

Biology. — Segmentatie. By J. F. VAN BEMMELEN.

(Communicated at the meeting of September 24, 1949.)

In vele leer- en handboeken der Dierkunde, ook van den jongsten tijd, wordt van de Mollusken gezegd, dat zij ongelede dieren zijn. Zelfs wordt deze bewering veelal aan den aanhef der korte omschrijving van hun bouwtype geplaatst, wat meebrengt dat zij niet nader wordt toegelicht en dus als een vaststaand feit, dat geen verdere bewijsvoering nodig heeft, wordt voorgesteld. Vraagt men zich echter af, waarop deze overtuiging berust, dan rijst al spoedig het vermoeden, dat zij in de eerste plaats voortspruit uit het ontbreken van duidelijke uitwendige tekenen van geleding, terwijl toch de eenvoudige beschouwing der overgrote meerderheid van Gewervelde Dieren (dus van ongetwijfeld gelede dieren) ons leert, dat deze uiterlijke afwezigheid bij hen evengoed voorkomt. Daarbij komt, dat zodra men dieper op de zaak ingaat, men tot het inzicht geraakt, dat die afwezigheid slechts schijnbaar is. Niet alleen, dat een vermageringskuur de segmentale rangschikking der ribben en wervels door de huid heen zichtbaar maakt, maar ook bij normalen voedingstoestand vertonen tal van Gewervelden uit alle afdelingen (b.v. damherten, appelschimmels, gevlekte katten en panthers, gestreepte tijgers en tal van Reptielen en Vissen) een regelmatige segmentale indeling der kleurentekening, overeenstemmend met die van het geraamte. Vooral blijkt de betekenis dezer waarneming, wanneer men door nauwkeuriger onderzoek tot het besef komt, dat alle niet-segmentale patronen der kleurentekening wijzigingen zijn van de segmentale, en dus uit deze ontstaan zijn. In 't bijzonder geldt dit voor de eenkleurigheid, zoals dit zo overtuigend te zien is bij geheel zwarte of bruine Zoogdieren (b.v. zwarte katten of paarden) bij welke vooral in de jeugd, de regelmatige gevlektheid als „kleur-in-kleur” doorschemert, en evenzeer bij de appelschimmels.

Voortgaande in dezen gedachtengang komt men vanzelf tot de voorstelling, dat ook de rangschikking der toegangsopeningen tot de zintuigen, de spijsverterings- en ademhalingsorganen aan kop en hals (dus de neusgangen, de oogkassen, de mondopening, de gehoorgangen en de overige kieuwspleten) op segmentatie berust. Hetzelfde geldt voor de ontwikkeling van het haarkleed der Zoogdieren, het veerkleed der Vogels, het schubbenkleed der Reptielen en Vissen, zoals dat o.a. zo duidelijk te zien is aan den staart van de Hagedis-staartvogel *Archaeopteryx*, waar iedere staartwervel een paar stuurpennen draagt. Ook het menselijk hoofd levert van die metamere rangschikking der haarbekleding een duidelijk bewijs in de opvolging der haarzomen op bovenlip, boven- en onderooglid, wenkbrauwbogen, bakkebaarden, kinbaard en (in enkele gevallen) keelbaard.

Dat ook de aanwezigheid van twee paar ledematen aan segmentatie mag

toegeschreven worden, blijkt duidelijk uit hun ontwikkelingsgeschiedenis, waarbij aanvankelijk aan een reeks van metameren een ledemaatsknop ontspruit, van welke echter alleen in schouder- en heupstreek een beperkt aantal zich verder ontwikkelt, terwijl de overige weer verdwijnen. Zo kon ik aantonen, dat aan den aanleg der voorpoten van de Hagedissen oorspronkelijk zeven metameren deelnemen, van welke slechts vijf zich handhaven. Dit laatste aantal komt dus overeen met dat der vingers, hetwelk blijkbaar het grondtal bij alle Longademende Gewervelden is, en mogelijkerwijze ook aan de vinnen der Kieuwademende ten grondslag ligt.

