



Over den bouw en de beweging der ureteres

<https://hdl.handle.net/1874/267295>

5

OVER
DEN BOUW EN DE BEWEGING
DER
URETERES.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT,
NA MACTHIGING VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS
DR. J. J. VAN OOSTERZEE,
GEWOON HOOGLEERAAR IN DE GODGELEERDHEID,
MET TOESTEMMING VAN DEN ACADEMISCHEN SENAAAT

EN
VOLGENS BESLUIT DER GENEESKUNDIGE FACULTEIT,
TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

Doctor in de Geneeskunde,
AAN DE HOOGESCHOOL TE UTRECHT.

Op Donderdag den 18 Maart 1869, des namiddags ten 5 $\frac{1}{2}$ ure,

TE VERDEDIGEN

DOOR

MARI JAN BOUVIN,

Geboren te Oosterland, bij Zierikzee.



UTRECHT,
J. L. BEIJERS.

—
1869.

WILHELMUS VAN DER WOUDE

VERBODEN TOEGANG

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

TOEGANG VERBODEN

WILHELMUS VAN DER WOUDE



AAN

MIJNE DIERBARE OUDERS.

Bij het verlaten der Hoogeschool gevoel ik behoefte, mijne erkentelijkheid te betuigen aan mijne hooggeschatte Leermeesters voor het onderricht, dat ik tijdens mijn verblijf alhier heb mogen ontvangen.

In 't bijzonder breng ik U mijnen dank, Hooggeleerde Donders, geachte Promotor, van wien het voorstel uitging, om het hier volgende onderzoek tot het onderwerp van mijne dissertatie te maken. Nooit kan ik U genoeg dankbaar blijven voor uwe uitstekende lessen over physiologie en ophthalmologie, waardoor voor mij de liefde voor deze vakken zoo zeer werd opgewekt. Dat zij de grondslag mogen blijven voor mijne medische ontwikkeling, is mijn vurige wensch.

Het microscopisch onderzoek, zoowel als de physiologische experimenten, in dit proefschrift bevat, werden verricht in het Physiologisch Laboratorium dezer Hoogeschool. Zij geschieden onder de leiding van Dr. Engelmann, die ook bij de vervaardiging van dit

proefschrift mij welwillend behulpzaam was. Aan zijne uitstekende leiding dank ik voornamelijk de resultaten, waartoe wij ten slotte gekomen zijn; zonder zijne hulp had ik mij niet kunnen voorstellen, de taak, die ik op mij genomen had, te volbrengen. Aanvaard dan, hooggeachte Engelmänn, mijnen dank voor de hulp, mij in alles wat dit onderzoek betreft verleend. Waren de uren van ons samenzijn voor mij zoovele nuttige leeruren, zij zullen ook blijvend de aangename herinnering nalaten aan de recht hartelijke wijze, waarop gij steeds bereid waart, de resultaten van de wetenschap, waaraan gij U met zoo veel liefde hebt toegewijd, mij mede te deelen.

De tijd, gedurende welken ik als uw assistent, Hooggeleerde Halbertsma, werkzaam was, stelde mij in staat, mij meer bijzonder op de gynaccologie toe te leggen. Ik stel de gelegenheid, mij door U aangeboden, op hoogen prijs, en niet minder de genegenheid, die gij mij steeds betoond hebt: bij voortduring beveel ik mij in uwe welwillende vriendschap aan.

I N L E I D I N G.

In het volgende onderzoek deelen wij eenige waarnemingen mede over den bouw en de beweging der ureteren. Ons doel was voornamelijk, de peristaltische beweging der ureteren en de voorwaarden, waaronder deze tot stand komt, nauwkeuriger te leeren kennen, dan het tot nu toe geschied is, om zoo mogelijk, in verband met een anatomisch onderzoek der ureteren, tot eene verklaring van dit verschijnsel te geraken.

De meening, dat alle peristaltische beweging tot stand komt onder medewerking van gangliëncellen, heeft zich in den laatsten tijd meer en meer bevestigd. Het is bekend, welken steun deze meening in de anatomische ontdekkingen van Remak, Meissner, Auerbach, Manz en anderen gevonden heeft. Uit deze ontdekkingen toch scheen met groote waarschijnlijkheid te volgen, dat in ieder orgaan, waaraan men peristaltische bewegingen waarneemt, een eigen centraal zenuwstelsel voorkomt. Niets was natuurlijker, dan dat men het eigenaardige physiologische verschijnsel in verband bracht met de eigenaardige inrichting, die het anatomisch onderzoek had aan het licht gebracht. De vraag nu, of voor het tot stand komen van de peristaltische beweging de medewerking van gangliëncellen een vereischte is, was ook het uitgangspunt van ons onderzoek. Voor de oplossing

van deze vraag meenen wij in den ureter een geschikt orgaan te vinden; door de resultaten van ons onderzoek hopen wij aan te toonen, dat wij in onze verwachtingen niet teleurgesteld zijn.

Inderdaad is de ureter van het konijn, die wij bijna uitsluitend voor ons onderzoek gebruikten, om verschillende redenen, zoowel voor het anatomisch als voor het physiologisch onderzoek bijzonder geschikt. Wij behoeven slechts de voordeelen in herinnering te brengen, welke de geïsoleerde vrije ligging, de groote lengte, in verband met de geringe dikte van de wanden en het gunstig verloop der bloedvaten en zenuwen van den ureter ons aanbieden. En wat hem voor physiologische experimenten zoo uitstekend geschikt maakt, berust: 1° niet alleen op de vrije ligging, die de onmiddellijke waarneming van eene reeks van verschijnselen zonder ingrijpende operatiën mogelijk maakt, maar 2° ook op de gemakkelijheid, waarmede men hem ter lengte van verschillende centimeters isoleren kan, zonder belangrijke storing der circulatie; 3° op de gemakkelijke wijze, waarop men den toevoer van het bloed veranderen of geheel beletten en den invloed van zenuwen onmogelijk maken kan; en 4° (in strijd met de vroegere bewering van Weber) op de uitstekende wijze, waarop men de prikkelbaarheid gedurende langen tijd kan onderhouden.

