

1425-10

t. d. sch.

3481

XXX<sup>e</sup> VLAAMSCH NATURE- EN GENEESKUNDIG CONGRES. LEUVEN 22-24 APRIL 1938.

---

**Eutolie,**

door Lucien A. P. DE CONINCK.

**Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek**  
**Institute for Marine Scientific Research**  
Prinses Elisabethlaan 69  
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

---

*(Overgedrukt uit het Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, XX, 1938, Congres-nummer, blz. 226-234).*

---

GENT

Uitgevers- en Boekdrukkershuis v/h Ad. Hoste, N. V.  
Galgenberg, 21-23.

1938

1875



## Eutelie,

door Lucien A. P. DE CONINCK.

Aan het verschijnsel der celconstantie, waarbij organismen of onderdeelen van organismen opgebouwd zijn uit een bepaald, meestal beperkt aantal cellen gaf MARTINI de naam « E u t e l i e ». In dien naam vertolkte hij zijne opvatting als zou dit verschijnsel voor bedoelde organismen het voordeel bijbrengen van een vlug bereiken van den eindvorm door practischer, eenvoudiger inrichting, gepaard met energie- en tijdsbesparing.

Atgezien van die teleologische beschouwingen van MARTINI is het verschijnsel der celconstantie belangwekkend door zijn voorkomen in zeer verschillende groepen, voor wat aangaat de celconstantie bij de opbouw van bepaalde organen of onderdeelen van organen bvb. de opbouw der ommatidiën bij insecten.

Van die partieele celconstantie, die het eerst schijnt op te treden bij zenuwstelsel en excretiestelsel, bestaan talrijke overgangen naar de volledige celconstantie zooals we die aantreffen bij bepaalde Nematoden, Rotatoriën, Acanthocephalen, e. a. waarbij die constantie zich uitstrekt niet alleen tot het aantal, maar zelfs tot de relatieve grootte, tot den vorm en tot de verdeeling der cellen. Gebrek aan regeneratievermogen gaat daarmede gepaard.

GOLDSCHMIDT en MARTINI waren het die op dit gebied als de baanbrekers mogen worden beschouwd, de eerste voornamelijk door zijne onderzoekingen over het zenuwstelsel van *Ascaris*, de tweede door zijne onderzoekingen op *Oxyuris curvula* (Nematodes), *Fritillaria pellucida* en *Oikopleura longicauda* (Urochordata appendicularia) en op *Hydatina senta* (Rotatoria) en door verschillende samenvattende artikelen op dit gebied.

Door verschillende auteurs werden deze baanbrekende werken nagevolgd en aangevuld, voor de Rotatoria voornamelijk door NACHTWEY, SEEHAUS, PETERS en HERMES, voor de Nematodes o. a. door B. G. en M. B. CHITWOOD.

Voor de ROTATORIA, waarvan het cellenaantal der onderzochte individuën schommelt om de 900, kwamen MARTINI en de andere onderzoekers tot het besluit dat alle of bijna alle samenstellende deelen van het lichaam gekenmerkt zijn door strenge celconstantie en dat elke kern op de hem aangewezen plaats ligt en elke cel haar typische vorm heeft, en bouw en functie. Verwante soorten, met hetzelfde of bijna hetzelfde cellenaantal wijken enkel van elkander af door de verschillende vorm van homologe cellen.

GOLDSCHMIDT was het die het eerst bij de Nematodes (*Ascaris*) in de slokdarmring (zenuwcentrum) 162 gangliencellen

vond, noch één meer noch één minder. Die constantie strekte zich verder uit tot de relatieve grootte en tot de celvorm. Daarna volgde het onderzoek van MARTINI op *Oxyuris curvula* waarbij eene verregaande constantie van het cellenaantal van alle organen en weefsels werd vastgesteld, waaraan alleen het middendarm-epitheel, het syncytiale lichaams-epitheel en de gonaden, door hun groot cellenaantal schijnen te ontsnappen, althans bij de volwassen dieren, want bij de larven bestaan ook deze drie deelen uit een constant aantal cellen: in totaal voor het geheele larvale lichaam 478 cellen, dat is : het resultaat van negen opeenvolgende klievingen waarvan een of meer celgroepen (o. a. de gonaden) zich vroegtijdig onthielden.