De onderstelling ligt dus voor de hand, dat ook op andere plaatsen zich ledematen zouden kunnen ontwikkelen, en uit dat oogpunt gezien vraagt men zich af of niet de tong in de kopstreek en de penis in de heupstreek als met elkaar vergroeide ledemaatsstralen te beschouwen zijn. Voor de penis leveren de copulatie-organen der mannelijke haaien en roggen (de z.g. driestaarters) het afdoende bewijs, voor de tong is de gepaarde aanleg bij het embryo eveneens een duidelijke aanwijzing, evenals de gespletenheid van de slangentong.

Misschien mag ook de neus als een paar met elkaar vergroeide, holle ledematen (tentakels) opgevat worden: bij den olifant fungeert zij nog als zodanig, terwijl bij sommige vleermuizen de neusgaten op afzonderlijke kegelvormige uitsteeksels staan.

Eenzelfde verband bestaat tussen de gepaarde en de ongepaarde vinnen der Vissen: ook de laatste ontstaan uit de vergroeiing van twee spierknoppen der wederzijdse myotomen in het mediane vlak.

Beziet men uit dit oogpunt de Mollusken, dan merkt men op, dat sommige Longslakken twee paar tentakels hebben, waarvan het tweede paar de ogen draagt. Maar veel sprekender symptomen van geleding vertonen de Keverslakken (Chitonen) wier rugvlakte een reeks van zeven schelpplaten draagt, terwijl in hun mantelgroeven een groter of kleiner aantal van kieuwboompjes op een rij gerangschikt staan. Daar nu de Chitonen om allerlei redenen (o.a. hun zuiver tweezijdige symmetrie) als de oorspronkelijkst gebouwde Weekdieren mogen opgevat worden, is er veel te zeggen voor de onderstelling dat alle Mollusken zich uit metameer-ingedeelde voorouders ontwikkeld hebben, maar van deze oorspronkelijke segmentatie slechts enkele sporen hebben overgehouden. Als zulke sporen mag men opvatten: het dubbele aantal kieuwen, nieren en hartevoorkamers bij Nautilus, de enig overgebleven vertegenwoordiger der eens zo talrijke Ammonieten en Nautiliden. Dat de overige Inktvissen maar één stel van deze organen hebben, berust dus m.i. op achteruitgang in aantal, en hetzelfde verschijnsel vertoont zich in een verder gevorderd stadium in de orde der Slakken, waar de meer oorspronkelijke onder de Zeeslakken, zoals de Oorslak (*Haliotis*) nog één paar kieuwen en nieren hebben, waarvan bij de verder gedifferentieerde één lid van elk stel is geoblitereerd, en ten slotte bij de Landlongslakken ook de tweede kieuw.

