardig, dat de visschers in Palermo de Leptocephalen *lombrici* (aardwormen) of *vermicelli di mare* (zee-wormpjes) noemen, en de bovengenoemde Italiaansche onderzoekers vermoeden, dat het geloof, dat uit deze *lombrici* de Muraenen voortkomen, op de een of andere wijze aan ARISTOTELES is bekend geworden. Deze hulde aan den grooten Griekschen natuurfilosoof schijnt ons wel wat overdreven; en wij kunnen er alleen van zeggen: si non e vero e ben trovato!

Leiden, Januari 1897.