B. G. CHITWOOD en M. B. CHITWOOD wijdden verschillende publicaties aan de structuur van den slokdarm van vertegenwoordigers der verschillende systematische groepen en vonden elke soort gekenmerkt door een beperkt en bepaald aantal en eene bepaalde verspreiding van de kernen der spier-, zenuw- en klierelementen die de slokdarm opbouwen.

MARTINI onderzocht ook typen van **Urochordata appendicularia** (= **Tunicata Copelata**), namelijk *Oikopleura longicauda* en *Fritillaria pellucida* waarbij ook hier voor talrijke organen eutelie werd vastgesteld.

Eutelie is bij de **Gastrotricha** nog niet aan een nauwkeurig onderzoek onderworpen geweest. Daartoe is het beschikbare materiaal slecht geeigend. De meest primitieve Gastrotricha, namelijk de *Macrodasyoidea* bestaan niettegenstaande hunne kleine lichaamsvorm uit een groot aantal uiterst kleine cellen, wat voor eene studie over aantal en verspreiding der cellen niet bevorderlijk is. De *Chaetonotoidea* daarentegen leenen zich daartoe gemakkelijker door geringer aantal en grootere afmetingen der cellen. Daarbij werd door DE BEAUCHAMP vastgesteld dat in drie verschillende familiën het aantal darmcellen 30-32 bedraagt, terwijl ook in andere organen de kernen duidelijk symmetrisch verdeeld liggen, hetgeen voor eene verregaande constantie spreekt.

Bij de **Acanthocephala** stelde VAN CLEAVE in het geslacht *Eorhynchus* eene verregaande celconstantie vast in bijna alle deelen van het lichaam die met dat doel konden worden onderzocht.

Volgende tafel geeft de resultaten weer van VAN CLEAVE.

Orgaan of weesel	EORHYNCHUS				
	gracili- sentis	longirostris	emydis	cylindratus	tenellus
Subcuticula	6	6	6	6	6
Kernring aan slurfeinde	12				
Eindorgaan van slurf	5	5	4	4	4
Lemnisci	3	3	3	3	3
Haak-retractoren	4		4	4	4
Wand der slurfscheede	6	2 + ?	6	6	6
Slurf-instulpinsspier	4	4	4	4	4
Refractoren v. dorsaal	2	2	2	2	2
slurfscheede ventraal	2	2	2	2	2
Cementklier	8	16	8	8	8
Cirrus	4				
Vas deferens	2				
Spierzak	2 + 2				
♂ achtereinde : Inge- [stulpt deel	15				
Vagina	8	8	8	8	8
Uterus	2	2	2	2	2
Vaginaal sphincter	2	2	2		2
Selectie-apparaat	8 +	?	12		12
Steunspieren id.	2	2	2		2
Vulva : ligament	2				
Hersenganglion	108?		94?		
Genitaal »	18				
Lichaamspieren	30				

Niet alleen is het aantal cellen constant bij alle individuen eener bepaalde soort, maar zooals uit de tabel blijkt kunnen ook verschillende soorten hetzelfde cellenaantal bezitten.

De groep der **Archiannelida** is een verzamelgroep die onderling sterk verschillende vormen vereenigt. WOLTERECK kon bij de jonge larve van *Polygordius* (verwant met de polychaete Chaetopoda) alle cellen bepalen naar plaats en aantal, terwijl REISINGER getroffen werd door de opvallende regelmatigheid der epitheelcellen, der cellen van het zenuwstelsel en van de slokdarmmuskulatuur bij *Parergodrilus heideri*, een vorm die verwantschap vertoont met de streng celconstante Rotatoria.