Al deze voordeelen heeft men echter alleen bij magere konijnen; bij goed gevoede konijnen is de ureter met eene dikke vetlaag omgeven, afkomstig van het vetweefsel, dat in de adventitia en het omliggende bindweefsel is opgehoopt. Deze omhulling met vet maakt het anatomisch onderzoek niet alleen bijzonder moeielijk, maar is ook bij de physiologische experimenten zeer hinderlijk, daar men zeer dikwijls door het omliggende vetweefsel den

ureter zelf bijna niet zien kan en dan met mes en pincet de laag vetweefsel er af moet prepareren: al hetwelk een nadeeligen invloed op de prikkelbaarheid uitoefent. Dit was de reden, waarom wij alleen magere konijnen gebruikt hebben; door konijnen 2 à 3 dagen te laten hongeren of althans zeer weinig voedsel te geven, konden wij gemakkelijk ons doel bereiken.

Ons onderzoek bestaat uit een anatomisch en physiologisch gedeelte. Het anatomisch gedeelte laten wij voorafgaan, omdat daarin een aantal der gewichtigste feiten verzameld zijn, wier kennis in het physiologisch gedeelte van groot belang is. Immers, zij zijn ook de basis geweest, waarop vele onzer proeven berusten.

HOOFDSTUK I.

Anatomisch Onderzoek.

De anatomie van den ureter is tot nu toe zeer stiefmoederlijk behandeld geworden. Door Meyer 1), Tourtual 2), Krause 3), Kölliker 4), Tobien 5),

1) De musculis in ductibus efferentibus glandularum. Berolini 1837.

2) Müller's Archiv. 1840. S. 162.

3) Handbuch der menschlichen Anatomie. 1841. S. 657.

4) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoölogie 1848. S. 63. Kölliker. Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln.

5) Tobien. De glandularum ductibus efferentibus, ratione im primis habita telae muscularis. Dorpat. 1853.

is sinds langen tijd vastgesteld dat de ureter eene buis is, in wier wanden gladde spiervezelen voorkomen. Nog vroegere onderzoekingen hadden dit reeds waarschijnlijk gemaakt. In de nieuwere leerboeken 1) van anatomie en histiologie worden in den ureter drie lagen onderscheiden: 1° een binnenste slijmvlies met laagsgewijs epithelium, 2° een middenste spierlaag, die uit inwendige overlansche en buitenste circulair verloopende spiervezelen bestaat, waarbij in het benedenste gedeelte nog overlans verloopende vezelen komen, en 3° een buitenste bindweefsellaag, waarin de groote bloedvaten en zenuwen. Deze opgaven hebben bijna alle betrekking tot den ureter van den mensch en geven geene beschrijving van den fijneren bouw. Ook is er, wat voor ons onderzoek van groote beteekenis is, niet gelet op het fijnere verloop der zenuwvezelen, het voorkomen van gangliëncellen enz. Belangrijk voor ons onderzoek schijnt alleen een stuk van Manz 2), waarvan wij tot ons leedwezen het oorspronkelijke niet konden verkrijgen en waarvan wij alleen uit Henle und Pfeuffers Jahresbericht van 1858 eene mededeeling kunnen doen. In den ureter van vogelen vond Manz zenuwtakjes met kleine verdikkingen, die gangliën bevatten; door deze zenuwtakjes wordt een net om den ureter gevormd. Aan de meeste gangliëncellen was slechts één uitlooper te zien; er komen echter ook bipolaire voor. Deze netten van zenuwvezelen behooren altijd aan de adventitia en loopen niet in de

-
- 1) Kölliker. Gewebelehre. Fünfte Auflage. S. 50.
 Freij. Histiologie. Zweite Auflage. S. 587.
 Hessling. Gewebelehre. S. 322.
 Henle. Eingeweidelehre S. 321.
- 2) Berichte d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg. 1857. S. 163.
 Manz. Ueber die Ganglien der Ausführungsgänge der Vogel.

muscularis. In de uitloozingsbuizen der zoogdieren had Manz vergeefs naar gangliën gezocht.

Bij deze gebrekkige kennis scheen het noodig, den ureter aan een nauwkeurig anatomisch onderzoek te onderwerpen, vooral wat het verloop der zenuwen betreft. Wij hebben het verricht in 't bijzonder, met het oog op de vraag, die het uitgangspunt van ons onderzoek was en deelen de resultaten hiervan in de volgende bladzijden mede.

De vorm van den ureter blijkt uit Fig. I. Zij is eene lange cylindrische buis, van gemiddeld 2 mm. middellijn, die boven als eene onmiddellijke voortzetting van het trechtervormige nierbekken ontstaat en beneden den blaaswand doorboort. Waar de ureter uit het nierbekken ontspringt, is de middellijn (zonder de adventitia) het kleinst, nl. 1 mm.; wij willen deze plaats den *isthmus* noemen. Hierop volgt eene spoelvormige aanzwelling, wier grootste middellijn, $1\frac{1}{2}$ mm., op ongeveer 12 mm. afstand van den isthmus ligt en dien wij *bulbus* willen noemen. De bulbus zet zich naar beneden allengs zonder scherpe grens in het lichaam van den ureter voort. Tot aan de blaas blijft dan de diameter tamelijk constant, ongeveer $1\frac{1}{3}$ mm. De lengte van den rechter ureter van den isthmus tot aan de blaas bedraagt bij volwassene konijnen ongeveer 14 cm., die van den linker ureter ongeveer 11 cm. Omtrent den loop en de ligging der ureteren bij het konijn, zie: Krause, Anatomie des Kaninchens. S. 166.

Aan den ureter onderscheiden wij vier lagen:

- a. een buitenste bindweefsellaag, tunica adventitia.
- b. een middenste spierlaag, tunica muscularis, en
- c. een inwendig slijmvlies, bekleed met
- d. een laagsgewijs epithelium.