De eerste aanleiding tot deze ingrijpende wijziging in de organisatie mag

wellicht gezocht worden in de oorspronkelijke gewoonte, die nog bij de meeste slakken (Gastropoden) behouden is gebleven, om zich met de buikvlakte vast te zuigen aan den zeebodem, zodat zich aan die oppervlakte de z.g. voet ontwikkelde. Ook de Chitonen doen dit, en ook bij enige hunner heeft dat grote invloed op hun segmentale organisatie gehad, getuige Chitonellus en Cryptochiton, wier schelpen geheel of gedeeltelijk in den huidspierzak verdwenen zijn. Een zodanige fixatie heeft bij alle organismen, dierlijke zo goed als plantaardige, altijd een ingrijpenden invloed op de organisatie gehad, waarvan de gevolgen zich nog steeds doen gevoelen, ook nadat de vasthechting al lang weder opgeheven werd. Zo kan de organisatie der Cephalopoden alleen begrepen worden als men aanneemt dat zij ontstaan is uit een toestand waarbij de voet nog als zuigschijf werkte, doordien deze functie kwam te vervallen toen de dieren tot de vrijzwemmende levenswijze overgingen en hun voetranden naar elkander toekromden, zodat zij een uitlaattrechters gingen vormen voor het ademwater dat langs de kieuwen stroomde. Daar deze waterstroom van achteren naar voren was gericht, veroorzaakte hij een terugstoot die de dieren achteruit deed zwemmen, waarbij de ledematen aan hun kop (de vangarmen) zich aaneenlegden tot een bundel die een bedriegelijke gelijkenis met een vissenstaart vertoont. Vandaar dat een school kleine Inktvisjes in een aquarium, als men ze tot zijn verbazing achteruit ziet zwemmen, den indruk maakt van werkelijke visjes, die deze ongewone manier van beweging hebben aangenomen, terwijl bovendien hun (schijnbaar) kopeind geen duidelijke ogen vertoont, die integendeel op den staart schijnen te zitten. Zodra een der diertjes zijn tentakels uitspreidt, wordt het raadsel opgelost. *Koppotige* Inktvissen (Cephalopoden) hebben dus wel degelijk ledematen, en dezelfde qualificatie mag men toekennen aan den penis van vele Slakachtigen (Gastropoden).

De eigenaardige kamering van de schelp der Ammonieten en Nautiliden mag m.i. eveneens als een segmentatie worden opgevat, die dan echter niet tot den eersten aanleg van het dier bepaald blijft, maar gedurende het gehele leven periodiek plaats vindt.

Ook het zenuwstelsel van sommige Mollusken vertoont duidelijke sporen van segmentalen bouw, in de overlangse buikstrengen, die door een reeks dwarscommissuren met elkaar verbonden zijn. En het zijn juist weer de oorspronkelijkste Gastropoden bij welke deze longitudinale buikstrengen worden aangetroffen, zodat men recht heeft te onderstellen dat zij bij de meer gedifferentieerde verwanten door achteruitgang zijn verdwenen.

De Mollusken zijn niet de enige dierklasse, waarvan zelfs in recente handboeken wordt beweerd, dat zij ongeleed zijn; hetzelfde wordt b.v. gezegd van de Brachiopoden, ofschoon toch naast de meerderheid der soorten, die één paar niertrechters bezitten, er een enkele voorkomt: (*Rhynchonella*) die twee paar zulke trechters bezit.

Het is wel opmerkelijk, dat deze organen bij andere duidelijk gelede dieren den naam segmentaalorganen hebben gekregen, daar zij bij hen in groter of kleiner aantal segmentsgewijs gerangschikt voorkomen. In aanleg

zijn zij excretie-organen, die met een trilhaartrechter in de lichaamsholte beginnen en daaruit met de afvalproducten der stofwisseling tevens de geslachtscellen naar buiten voeren. De lichaamsholte (coeloom) is aanvankelijk eveneens in afdelingen geplitst, maar kan ten slotte door het wegvallen der schotten tot een enkele ruimte worden herleid, waarin het darmkanaal met zijn aanhangselen aan vliezige scheilen (mesenterien) is opgehangen. Secundair kan die ruimte bij de Zoogdieren weer in borst- en buikholte worden verdeeld door een spierschot (het middenrif), terwijl primair een van de oorspronkelijke schotten blijft bestaan als het harte-zakje (pericardium). Bij het Lancetvisje (*Amphioxus*) blijft nog een reeks schotten behouden.

Dat ook het darmkanaal der Gewervelde dieren den invloed der segmentatie heeft ondergaan, blijkt behalve uit de reeks der kieuwzakken in de halsstreek uit de drie paar speekselklieren in de mondstreek, het paar longen in de borststreek, de oorspronkelijk gepaarde leveruitstulpingen in de buikstreek. Ook de alvleesklier mag als een oorspronkelijk gepaarde uitstulping beschouwd worden, en eveneens de blinde darm, die bij de Vogels nog dubbel is.