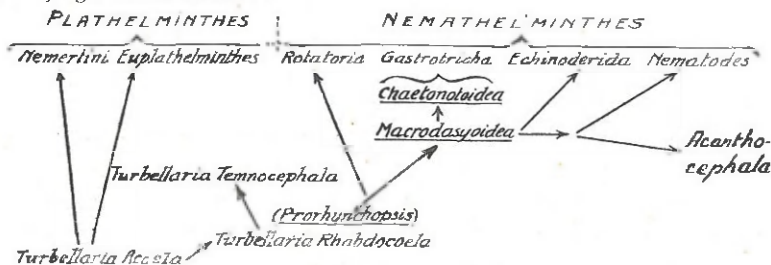
Ook de **Tardigrada** zijn dieren wier organen waarschijnlijk bestaan uit een bij elke soort nauwkeurig bepaald aantal cellen. De slokdarm bestaat bij *Macrobotus hufelandi* volgens BAUMANN uit 30 cellen, waarvan 6 epitheelcellen, 15 spiercellen en 3 + 6 cellen wier functie nog niet met zekerheid werd uitgemaakt. Bij *Echiniscus* is het aantal cellen in de slokdarm even groot als bij *Macrobotus*. Bij *Milnesium* echter blijkt dat aantal merklijk grooter te zijn.

Bij de HIRUDINEA was het APATHY (Mitt. Zool. Stat. Neapel, 1897) die het eerst de standvastigheid aantoonde van aantal, vorm en ligging van een groot deel der gangliencellen. SUKAT-SCHOFF (ibid., 20) wees op de stereotypie der 8 groote speekselkliercellen terwijl onlangs PREU, na onderzoekingen over de kernvormen en over de afmetingen van spiercellen en hunne kernen bij verschillend groote individuen van *Glossiphonia complanata* L. tot het besluit kwam dat bij deze soort de zeer aanmerkelijke groei van het spierstelsel, dat een belangrijk deel uitmaakt van de totale lichaamsmassa, vanaf het jonge, slechts weinige dagen oude, tot het volwassen en geslachtsrijpe individu, niet te wijten is aan celdeling maar aan celvergrooting.

Ook de **Turbellaria Temnocephala**, parasitaire zoetwater-vormen die nauw verwant zijn met de **Turbellaria Rhabdocoela**, blijken gekenmerkt te zijn door celconstantie. Inderdaad heeft MERTON (cf. MARTINI 1924) gezien dat bij *Temnocephala rouxii* de parenchymcellen, de nephridiaalcellen, de zenuwvezels, enz. niet alleen nauwkeurig symmetrisch geordend zijn maar ook bij de verschillende individuen op bepaalde plaatsen terug te vinden zijn.

Onbetwistbare gegevens over celconstantie bij andere Turbellariën zijn niet aanwezig, maar wel kan men tot mindere of meerdere celconstantie besluiten bij de **Turbellaria Rhabdocoela** (onderorde **Lecithophora**) op grond van regeneratie-proeven bij deze dieren. Inderdaad beperken de reparatie-verschijnselen bij deze groep zich tot het heelen der wonde door materiaalverschuiving, zonder dat de verloren gegane deelen hersteld worden zooals dat bij de andere Turbellariën gebeurt, met uitzondering van enkele vormen der **Acoela** die eveneens weinig of niet regenereren.

Belangwekkend is het hierbij vast te stellen dat de **Turbellaria Acoela** kunnen worden beschouwd als een groep van waaruit zich verschillende andere groepen zouden ontwikkeld hebben volgens een schema dat ik ontleen aan REISINGER en er eenigszins gewijzigd aldus uitziet :



Behalve bij de **Echinoderida** waar celconstantie nog niet werd vastgesteld, zijn alle **Nemathelminthes** (s. l.) gekenmerkt door een sterk uitgesproken celconstantie die reeds zou wortelen bij

die *Turbellaria Acoela* die alover de *Turbellaria Rhabdocoela* aanleiding zouden gegeven hebben tot de geheele groep.

Partieele celconstantie, bij andere groepen, is wellicht meer verspreid dan tot nog toe aangegeven omdat over het algemeen geen aandacht werd geschonken aan het verschijnsel.