De *tunica adventitia*, wier dikte in het grootste gedeelte van den ureter $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ mm. bedraagt, verbreedt zich boven aan den bulbus, waar zij vooral aan den rechter ureter, tot 2 mm. dik kan worden en gaat aan den isthmus zonder scherpe grens in het losse bindweefsel van den hilus renis over. Zij hangt op deze wijze met het losse bindweefsel samen, dat de buitenvlakte van het nierbekken bekleedt. Beneden aan de blaas verdikt zij zich aanzienlijk en gaat allengs in de losse bindweefselmassa, die hier de blaas bekleedt, over; zij zet zich echter ook als dunne laag op den ureter voort, waar deze den spierwand van de blaas doorboort.

De adventitia bestaat op alle plaatsen van den ureter uit een los fibillair bindweefsel, waarin slechts weinige elastieke vezelen liggen. De laatste komen echter aan den bulbus in een grootere hoeveelheid voor en bereiken daar eene aanzienlijke dikte. Beneden aan het blaaseinde vindt men in de adventitia vele spierbundels, die met de spierlaag der blaas samenhangen. Waar de ureter in de blaaswand ligt, vormen ze een net in de adventitia van den ureter, dat echter niet met de spierlaag van den ureter samenhangt. Naar boven verlengen zij zich in allengs smaller wordende bundels, die op hoogstens 1 cm. afstand van de blaas, meestal vroeger, in pezen van elastieke vezelen plegen overtegaan. De elastieke vezelen ontspringen vooral aan het scherpe uiteinde der spierbundels, ten deele aan de oppervlakte er van, ten deele ook tusschen de enkele spiervezelen en zetten zich aanvankelijk nog tot bundels vereenigd, naar boven eenige mm. ver in de adventitia van den ureter voort, waar zij allengs in het bindweefsel uitloopen. Behalve elastieke vezelen vindt men vooral in de buitenste lagen der adventitia van den ureter groote lang-

werpige groepen van vetcellen. Bij magere konijnen bevatten de vetcellen nagenoeg geen vetdruppels meer, daarentegen een korrelig, soms geelachtig gekleurd protoplasma met duidelijke kern: zij zijn dan ronde cellen van ongeveer 0.02—0.05 mm. middellijn, door tamelijk breede tusschenruimten van elkander gescheiden. Aan den bulbus liggen zij soms in zoo groote hoeveelheid, dat het, zelfs wanneer zij geen vetdruppels bevatten, moeielijk kan zijn, het verloop der zenuwen nauwkeurig na te gaan 1).

In de adventitia verlopen de grootere bloedvaten en zenuwen van den ureter. Wij komen op deze later terug.

De *spierlaag* is in het lichaam van den ureter ongeveer 0.06—0.08 mm. dik, aan den bulbus en isthmus nog een weinig dikker. Zij zet zich hier onmiddellijk voort in de circa 0.15—0.20 mm. dikke spierlaag van het nierbekken en eindigt, terwijl zij langzamerhand dunner wordt, in de 6 of 8 toppen van het nierbekken, die zich in de corticale stof van de nier voortzetten (zie Fig. 1). In het lichaam van den ureter en het grootste gedeelte van den bulbus bestaat zij uit twee lagen, eene binnenste dunnere overlansche, en eene buitenste dikkere circulaire laag (zie Fig. 2). Waar de bulbus in den isthmus overgaat is het verloop der spiervezelen meer onregelmatig en zijn de twee lagen niet zoo scherp van elkander gescheiden. In plaats van circulair verloopende spiervezelen

1) Wij kunnen de adventitia van den ureter en vooral het losse bindweefsel in den bulbus renis niet genoeg voor het onderzoek der vetcellen en der veranderingen, die zij bij vermagering ondergaan, aanbevelen. Ook het bindweefsel van den bulbus renis, dat ten minste bij jonge konijnen groote overeenkomst met het geleachtig bindweefsel vertoont, niet minder dan de bloedvaten, die zich in dit bindweefsel vertakken, zijn de moeite van een nader onderzoek dubbel waard.

treft men hier spierbundels aan, die op de meest verschillende wijze dooreengekruist en soms door dunne lagen van bindweefsel omgeven zijn. Uit de inwendige overlansche spiervezellaag dringen kleine spierbundels in schuinsche richting in de uitwendige spierlaag in. De buitenste spierbundels der circulaire laag nemen bij den overgang in het nierbekken eene overlansche richting aan, en zetten zich als eene dunne laag over het geheele nierbekken voort, terwijl de overige tamelijk plotseling een circulair verloop verkrijgen en verder de hoofdmassa van het nierbekken vormen. Er bestaat intusschen in het nierbekken geen scherpe grens tusschen de buitenste overlansche en de circulaire laag; want op sommige plaatsen dringen er overlansche spierbundels in de circulaire laag; zij verloop hier echter vlak aan de buitenvlakte der laatste. Van de binnenste overlansche spierlaag, die nog in het onderste gedeelte van den bulbus een samenhangend vlies vormt, zetten zich slechts enkele (circa 6 à 10 bundels) op het nierbekken voort. Zij eindigen, steeds smaller wordende, met tamelijk scherpe uiteinden nog in het onderste gedeelte van het nierbekken, op de binnenvlakte der circulaire laag.

Aan het blaaseinde van den ureter vindt men, evenals in het lichaam, eene binnenste overlansche spiervezellaag en eene uitwendige circulaire, langs wier buitenvlakte de boven beschrevene overlansche spierbundels verloop, die uit de spierlaag der blaas ontspringen. Reeds vóór de plaats, waar de ureter de blaas doorboort, ziet men spierbundels uit de binnenste overlansche laag in de circulaire laag treden en hier in overlansche richting verder verloop. Op sommige plaatsen der peripherie schijnt deze circulaire laag dan door eene tusschenliggende overlansche laag in twee lagen gesplitst.

In het benedenste gedeelte van den ureter, dat in de blaaswand ligt besloten, wordt de grens tusschen de overlangsche en circulaire laag nog veel minder duidelijk en is de richting der vezelen nog onregelmatiger. De meeste loopen schuins tot de lengterichting van den ureter, niet weinige bundels ook van binnen naar buiten of omgekeerd.