Het ongelede karakter van het eigenlijke spijsverteringskanaal is derhalve een gevolg van het ineenvloeien der compartimenten van de lichaamsholte door het wegvallen der dwarsschotten. Daardoor wordt het darmkanaal in staat gesteld om zich binnen die holte in kronkels te gaan leggen, waardoor de weg waarop de spijs met het secernerende en resorberende oppervlak van de darmwand in aanraking is, meer of minder wordt verlengd. Dat het darmkanaal oorspronkelijk recht toe recht aan van mond tot anus verliep, wordt ons nog door primitieve vissen aangetoond.

Van den aanvang af moet dit kanaal een doorlopende verbinding gevormd hebben tussen de achtereenvolgende segmenten, zij het ook, dat het binnen ieder metameer een paar zijdelingse uitstulpingen vormde, die ten minste in het voorste gedeelte door poriën of spleten naar buiten mondden (de kieuwspleten).

Dit doorlopende karakter deelt het darmkanaal met het centraal zenuwstelsel en de ruggestreng (*chorda dorsalis*), tot zekere hoogte ook met het vaatstelsel. Terwijl echter voor zenuw- en vaatstelsel de bewijzen van hun oorspronkelijke segmentale organisatie voor de hand liggen (men denke b.v. aan de ruggemerg- en hersenzenuwen, de sympathicus en de aortabogen) is dit voor de *chorda* niet zo vanzelfsprekend: de ontwikkeling van de wervelkolom maakt den indruk alsof de oorspronkelijk onverdeelde ruggestreng door de segmentsgewijs ontstaande wervellichamen en bogen plaatselijk wordt ingesnoerd en daardoor secundair wordt gesegmenteerd.

Maar als men de eerste ontwikkelingsstadiën van zenuw- en vaatstelsel nagaat, zijn ook deze aanvankelijk niet metameer verdeeld, maar overlangs doorlopend van kop naar staart: het centraal zenuwstelsel in den vorm van het medullairkanaal, het vaatstelsel als de primaire zijdelingse arteriestammen, die in de toekomstige halsstreek aan de buikzijde met elkaar ver-

smelten tot de hartbuis. Deze enkelvoudige aanleg wijst op het verband tussen één- en meercellige wezens: ook de Protozoën en Protophyten bezitten een kop- en een staartpool, vele hunner, zoals de Infusoriën, een mond en een anus, terwijl in het tussenliggende protoplasma een vaste baan zich aftekent waarlangs de spijs-vacuolen van ingestie- naar egestieporie worden gestuwd. Zulke eencelligen hebben dus een virtueel darmkanaal zonder permanent lumen, en deze vaste baan der spijsvacuolen kan zelfs een kronkelend verloop bezitten.

Den overgang van het één- tot het meercellige stadium kan men zich aldus voorstellen, dat bij de voortplantingsdeling van het eencellig organisme de deelstukken met elkaar in samenhang gebleven zijn en zich als één wezen zijn gaan gedragen, wat noodzakelijkerwijze tot functieverdeling moest leiden. De verdeling van de bevruchte kiem der meercellige organismen in deelstukken die met elkaar gaan samenwerken is dus een voortplantingsverschijnsel, wat ten overvloede bewezen wordt door de gevallen, waarin deze deelstukken weer van elkaar los laten en elk voor zich tot een volledig organisme uitgroeien.