MARTINI vermeldt het bij bepaalde zintuigen van *Trematoda*, bij de smaakcellen van *Salpa (Thaliacea)*, bij de speekselklieren van verschillende insecten, bij de opbouw der ommatidiën (2 pigmentcellen, 4 kristalkegelcellen en 7 tot 8 lichtgevoelige cellen), bij bouw, aantal en verspreiding der haren bij insecten. Vooral het zenuwstelsel vertoont neiging tot eutelie en ook bij de mensch zijn er aanwijzingen voor te vinden : het orgaan van CORTI, het eigenlijke gehoorzintuig, met zijn ingewikkeld steunapparaat, is daar gewis een voorbeeld van.

Reeds zeer vroeg werd er een parallelisme ontdekt tusschen het verschijnsel van eutelie en het ontbreken van regeneratievermogen. Theoretisch is het natuurlijk heel wel mogelijk dat celconstante dieren in hun lichaam een groep onontwikkelde, onnipotente cellen bezitten, ofwel dat de eenmaal gedifferentieerde cellen, in geval van nood zich zouden dedifferentieeren om dan opnieuw te differentieeren in verschillende richtingen al naar gelang de noodwendigheden, m. a. w. eene spiercel of een darmcel zou opnieuw door dedifferentiatie onnipotent worden en zenuwcel, epitheliaalcel worden, of gelijk wat anders.

KORSCHULT blijkt overtuigd te zijn van de mogelijkheid eener dergelijke dedifferentiatie gepaard gaande met herwinnen der onnipotentie in mindere of meerdere mate.

De voorbeelden die hij daarvan geeft, zooals regeneratie tot een geheel individu van *Hydra*-tentakels, van kleine stukken van polypen, planariën, anneliden, ascidiën, enz. zijn echter allerminst overtuigend, want zij bewijzen geenszins dat de effectieve dedifferentiatie gevolgd wordt door herdifferentiatie, noch het ontbreken van een of meer embryonaal gebleven onnipotente cellen. Inderdaad kunnen de gedifferentieerde cellen heel goed door een klein groepje embryonale cellen gebruikt worden als voedselvoorraad voor het nieuw op te bouwen individu.

Theoretisch is het natuurlijk van zeer groot belang daarover nauwkeurig ingelicht te zijn, want eene dedifferentiatie met daaropvolgende herdifferentiatie, hoezeer theoretisch ook mogelijk, is in tegenspraak met een beginsel dat in de vergelijkende ontleedkunde en in de paleontologie gekend is als de regel der irreversibiliteit of de regel van DOLLO betreffende de organen, welk beginsel ook toepasselijk kan worden geacht op de constitueerende deelen dier organen, t. t. z. de gedifferentieerde cellen.



Wat er ook van zij : geen organisme dat gekenmerkt is door verregaande celconstantie is in staat al was het maar één verloren gegane cel te regenereren. Hoogstens kan eene eenvoudige wonde geheeld worden zonder dat het verlorene deel, zelfs al is het maar een kernloos celstuk, terug aangroeit.

Celconstantie brengt dus geen oplossing aan bovenstaand probleem, maar dit is op zichzelf belangrijk genoeg om in dit verband de aandacht erop te vestigen.

Voor wat de feiten betreft : BAUMANN geeft aan dat Tardigrada niet in staat zijn de geringste weefselverwonding te herstellen.

De Rhabdocoele turbellariën, die door de verdeeling en het aantal hunner cellen eutelie laten vermoeden, regenereren niet (zie hoger).

Uit eigen ervaring weten wij dat bij de Nematoden soms individuën voorkomen, van soorten die gekenmerkt zijn door een lange staart, waarbij min of meer groote stukken van die staart zijn afgebroken. Wel kan de wonde geheeld worden, maar niets van het verlorene regenerereert.

Bij de Hirudinea werd een herstellingsvermogen vastgesteld dat voornamelijk berust op verschuivingen en verplaatsingen van celgroepen of -individuën. Zulke verschuivingen kunnen leiden tot volledige wondheeling, maar nooit werd tot nu toe eene regeneratie van ringen waargenomen, ook niet bij de jongste stadia.