Over den bouw van de afzonderlijke spiervezelen van den ureter kunnen wij slechts weinig mededeelen: zij verschillen in geen opzicht van de gewone onwillekeurige spiervezelen, zooals men ze b. v. in de blaas vindt. Wij willen hier echter op één punt opmerkzaam maken, wat physiologisch van belang is, de wijze namelijk, waarop de spiervezelen onder elkander verbonden zijn. Hetgeen wij hier willen opmerken, geldt niet alleen van den ureter van het konijn, maar geldt in het algemeen van de gladde spiervezelen van alle organen.

Wanneer men een verschen ureter of een versch stuk blaas of eene arteriewand (b. v. van een konijn of van een kikvorsch) in eene indifferente vloeistof (b. v. keukenzout van 0.75%) in physiologisch verschen toestand onderzoekt, dan is men niet in staat, de grenzen tusschen de spiervezelen, met andere woorden, de enkele spiervezelen afzonderlijk waar te nemen; in het begin vertoont zich het spiervlies zelfs bij zeer sterke vergrotingen als eene homogene, zeer doorschijnende massa, waarin bij goede verlichting de kernen als zeer bleeke, langwerpige, elliptisch begrensde lichaampjes te zien zijn. De inhoud der kernen is tevens volkomen doorschijnend en bevat soms één of weinig sterker lichtbrekende korreltjes. In de schijnbaar homogene massa, waarin de kernen liggen, zijn dikwijls, soms in groote hoeveelheid, soms in hoogst gering aantal, kleine sterk lichtbrekende vetkogeltjes van

0.0001—0.002 mm. en meer middellijn verspreid; soms ontbreken deze kogeltjes echter ook geheel en al. Na eenigen tijd, bij de blaas van den kikvorsch soms na een half uur of nog later, komen tusschen de kernen, wier omtrekken tevens duidelijker worden, onmeetbaar fijne strepen te voorschijn, die over het algemeen parallel aan de lengteas der kernen verloop. Zij worden allengs duidelijker, schijnen ook breeder te worden en vormen ten slotte een net met smalle, langwerpige mazen: het zijn de grenzen tusschen de afzonderlijke spiervezelen. In ieder dier langwerpige mazen ligt één kern. Door vele reagentia, b. v. sterk verdund azijnzuur, zoutzuur van 0.01 %, sterk verdunde soda of potassa, verdwijnen de grenzen tusschen de spiervezelen weder, terwijl de massa, waarin de kernen liggen, opzwellt en doorschijnender wordt. Door geen middel is men in staat een vlies om de spiervezelen aan te toonen.

Het microscopisch onderzoek van volkomen versche vliezen leert dus, dat er in normalen toestand geen merkbare tusschenruimten maar een volkomen contact tusschen alle spiervezelen bestaat. Dit schijnt ten minste te gelden voor alle spiervezelen, die tot ééne, hetzij circulaire of overlangsche laag behooren. Wij durven niet met zekerheid te zeggen, of dit ook het geval is dáár waar de overlangsche en dwarse spiervezelen van den ureter aan elkander grenzen. Toch schijnt ook hier, zooals het onderzoek van dwarse doorsneden leert, contact tusschen de vezelen te bestaan, die slechts zelden en alleen over een zeer kleine uitgestrektheid door bloedvaten, zenuwen of eene dunne bindweefsellaag wordt afgebroken. Iedere spierlaag vormt dus in verschen toestand als het ware ééne homogene massa met kernen, die zich nog niet in afzonderlijke vezelen gesplitst heeft. Wij komen later op de

beteekenis hiervan voor onze verklaring van de peristaltische beweging terug.

Omtrent het verloop der zenuwen en bloedvaten in de spierlaag, zie later.

Het slijmvlies bestaat in den geheelen ureter, van den isthmus tot aan de blaas, uit eene bindweefsellaag van gemiddeld 0.06 mm. dikte en is bekleed met een laagsgewijs epithelium van ongeveer dezelfde afmeting. De bindweefsellaag wordt gevormd door een los fibrillair bindweefsel, welks vezelen in overlangsche richting verlooppen. In dit bindweefsel vindt men talrijke bindweefsellichaampjes, die ééne ovale kern van ongeveer 0.015 mm. bevatten en door lange vertakte uitloopers (meestal twee tot vijf in aantal) uitmunten. Dikwijls schijnen er anastomosen tusschen de vertakkingen van de verschillende bindweefsellichaampjes voor te komen. Hier en daar vindt men enkele zeer dunne, weinig of niet vertakte elastieke vezelen; op de meeste plaatsen echter ontbreken zij. Waar de ureter in het nierbekken overgaat, wordt de bindweefsellaag van het slijmvlies vrij plotseling dunner en is reeds op 1 à 2 mm. afstand van den isthmus bijna volkomen tot ongeveer een zesde gedeelte van hare oorspronkelijke dikte gereduceerd. Over het geheele nierbekken vormt het slijmvlies dan eene hoogstens 0.01 mm. dikke laag, tusschen spiervlies en epithelium gelegen. Aan het blaas-einde van den ureter zet het zich zonder essentiële veranderingen te ondergaan in het slijmvlies der blaas voort.

Het *epithelium* van den ureter bestaat over het algemeen uit 5 á 6 lagen boven elkander gelegene cellen. In verschen toestand zijn de cellen tamelijk doorschijnend, ongekleurd, in dikkere lagen zwak geelachtig. De vorm en grootte der cellen is zeer verschillend: de meest oppervlakkige laag bestaat uit groote kubische of meer platte