In dezen gedachtengang voortgaande, komt men tot de voorstelling, dat ook de segmentatie een voortplantingsverschijnsel is. Het is toch duidelijk, dat de onderlinge ongelijkheid der metameren van een organisme moet ontstaan zijn uit onderlinge overeenkomst. Vergelijkt men b.v. de Insekten of de Kreeftachtige Dieren met de Gelede Wormen, dan kan men zich de eerstgenoemde wel uit de laatste ontstaan denken maar niet omgekeerd. Deze onderlinge gelijkheid der segmenten kan echter nooit volledig geweest zijn: het voorste en het achterste segment moeten van den aanvang af verschild hebben, zowel van elkaar als van de tussenliggende. Maar alle segmenten moeten oorspronkelijk volledig georganiseerd zijn geweest; zij moeten alle deel hebben genomen aan den opbouw van al de orgaanstelsels. Dit betekent, dat zij in aanleg compleet gebouwde organismen waren, die hunne zelfstandigheid konden hernemen door van elkander los te laten. Dit verschijnsel zien wij dan ook in allerlei afdelingen van het Dierenrijk, b.v. bij de Strobilatie der Kwallen, de Proglottiden der Lintwormen, de verdeling van vele Gelede Wormen door kopvorming in het midden der keten van hun segmenten, terwijl ook de vorming ener reeks van nieuwe organismen in den kiemstok der Salpen als een vorm van segmentatie kan opgevat worden.

Tegenover dit streven der metameren naar volledigheid en zelfstandigheid staat een even algemene drang naar verhoogde samenwerking onder toenemende mate van onderling verschil en verlies van volledigheid. Deze drang voert tot vergroeiing van metameren, wat gepaard gaat met grotere of geringere vervaging van het gesegmenteerde karakter. Duidelijke voorbeelden daarvan levert de wervelkolom der Zoogdieren en Vogels, in de onderlinge vergroeiing der heiligbeenwervels, de inkrimping der halswervels van de Walvissen onder verlies van hun wederzijdse bewegelijkheid, het staartbeen van den Mens en de mensvormige Apen, evenals dat

van de recente Vogels, in tegenstelling met den uit 24 vrije wervels opgebouwden staart van *Archaeopteryx*. Ook hierbij ontmoeten wij weer voorbeelden van terugkeer tot den vrijen toestand, in de afwezigheid van een gedifferentieerd heiligbeen bij de Walvissen, den minder geconcentreerden en gereduceerden toestand der staartwervels bij de Struisen en andere Loopvogels, waardoor een schijnbaar primitieve toestand ontstaat.

Vergelijken wij de wervelkolom der Slangen met die der Hagedissen, dan treft ons niet slechts de afwezigheid van een heiligbeen, maar ook de grotere overeenkomst der (met bewegelijke ribben uitgeruste) halswervels met de ruggewervels, die aan een meer oorspronkelijken toestand der eerstgenoemde doet denken, wat opnieuw een voorbeeld geeft van terugkeer tot een vroegeren toestand (Atavisme). Bij de Slangen gaat deze uniformiteit der hals-, rugge-, lenden- en heiligbeenwervels gepaard met een aanzienlijke vermeerdering in aantal, wat wijst op het vermogen der metameren om zich in onderdelen te splitsen, dus op een herhaling van het vermenigvuldigingsverschijnsel. Iets dergelijks moet ook ten grondslag liggen aan de onderverdeling van elk der metameren van het achterlijf der rupsen in acht ringen, die ook in hun beharing en vlekken-tekening tot uiting komt.

Tot deze zelfde opmerkingen geeft de kleurentekening der achterlijfssegmenten van velerlei Insekten aanleiding, b.v. naast de rupsen en vlin-ders ook de wespen, vliegen, wantsen, kevers en glazemakers. Vooral de rugzijde der abdominaalsegmenten draagt een meer of minder gedifferentieerd patroon, en dit vertoont een duidelijk bipolair karakter, in zoverre als de schakering der kleuren langs den kopwaartsen rand verschilt van die langs den staartwaartsen. Aan de buikzijde zijn het de stippenparen op de pootloze segmenten, die op dezelfde plaatsen staan als de buikpoten op de wel van ledematen voorziene, en dus het bewijs leveren dat alle segmenten oorspronkelijk van een ledematenpaar voorzien waren, hetgeen door de ontwikkelingsgeschiedenis bevestigd wordt, aangezien bij tal van Insekten de embryonen op ieder metameer een potenpaar verkrijgen.