PREU heeft zijne aandacht geschonken aan dit probleem en telde de celdeelingsfiguren in de reparatie-zone en in de rest van het lichaam bij geopereerde, twee dagen oude individuën van *Glossiphonia complanata*. Aldus verkreeg hij de volgende tabel :

Volgnummer van dier	Ouderdom	Mitosen in het geheele dier	Mitosen in de reparatiezone
1	5 dagen	616	92
2	5 »	550	58
5	9 »	333	37
7	12 »	111	11
9	15 »	18	0
14	18 »	10	0

Deze tabel toont aan dat het aantal der celdeelingen in de verwondingszone in den loop van enkele dagen met het ouder worden der dieren in dezelfde mate afneemt als in de rest van het lichaam. Daaruit trekt PREU wellicht terecht het besluit dat de celdeelingen die bij de slechts 5 tot 12 dagen oude dieren in de reparatie-zone gevonden werden niet te beschouwen zijn als het gevolg der verwonding en dus ook niet als het gevolg eener regeneratie door cel-

deeling, maar wel moeten beschouwd worden als normale celdeelingen der embryonale ontwikkeling of organogenese in een weefsel dat bij deze jonge wormpjes, op het oogenblik der operatie, nog niet was uitgedifferentieerd.

Bij de Hirudinea is er dus geen regeneratie van verloren gegane deelen. De reparatie verschijnselen bij de zeer jong geopereerde wormpjes beperken zich tot celverschuivingen en tot gebruik van het nog niet uitgedifferentieerde materiaal.

Celconstantie schijnt dus tot nu toe regeneratie uit te sluiten.

Door verschillende auteurs werd eutelie ten onrechte in verband gebracht met verschijnselen als neotenie en paedogenesis, vooral bij gelegenheid van phylogenetische beschouwingen. Dat ligt ten eerste aan een verkeerde interpretatie van het begrip « neotenie » dat in wezen te wijten is aan een hormonale deficiëntie, te weten eene bepaalde atrophie van de schildklier, ten tweede aan het ontbreken eener voldoende verklaring voor het begrip eutelie.

Ook MARTINI was het reeds opgevallen dat typisch celconstante dieren alle gekenmerkt waren door eene streng gedetermineerde ontwikkeling. Maar voor het verschijnsel der partieele celconstantie, ook bij vormen zonder mozaïek-ontwikkeling, wist hij geen verklaring te vinden.

Maar ongeveer terzelfdertijd ontwikkelde WEISS zijne beschouwingen over de ontwikkeling, waarin hij zich keerde tegen het bijna klassieke onderscheid tusschen mozaïek- en regulatie-ontwikkeling of tusschen gedetermineerde en ongedetermineerde ontwikkeling. Daarin toonde hij aan hoe verschillende factoren de ontwikkeling beïnvloeden, namelijk een min of meer snel uiteenvallen der potenties, een vroeger of later klievingsbegin, een tragere of vluggere klievingssnelheid. Dit zijn drie veranderlijke factoren die door hunne samenwerking het ontwikkelingstype kenmerken, en door hunne wisselwerking alle overgangen kunnen te voorschijn roepen tusschen extreme mozaïek- en typische regulatie-ontwikkeling.

Het is duidelijk dat celconstantie te wijten is aan een zeer vlug uiteenvallen van alle verschillende potenties in het ongekliefde of zich reeds klievende ei. Als zoodanig zijn celconstante dieren het produkt van eene extreme mozaïek-ontwikkeling.

Maar evenals tusschen extreme mozaïek- en typische regulatie-ontwikkeling alle mogelijke overgangen bestaan, zoo bestaan ook talrijke overgangen tusschen extreme celconstantie en inconstantie.

*Laboratorium voor Zoologie, Afd.  
Systematiek en Vergelijkende Anatomie (Bestuurder : Prof. Dr. P.  
VAN OYE). Universiteit te Gent.*

## SUMMARY.

Eutely is the name given to the phenomenon of cell constancy by MARTINI. This cell constancy affects either the whole organism or only certain organs. From this partial eutely, which is widespread in the animal kingdom, especially in parts of the nervous system, all possible transitions lead to the typical eutelic forms such as wheel-animalcules, nematodes, acanthocephala, a. o. where this constancy governs not only the number, but also the relative size, form and distribution of cells. Loss of regenerating power is coupled with cell constancy. By several authors eutely was wrongly identified with neoteny and paedogenesis, especially in phylogenetical discussions, whereas neoteny is the result of hormonal deficiency, while eutely is the result of the very rapid segregation of all potencies in the egg. Eutelic animals develop after the mosaic-type, but just as all possible transitions exist between mosaic and regulative development, so exist also numerous transitions between extreme cell constancy and inconstancy.