cellen van 0.06—0.1 mm. longte. Aan de ondervlakte bezitten zij constant verscheidene instulpingen (soms 8 à 10 in aantal) waarin de daaronder liggende cellen ingeschoven zijn. Haar-protoplasma is aan de oppervlakte tot een soort van vlies verdikt, dat echter in verdunde alkaliën gemakkelijk oplost. Binnen de cel is het protoplasma zeer doorschijnend en bevat behalve enkele korreltjes, die eveneens grootendeels in alkaliën oplosbaar zijn, één of meer kernen. In de grootere cellen vindt men niet zelden 4 of 5 kernen, elliptische blaasjes van 0.01—0.013 mm. lengte, die één of meerdere kernlichaampjes bevatten. Ook cellen met twee of drie kernen zijn niet zeldzaam. In de tweede en de daarop volgende lagen van het epithelium hebben de cellen óf een meer rondachtigen óf een meer cilindrischen vorm. Dikwijls is het bovineinde verdikt en ligt dan in de instulping der bovenste platte cellen, terwijl naar beneden toe de cellen in een langen cilindrischen of platten uitlooper zich voortzetten, die soms met eene kleine verbreeding op het bindweefsel van het slijmvlies vastzit. Met de verschillende vormen van cellen, die men hier vindt, zullen wij ons niet langer bezig houden: zij komen in het algemeen overeen met die vormen, die door vroegere onderzoekers 1) bij den mensch en andere zoogdieren zijn beschreven. Het protoplasma zelf is over het algemeen vrij van grootere korreltjes en bevat bijna altijd maar één enkele kern. De benedenste cellen zitten ten deele op het bindweefsel van het slijmvlies vast, ten deele op de wanden der haarvaten, die hier tot in het epithelium verlopen. Er schijnt geen verschil te bestaan

1) Burckhardt, das Epithelium der ableitenden Harnwege, in Virchow's Archiv. Bd. XVII. 1859. S. 94. Linck, ueber das Epithel der harnleitenden Wege, in Reichert en Du Bois' Archiv. 1864. S. 137.

tusschen de cellen welke onmiddellijk op de bloedvaten zitten en diegene, wier basis het bindweefsel vormt.

De *bloedvaten* treden slechts op twee plaatsen in den ureter van het konijn, namelijk boven aan den hilus van de nier en beneden aan den overgang in de blaas. Deze inrichting is van het grootste praktische belang voor physiologische proeven, omdat zij veroorlooft den ureter bijna in de geheele lengte (10—12 cm.) los te praepareeren, zonder dat de circulatie daarin eenigzins gestoord wordt. Boven krijgt de ureter een arterie, *arteria ureterica superior s. descendens*, die uit eene der vertakkingen van de *arteria renalis* in den hilus renis ontspringt. Aan het blaaseinde ontvangt hij een eigen tak van de *arteria vesicalis superior*, die wij *arteria ureterica inferior s. ascendens* willen noemen. De laatste is over het algemeen sterker dan de eerste en gemiddeld 0.2 mm. dik. Beide treden, de *superior* ongeveer aan het benedenste gedeelte van den bulbus, de *inferior* op weinig mm. afstand van den overgang van den ureter in de blaas, in de adventitia. De *ureterica superior* geeft naar boven één of meer takken af, die langs den bulbus en den isthmus in de adventitia tot op het nierbekken verloop; naar beneden zet zij zich onder herhaalde verdeling op het lichaam van den ureter voort en ontmoet hier de arteriële takken, die van beneden uit de *arteria ureterica inferior* komen. Karakteristiek is het, dat alle grootere bloedvaten in de adventitia van den ureter eene nagenoeg overlangsehe richting hebben en soms een groot gedeelte doorloopen zonder takken af te geven.

Zeer merkwaardig is het verder verloop van de bloedvaten. Er treden namelijk uit die arteriële stammetjes van de adventitia op vele plaatsen kleinere arteriën naar binnen, doorboren in schuinse, dikwijls ook nagenoeg

loodrechte richting de tunica muscularis en de bindweefsellaag van het slijmvlies, om zich aan de oppervlakte van de laatste, in het niveau van de onderste laag van epithelium-cellen in een rijk capillairnet op te lossen. In hun verloop van de adventitia tot in de benedenste laag van het epithelium geven deze *arteriolae perforantes* slechts weinige en dunne takjes af, die ten deele in de spierlaag, ten deele en vooral in de benedenste bindweefsellaagen der mucosa zich verspreiden. Veel rijker echter dan het capillairnet in de spierlaag en in de bindweefsellaag van het slijmvlies, is het net van haarvaten, dat aan de oppervlakte van het slijmvlies als onmiddellijke voortzetting der arteriolae perforantes ontstaat. Deze laatste, die reeds in hun verloop door de mucosa meer het karakter van dikke haarvaten hebben aangenomen, lossen zich, onmiddellijk, nadat zij het bindweefsel doorboord hebben en aan zijne oppervlakte gekomen zijn in een net van haarvaten op, die deels tusschen, deels onder de diepste lagen van epitheliumcellen verlopen en nergens, hetgeen opmerkelijk is, door een laag bindweefsel van de epitheliumcellen gescheiden zijn. De epitheliumcellen zitten onmiddellijk op de vaatwanden (zie Fig. 3). De mazen van dit subepitheliale capillairnet zijn veelhoekig, in het nierbekken en in den ureter iets langwerpig, gemiddeld 0.1—0.2 mm. lang en 0.05—0.1 mm. breed; bij den overgang van den ureter in de blaas worden zij korter, liggen echter ook hier in het niveau der benedenste epitheliumcellen, dus *op*, niet *in* het bindweefsel van het slijmvlies 1). De dikte

1) Dit is ten minste in de nabijheid der ostia ureterum, ongeveer tot op 1 cm. afstand van deze, het geval. Of het ook voor het overige slijmvlies der blaas geldt, hebben wij niet onderzocht.

der haarvaten van het subepitheliale net bedraagt in den ureter en het nierbekken 0.01—0.15 mm. De bouw der vaatwanden toont niets eigenaardigs; trouwens wij hebben hieromtrent ook geene nauwkeurige onderzoekingen gedaan. Uit het subepitheliale capillairnet ontstaan kleine venae, die in dezelfde richting als de arteriolae perforantes naar buiten in de adventitia treden en hier in de grootere venae overgaan, die in het verder verloop de arteriae der adventitia vergezellen en ten slotte aan het nier- en blaaseinde den ureter verlaten.