Bij Insekten treft ons nog een andere indeling van het lichaam, n.l. in kop, borststuk en achterlijf, en hetzelfde is het geval bij Spinnen (vooral Schorpioenen), Duizendpoten en Crustaceeën.

Op de tegenstelling tussen deze twee vormen van geleding heeft SIMROTH gewezen in zijn merkwaardig boek: *Die Entstehung der Landthiere*, en daarbij voorgeslagen om bij deze verdeling in drieën te spreken van macrosomieten, bij die in lichaamsringen van microsomieten. RAY LANKESTER, in zijn verhandeling *Limulus an Arachnid* heeft de termen Pro-, Meso- en Metasoma ingevoerd, omdat de benamingen Kop, Borststuk en Achterlijf bij toepassing op de Spinachtige Dieren tot misverstand aanleiding kunnen geven.

Maar waarop tot nu toe geen acht is geslagen, dat is het principiële onderscheid tussen beide vormen van indeling, naar mijn opvatting daarin bestaande, dat de mikrosegmentatie een voortplantingsverschijnsel is, terwijl de makrosegmentatie niet met vermenigvuldiging in verband staat. Beide

vormen van differentiatie zijn daarbij niet tot de klasse der Geleedpotige Dieren beperkt, maar komen door het gehele Dierenrijk voor, en kunnen ook in het Plantenrijk teruggevonden worden. Uitgaande van de onderstelling dat alle levende wezens oorspronkelijk bipolair en zygomorph georganiseerd zijn, dus een voor- en een achtereind, een rug- en een buikzijde, een rechts en een links bezitten, ziet men in dat de verdeling in pro-, meso- en metasoma niet anders is dan een verhoogde functionele differentiatie dezer drie lichaamsstreken, die van den aanvang af aan verschillende levensvoorwaarden moesten voldoen. Dat bij de naakte Amoeben de polariteit en de symmetrie schijnt te ontbreken, mag aan een terugwijken dezer eigenschappen worden toegeschreven; dat zij niet werkelijk afwezig zijn, blijkt zodra de naakte protoplasten zich met een pantser omgeven of zich gaan delen.

Deling is vermenigvuldiging: uit een enkelvoudig organisme ontstaan er twee of meer. Elke deling wordt ingeleid door een insnoering, die bij de dwarsdeling loodrecht op de lengte-as verloopt. Ter verklaring van andere deelrichtingen, zoals de overlangse, mag men aannemen, dat de polen van de kern zich verplaatsen kunnen. Maar de tegenstelling tussen kop- en staartpool moet zich altijd handhaven: isodiametrische rangschikking der bestanddelen, zoals bij de kristallen van het regulaire systeem, is bij het protoplasma niet mogelijk.

Niettegenstaande haar oorspronkelijkheid kan toch de tegenstelling tussen beide lichaamspolen zo gering zijn, dat er uiterlijk geen onderscheid te zien is. Dat is waarschijnlijk de reden, dat bij beschrijving en afbeelding van celketens zoals *Spirogyra*, van afgeronde organismen zoals vele stuifmeelkorrels, of van Flagellatenkolonies gelijk *Volvox* van de mogelijke aanwezigheid van polairen bouw geen gewag wordt gemaakt. Toch ben ik van mening dat deze bestaat, en door diepgaand onderzoek aangetoond zou kunnen worden. Bij *Volvox* is dit zelfs zonder meer duidelijk.

Dat ieder lid van een *Spirogyradraad* als een zelfstandig organisme mag beschouwd worden blijkt bij de bevruchting van elk hunner door een lid van een anderen draad. Dit leidt tot de vraag in hoeverre bij gesegmenteerde organismen van hogere differentiatie, de onderscheidene metameren zich nog als zelfstandige wezens kunnen doen gelden, zonder zich uit het complex los te maken. Bij de Lintwormen en de kiemstok der Salpen, waar deze loslating wel plaats vindt, baart de oorspronkelijke samenhang geen bezwaar, maar is deze ook veel minder innig dan bij die vormen van segmentatie, waarbij de aaneengeschakelde metameren een aanzienlijk deel hunner volledigheid en ingevolge daarvan hun zelfstandigheid, verloren hebben. Toch kan ook bij enkele dezer meer geconsolideerde organismen een willekeurig lid der segmentenketen zijn zelfstandigheid herreemen en aan zijn voorrand een kop gaan vormen, wat op den achterrand van het voorgaande segment in zoverre van invloed is, dat deze zich tot een staart-eind afsluit.