## VOORNAAMSTE BIBLIOGRAPHIE.

- BAUMANN, H., 1920. — *Mitteilungen zur feineren Bau der Tardigraden*, Zool. Anz., 52 : 56-66, 5 Abb.
- CHITWOOD B. G. & CHITWOOD M. B., 1934-1937. — *The histology of nemic esophagi I-VIII*, Ztschr. f. Zellforschung & mikroskop. Anat., 22 & JI. Wash. Acad. Sciences, 24-27.
- DE CONINCK, L., 1933. — *Neotenie*, Botanisch Jaarboek, 24 : 27-29.
- GOLDSCHMIDT, R., 1908-1910. — *Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalcephala*, I, Ztschr. f. wissenschaft. Zool., 90 : 73-136, 22 Abb. & 3 Taf.; II, Ibidem, 92 : 306-357, 21 Abb. & 3 Taf.; III, Festschr. Richard Hertwigs, 2 : 253-354, 29 Abb. & 7 Taf.
- HERMES Gertrud, 1932. — *Studien über die Konstanz histologischer Elemente IV. Die Männchen von Hydatina senta EHRENBERG, Rhinops vitrea HUDSON und Asplanchna priodonta GOSSE*, Ztschr. f. wissenschaft. Zool. 141 : 581-725, 52 Abb.
- KORSCHULT, E. — *Regeneration*, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2<sup>e</sup> Aufl., 8 : 269-306, 44 Abb.
- MARTINI, E., 1909-1912. — *Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Oikopleura longicauda*, Ztschr. f. wissenschaft. Zool. 92; II. *Fritillaria pellucida*, Ibidem, 94; III. *Hydatina senta*, Ibidem. 102 : 425-645, 24 Abb. & 10 Taf.
- MARTINI, E. 1923. — *Die Zellkonstanz und ihre Beziehungen zu anderen zoologischen Vorwürfen*, Ztschr. f. Anat. & Entwicklungsgesch., 70 : 179-259.
- NACHTWEY, R., 1925. — *Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von Asplanchna priodonta GOSSE*, Ztschr. f. wissenschaft. Zool., 126 : 239-492, 43 Abb. & 9 Taf.

- PETERS, Fr., 1931. — *Untersuchungen über Anatomie und Zellkonstanz von Synchaeta (S. grimpei REMANE, S. baltica EHRENBERG, S. tavina HOOD und S. triophthalma LAUTERBORN). Ein Beitrag zur Frage der Artunterschiede bei konstantzelligen Tieren*, Ibid. 139 : 1-119, 69 Abb.
- PREU, Theo, 1935. — *Untersuchungen zur Frage der Zellkonstanz bei den Rüsselegeln*, Ibid., 146 : 517-546, 12 Abb.
- REISINGER, E., 1925. — *Ein landbewohnender Archannelide (zugleich ein Beitrag zur Systematik der Archanneliden)*, Ztschr. f. Morphol. & Oekol. d. Tiere, 3 : 197-254.
- REISINGER, E., 1925. — *Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Vermes Amara*, in W. Kükenthal & Th. Krumbach : Hdbuch d. Zool., 2, 1<sup>o</sup> H. : (1) 19-33.
- SEEHAUS, W., 1930. — *Zur Morphologie der Rädertiergattung Testudinella BORY DE ST. VINCENT (=Pterodina EHRENBERG)*, Ztschr. f. wissenschaft. Zool., 137 : 175-273, 81 Abb.
- VAN CLEAVE, H. J., 1914. — *Studies on cell constancy in the Genus Eorhynchus*, Jl. of Morphol., 25 : 253-299, 46 Fig.
- WEISS, P., 1930. — *Entwicklungsphysiologie der Tiere*, Wissensch. Forschungsber., XXII : I-IX & 1-138, Steinkopff, Dresden.
-