Het voorkomen van een capillairnet in de benedenste laag van het epithelium van den ureter is in meer dan een opzicht merkwaardig. Zoover wij weten is het geval éénig in zijn soort; want overal vinden wij de meest oppervlakkige haarvaten *in* het bindweefsel van huid of slijmvliezen gelegen, nog door eene meer of min dikke laag van bindweefsel van de benedenste epitheliumcellen gescheiden. Wanneer wij afzien van de eigenaardige inrichting in de longblaasjes, in de capsulae Bowmanni der nier en in de lever, dan zien wij nergens bloedvaten in contact met epitheliumcellen. Voorts is het eigenaardige verloop der bloedvaten in nierbekken, ureter en blaas voor de pathologie niet zonder belang; immers de oppervlakkige ligging der bloedvaten in deze deelen moet zeer gemakkelijk aanleiding geven tot bloeding uit het slijmvlies. Bijna door iedere mechanische belediging, waardoor het zoo teedere epithelium van het slijmvlies wordt afgescheurd, zullen ook capillaria worden opengereten en dien ten gevolge hierdoor het bloed bijna zonder weerstand in de holten van nierbekken, ureter of blaas zich uitstorten. Inderdaad, wij hebben bij onze proeven dikwijls gelegenheid gehad te constateeren, hoe kleine beledigingen reeds voldoende zijn, om nierbekken en ureter met bloed te

vullen. Knijpt men b. v. den ureter met een pincet, dan vult zich bijna onmiddellijk daarna het lumen der buis van de geknepene plaats uit, met bloed. De met de pincet uitgeoefende drukking kan zoo zwak geweest zijn, dat de contractiliteit der gekneusde spierlaag niet vernietigd is, maar peristaltische contractiegolven zich door de gekneusde plaats heen vermogen voort te planten; bij iedere golf wordt het bloed dan naar de blaas gedreven, alwaar het zich ophoopt. Hebben er daarentegen geene peristaltische bewegingen meer plaats, dan stolt het bloed na eenigen tijd in het lumen van den ureter en dit stolsel kan dan als eene vele centimeters lange roode draad uit den ureter worden getrokken. Hoe gemakkelijk zullen niet scherpe concrementen, op hun doortocht van de nier naar de blaas, het epithelium kwetsen en de bloedvaten over groote uitgestrektheid openrijten, vooral wanneer men in aanmerking neemt, dat zij door iedere peristaltische contractie, waarbij het lumen van den ureter gesloten wordt, diep in het epithelium worden gedrukt. Zelfs bij den doortocht van zeer kleine concrementen moet op deze wijze al gemakkelijk bloeding ontstaan. Ingeval de ligging der haarvaten in de urinewegen van den mensch, die wij niet onderzocht hebben, dezelfde is als bij het konijn, dan zou dit over menig geval van haematurie licht kunnen verspreiden.

Zenuwen. Belangrijker dan het onderzoek der bloedvaten, was, vooral voor het physiologisch vraagpunt, dat wij hier wilden behandelen, het onderzoek der zenuwen, en wij waren zeer benieuwd, of er, zooals volgens de tegenwoordige opvatting van het ontstaan der peristaltische bewegingen te verwachten was, ook in den ureter gangliëncellen zouden gevonden worden. Van de uitkomsten, die het microscopisch onderzoek naar de uitbreiding der ze-

nuwen opleverde, hing het verder verloop van ons onderzoek af en werden de proeven grootendeels bepaald, die wij moesten nemen. De gunstige eigenschappen van den ureter, vooral de geringe dikte en groote doorschijnendheid van zijne wanden, waarop wij reeds in de inleiding de aandacht gevestigd hebben, deden ons met grond verwachten, de vraag naar het al of niet voorkomen van gangliëncellen in den ureter met volkomene zekerheid te kunnen beslissen. In de volgende regelen deelen wij mede, hetgeen wij over het verloop der zenuwen hebben vastgesteld.

Op nagenoeg dezelfde plaatsen als de bloedvaten begeven ook de zenuwen zich naar den ureter, n. l. boven aan den hilus renis en beneden aan het blaaseinde. Uit den plexus renalis, die tusschen de arteria en vena renalis gelegen is, begeven zich twee zenuwstammen uit den hilus renis in de adventitia van den ureter. Zij bereiken den ureter ongeveer aan den isthmus of aan het bovenste gedeelte van den bulbus, om zich gedeeltelijk aan de buitenvlakte der spierlaag van het nierbekken uit te breiden, voornamelijk echter zich naar beneden toe langs den ureter voort te zetten, waar zij in de adventitia een plexus met zeer talrijke langwerpige mazen vormen. Deze plexus gaat onmiddellijk in een soortgelijken plexus over, die de voortzetting is der dikkere zenuwstammen, welke aan den overgang van den ureter in de blaas uit de daar gelegene sympathische plexus in de adventitia van den ureter treden. Wij willen het samenhangende net van zenuwbundels, dat op deze wijze den ureter in zijne geheele lengte omspint, *hoofdplexus* noemen. De dikte der zenuwstammen, die in den hilus renis op den ureter overgaan, bedraagt hoogstens 0.1 mm.; die aan de blaas zijn meestal de helft dikker. Al spoedig lossen zij zich in de dunnere takken van den hoofdplexus op. De dikte der

zenuwbundeltjes, die de takken van den plexus vormen verschilt ongeveer van 0.01—0.05 mm. Meestal echter kan men in den plexus, op beide zijden van den ureter, een langs de grootste arterie van deze zijde verloopenden dikkeren zenuwbundel onderscheiden, als hoofdzakelijke voortzetting der zenuwstammen, die aan de blaas of de nier in de adventitia treden. Deze dikkere zenuwstammen beschrijven meestal gedurende hun verloop langs den ureter eene langgewondene spiraal, waarbij zij langzamerhand onder herhaalde vertakking smaller worden. In het midden der lengte van den ureter zijn daarom de bundels, die den hoofdplexus der adventitia vormen, het kleinst in omvang en vindt men er geene zenuwstammen van 0.1 mm. meer. Reeds de groote zenuwstammen en verder bijna alle takken van den plexus uretericus bestaan voor het grootste gedeelte uit dunne, bleeke zenuwvezelen; er treden echter ook in de groote zenuwstammen enkele dikke donkergerande zenuwvezelen in, die na korter of langer verloop door de mazen van den plexus hare mergscheede verliezen, soms echter ook, zooals wij aanstonds nader zullen zien, nog met hare mergscheede bekleed, de tunica muscularis doorboren. Vóórdat wij echter het verdere verloop der zenuwen beschrijven, die uit den hoofdplexus ontspringen, moeten wij nog vermelden, hetgeen onze onderzoekingen omtrent het voorkomen van gangliëncellen in deze plexus opgeleverd hebben.