Deze kopvorming in de reeks der metameren kan zich zelfs herhalen,

zodat een keten van onderling samenhangende individuen, elk bestaande uit een zeker aantal metameren, ontstaat, die dan ten slotte van elkaar loslaten en dus zelfstandige vrijzwemmende wormen worden (Paloloworm). Dit vermogen om zich in stukken te verdelen, die een zelfstandig bestaan gaan voeren, is zelfs niet alleen aan gesegmenteerde organismen gebonden, maar komt eveneens bij ongelede wormen voor en kan daarbij kunstmatig door verwonding worden opgewekt (Planaria).

In een werkje van VITUS GRABER over Insecten, waarmee ik in 1875 kennis maakte, betoogt de schrijver dat de segmentatie dezer dieren een gevolg is van de ontwikkeling van het chitine-pantser, dat noodzakelijkerwijze in ringen moest verdeeld worden, die door dunne en plooibare huidstukken bleven samenhangen, om bewegelijkheid van het lichaam mogelijk te maken. In een recent handboek der Dierkunde (STEMPELL, Zoologie, 1935) wordt diezelfde verklaring van het ontstaan der metamerie gegeven. Maar als men zich aan de hand daarvan den gang van zaken tracht voor te stellen, is men gedwongen aan te nemen, dat de verstijving der chitine-bekleding reeds in segmentsgewijs-verdeelde opeenvolging plaats moest grijpen; met andere woorden dat het lichaam reeds in segmenten verdeeld was, voordat zich om ieder segment een verdikte ring vormde, wat betekent, dat de mechanische verklaring berust op verwarring van oorzaak met gevolg.

In tegenspraak met haar is ook het feit, dat verharding en verdikking van het chitine pantser meestal gepaard gaat met vermindering der bewegelijkheid van de segmenten ten opzichte van elkaar, zoals wij dit zien bij de vergroeiing van de drie delen van het borststuk der Insekten. Ook gaat die verklaring in 't geheel niet op bij de vraag hoe het komt dat de inwendige delen hun oorspronkelijken gesegmenteerden aanleg weer verliezen, zodat b.v. de nieren der Zoogdieren daarvan zo goed als niets meer vertonen. Als men zegt, dat zodanige vervormingen teweeggebracht worden enerzijds door obliteratie van een deel der segmenten, anderdeels door concentratie van de rest, wordt daarmee alleen de loop van het verschijnsel beschreven, zonder dat de oorzaak ervan wordt verklaard. Evenmin als voor andere levensverschijnselen geeft voor de segmentatie de aanduiding van een zuiver mechanische invloed een afdoende verklaring.

Leiden, Augustus 1949.

Summary.

In modern zoological textbooks several animal types, e.g. Molluscs, Brachiopods and even Tunicates are circumscribed as unsegmented, on account of the absence of definite external features of metameric division, though the investigation of their internal organisation procures proofs of the contrary.

Two kinds of segments may be distinguished, called macro- and micro-somites, according to the nomenclature of SIMROTH. The former stand in

connection to the composition of the body in three regions, which are best designated after RAY LANKESTER's proposition as pro-, meso- and metasoma. The latter on the contrary occur in the most varying number and in every degree of differentiation, from completely organised individuals to mere vestiges. The division into microsomes (metameres) may be considered as a form of propagation (multiplication) which in several falls is proved by their getting free from each other and behaving as separate individuals (Proglottids of Bandworms, Ascidiozooids of Pyrosoma, zooids of the stolon of Salpa, Ephyres of the Strobila of Jelly-fishes-fission of Chaetopods).