Wij kunnen in deze mededeeling kort zijn, daar er gevonden werd, dat in verreweg het grootste gedeelte van den hoofdplexus geene gangliëncellen voorkomen. Van den hilus renis tot 3 à 4 cm. van de blaas bestaat de plexus uitsluitend uit zenuwvezelen en ontbreken zenuwcellen geheel en al. Ook in de zenuwstammen, die zich aan de buitenvlakte

der spierlaag van het nierbekken vertakken en als voortzetting van den hoofdplexus te beschouwen zijn, hebben wij geen gangliëncellen kunnen ontdekken. In de omgeving van het nierbekken ontbreken ze echter niet geheel: soms vindt men namelijk in de dikkere zenuwbundels, die als voortzetting van den plexus renalis met de vertakkingen der arteria en vena renalis in de nier treden, enkele (2 à 3) gangliëncellen. Hare grootte bedroeg ongeveer 0.05 mm.; zij bevatten ééne ronde kern met één kernlichaampje. Omtrent het getal en den oorsprong van hare uitloopers konden wij intusschen niets met zekerheid bepalen. Wij hebben echter ook deze gangliëncellen dikwijls gemist. Constant vindt men daarentegen gangliëncellen in het onderste gedeelte van den ureter, van ongeveer 3 cm. boven de blaas tot aan den overgang van den ureter in deze laatste, en wel in des te grootere hoeveelheid, hoe dichter men tot de blaas nadert. In het losse bindweefsel, dat den ureter omgeeft, waar hij in den blaaswand overgaat, ligt een groote sympathische zenuwplexus, waarin talrijke groepen van gangliën verspreid zijn. De grootste dezer groepen bestaan uit 300 en meer gangliëncellen, andere ongeveer uit 20 à 50, en de kleinste uit een nog geringer aantal. Dergelijke groepen van gangliëncellen vindt men ook in die grootere zenuwstammen van den hoofdplexus, die van hier uit langs den ureter naar boven verlopen. In de kleinere takken van den plexus der adventitia ontbreken zij geheel. Dicht aan de blaas vindt men in den hoofdplexus groepen van 20 à 30 cellen; verder naar boven ontmoet men dan nog enkele kleine groepen van 5 tot 10 cellen, en op 2 à 3 cm. afstand eindelijk vindt men meestal nog ééne enkele of eene groep van 2 à 3 zenuwcellen in het verloop der dikkere zenuwstammen ingeschoven. Op 4, hoogstens 5

cm. afstand van de blaas zal men te vergeefs naar gangliëncellen in den zenuwplexus der adventitia zoeken. De gangliëncellen der zenuwplexus aan het onderste gedeelte van den ureter zijn rond of ellipsoidisch, van 0.05—0.1 mm. gemiddelde lengte. De kleinere bevatten ééne kern van circa 0.02 mm. middellijn, in welks centrum één groot kernlichaampje ligt. De grootere cellen bevatten dikwijls 2 kernen, wier bouw en grootte met die der kleine cellen overeenkomen. Het protoplasma der gangliëncellen is zeer fijnkorrelig, ligt geelachtig gekleurd. Meestal schijnen de cellen slechts één pool te hebben, waar zenuwvezelen uit ontspringen. Omtrent het aantal en de bijzonderheden dezer zenuwvezelen hebben wij geen nader onderzoek gedaan. Echter gelooven wij, dat het juist ook hier niet moeielijk zal zijn, omtrent den samenhang der zenuwvezelen met gangliëncellen tot een goed resultaat te komen. Wie zenuwvezelen van warmbloedige dieren in betrekking tot deze vraag wil onderzoeken, zal zeker niet gemakkelijk een beter weefsel kunnen vinden, dan het losse bindweefsel, dat met zijne talrijke microscopische ganglia den ureter bij zijn overgang in de blaas omgeeft.

De hoofdplexus van de adventitia is de bron, waaruit alle zenuwen voor het slijmvlies en voor de spierlaag van den ureter ontspringen. Op talrijke plaatsen toch treden uit dezen plexus kleine bundeltjes van bleeke zenuwvezelen schuins, soms ook loodrecht naar binnen in de spierlaag, geven enkele takken aan deze af en dringen tot in het bindweefsel van het slijmvlies. Ook dikke donkergerande zenuwvezelen ziet men vooral in het bovenste en benedenste gedeelte van den ureter en in het nierbekken in de spierlaag treden en, na al of niet takken aan deze te hebben afgegeven, zich in het bindweefsel van het slijm-

vlies verspreiden, waarin zij aan de vorming van den zenuwplexus deelnemen. Zij loopen óf alléén, óf zijn vergezeld van eenige weinige bleeke zenuwvezelen. De plexus in het slijmvlies heeft zeer wijde mazen; zijne takken zijn dun (hoogstens 0.005 mm.) en loopen meestal met zwakke ombuiging een halve mm. en verder zonder zich te verdeelen. De knopen van het zenuwnet liggen dus zeer ver uit elkander. Nergens vindt men in deze plexus gangliëncellen of aanzwellingen, die op ganglia gelijken. De eenige vormbestanddeelen, die in het verloop der zenuwvezelen voorkomen, zijn ellipsoïdische kernen van circa 0.01 mm. lengte. Zij liggen op groote en tamelijk regelmatige afstanden van elkander, soms aan de knooppunten van den plexus. Uit den plexus, die vooral in de diopere lagen van het slijmvlies, dus vlak aan de binnenvlakte der spierlaag zich uitbreidt, ontspringen zenuwtakjes (van ongeveer 0.001—0.003 mm. dikte), die na korter of langer verloop aan de oppervlakte van het bindweefsel treden, waar ze hoogstwaarschijnlijk in het epithelium van het slijmvlies zich vertakken; hun verder verloop hebben wij hier echter niet onderzocht. Andere dunne takjes van den zenuwplexus schijnen in het bindweefsel van het slijmvlies te eindigen, terwijl zij allengs smaller worden.