In ordinary segmentation which does not lead to isolation of the separate metameres, their independent character still shows itself in the Zygomorphic arrangement of their skinpattern.

Résumé.

En maintes traités de Zoologie les Mollusques et plusieurs autres types d'animaux, comme les Brachiopodes et même les Tuniciers, sont décrites comme non-articulé, à cause de l'absence de traces externes de division en segments.

L'étude de leur organisation interne et surtout de leur embryologie fait découvrir des restes indubitables d'une division en métamères. Deux formes de division se laissent distinguer, nommées macro- et microsomes d'après la proposition de SIMROTH. Les premiers ne sont autre que des parties différenciées des trois régions du corps de tout être vivant, des plantes aussi bien que des animaux. Ce sont les Pro-, Meso- et Metasoma selon la nomenclature de RAY LANKESTER. Les derniers au contraire, quoique aussi bien propres à tous les organismes, se rencontrent en nombre excessivement variable. En outre il peut exister une très-grande différence entre les segments d'un même organisme, surtout quand ils s'unissent par concrescence et forment des complexes, en perdant leur caractère d'individus indépendants. Le grade de leur développement peut monter jusqu'à la condition d'un organisme complet, ou bien se baisser jusqu'à devenir presque méconnaissable. Selon mon opinion cette division en microsomes (appelés aussi segments, métamères, annaux) doit être considérée comme une forme de propagation, c'est à dire comme une conséquence de la tendance de chaque organisme vivant à se multiplier. Exceptionnellement cette tendance est assez forte pour contraindre les membres de la chaîne de métamères à se détacher et commencer une vie indépendante, dans le plupart des cas ils restent en connection plus ou moins intime. Comme exemples d'isolation finale peuvent être citées les Proglottides des Cestodes, les Zooïdes du Stolon des Salpes les Ascidiozoïdes de Pyrosoma les Ephyres du Strobila des Méduses la reproduction asexuelle de différentes Vers annelides (Palolo). Le caractère polaire et bilatéral de chaque métamère se manifeste souvent dans le patron des couleurs du peau.

Zusammenfassung.

In vielen zoologischen Handbüchern werden Tiertypen wie Mollusken, Brachiopoden und selbst Tunicaten als ungegliedert gekennzeichnet, weil äussere Merkmale der Metamerie zu fehlen scheinen. Bei Untersuchung des inneren Baues und der Entwicklungsgeschichte lassen sich jedoch ihre Spuren nachweisen. Es giebt zwei Arten der Segmentation: die in Macro- und die in Microsomiten (nach SIMROTH's Nomenclatur). Die Macrogliederung beruht auf der Verteilung des Körpers in Vorder-, Mittel- und Hinterleib (Pro-, Meso- und Metasoma nach RAY LANKESTER). Diese war meiner Ansicht nach allen lebenden Geschöpfen vom Anfang an eigen. Die Micro-Einteilung dagegen, die eigentliche metamerische Verteilung in Segmente, kommt in den verschiedensten Zahlen vor, und daneben auf allen Stufen der Ausbildung der einzelnen Metamere, von derjenigen vollständiger Organismen bis zu fast unkenntlichen Spuren segmentaler Einteilung. Deshalb betrachte ich die Metamerie als eine Form der Fortpflanzung, wobei die endgültige Loslösung der einzelnen Abschnitte sich nur in einigen wenigen Fällen behauptet hat (Proglottiden der Bandwürmer, Ephyren der Quallen-Strobila, Zoöiden der Stolonbildenden Salpen, Actiniozoöiden der Pyrosomen, die Abschnitte des Palolowurmes und mehreren anderen Borstel-Würmer. Die zygomorphe Organisation der einzelnen Metamere verrät sich noch sehr oft in ihrer Farbensausstattung, die oft einen deutlichen bipolaren Character trägt.