Omtrent het verloop en *de eindiging der zenuwvezelen in de spierlaag* van den ureter had Dr. Engelmann de goedheid mij het volgende mede te deelen. Behalve van die zenuwbundels, welke uit den hoofdplexus naar het slijmvlies treden, begeven zich ook dunne zenuwtakjes direct uit de hoofdplexus der adventitia in de muscularis om hier te eindigen. Meestal zijn het dunne bundeltjes,

die uit slechts weinig bleeke zenuwvezelen bestaan; soms echter ziet men ook ééne enkele donkergerande zenuwvezel direct uit den hoofdplexus in de spierlaag treden, waar zij, na zich ééns of tweemalen verdeeld te hebben, hare mergscheede verliest en verder als dunnere bleeke zenuwvezel verloopt. Niet zelden vormen zij in de spierlaag anastomosen; een eigenlijke plexus schijnt echter niet tot stand te komen. De dikte der in de muscularis verloopende bleeke zenuwbundeltjes bedraagt zelden meer dan 0.005 mm., meestal minder (0.0005—0.002). De richting, waarin zij verlopen is zeer verschillend, meestal schuins aan de lengterichting van den ureter. Sommige hebben echter een dwars of overlangsche verloop en volgen dan vooral de richting der spiervezelen tusschen welke zij liggen. — Door verdeling en zijdelingsche vertakking ontstaan uit de genoemde zenuwbundeltjes nog fijnere (niet varikeuse) vezelen (0.0001—0.00015 mm.) die na een kort verloop, bijv. van 0.1 m.m., — waarbij zij meestal een of twee keeren zich verdeelen, — tamelijk plotseling tusschen de spiervezelen schijnen te eindigen. Een samenhang tusschen de spierkernen en zenuwvezelen bestaat niet. In het verloop der intramusculaire zenuwuitbreiding vindt men op matigen afstand van elkander ronde of ellipsoidische kernen van ongeveer 0.01 mm. lengte. Zij schijnen tegen het einde der zenuwvezelen talrijker te worden, ontbreken echter bijna altijd aan de fijnste terminale vezelen. Nooit zijn zij door protoplasma omgeven. Zenuwcellen komen in de muscularis niet voor; ook tusschen de circulaire en overlangsche spierlaag is geen spoor van ganglia te ontdekken.

Er moet met nadruk op gewezen worden, dat het aantal zenuweindigingen aanmerkelijk kleiner is dan het aantal spiervezelen; naar eene schatting durven wij met

zekerheid te beweren, dat er op 25, misschien zelfs op 50 en meer spiervezelen slechts een enkele zenuweindiging voorkomt. Het aantal spiervezelen in een ureter van 10 cm. lengte, bedraagt ongeveer 500.000; het aantal bleeke en donkergerande zenuwvezelen, die in de groote stammen van den ureter treden om daarin te eindigen, bedraagt voorzeker minder dan 250. Nemen wij aan, dat hiervan 50 vezelen voor het slijmvlies bestemd zijn, — welk aantal zeker nog betrekkelijk veel te gering is — dan blijven voor 500.000 spiervezelen slechts 200 zenuwvezelen over; dus voor iedere zenuwvezel 2500 spiervezelen. Op grond van ons onderzoek meenen wij te mogen aannemen, dat iedere zenuwvezel in niet meer (hoogst waarschijnlijk in minder) dan 100 terminale takken uitloopt. Zoo komen wij krachtens deze zoo ongunstig mogelijke cijfers, tot het resultaat, dat er op 25 spiervezelen maar een enkele zenuweindiging zou voorkomen. In volkomen overeenstemming met deze schatting is het ons gebleken, dat op vele plaatsen over eene groote uitgebreidheid, bij 't gebruik der beste methoden, noch zenuweindigingen noch ook zenuwvezelen, in het algemeen in de spierlaag zijn aan te toonen. Opmerkelijk is het, dat op andere plaatsen tamelijk veel zenuweindigingen dicht bij elkander voorkomen.

De uitkomst, dat er veel minder zenuweindigingen dan spiervezelen zijn, is, evenals onze beschouwing over den aard dier zenuweindiging, in volkomen tegenspraak met de opgaven van twee onderzoekers uit den laatsten tijd, Frankenhäuser 1) en Arnold 2). Immers

1) Frankenhäuser. Die Nerven der Gebärmutter und ihre Endigung in den glatten Muskelfasern. 1867. Jenaische Zeitschrift. Bd. I. 1864.

2) Arnold. Das Gewebe der organischen Muskeln. Leipzig. Wilh. Engelmann. 1869.

volgens Frankenhäuser zouden de fijnste zenuwvezelen in de kernlichaampjes der spiervezelen eindigen en volgens Arnold vormen de terminale takken der zenuwvezelen een buitengewoon kleinmazig en fijn net, welks knooppunten de kernlichaampjes der spierkernen en kleine tusschen de spiervezelen voorkomende korreltjes zijn. Het kwam ons hoogst onwaarschijnlijk voor, dat de zenuw-eindiging in de gladde spiervezelen van den ureter zoozeer zou verschillen van de eindiging in andere organische spiervezelen, b. v. die van de blaas. Bij de groote beteekenis der vraag voor de verklaring der eigenaardige levensverschijnselen der onwillekeurige spiervezelen, gevoelden wij ons genoodzaakt, ook andere spiervliezen als den ureter aan een microscopisch onderzoek te onderwerpen, waarvan wij hier in 't kort de resultaten mededeelen.

't Was niet te ontkennen, dat de muscularis van den ureter juist voor het oplossen van deze quaëstie een minder geschikt voorwerp was. Wij verkozen daarom de blaas van den kikvorsch, die alle voordeelen van ons onderzoek in zich vereenigt, en wel des te meer, omdat de resultaten van Arnold vooral aan dit orgaan verkregen en hieraan, volgens de door hem gegeven beschrijving en afbeelding, gemakkelijk te bevestigen zijn. Tot ons leedwezen kunnen wij deze bevestiging in geen deele geven, — bijna alle opgaven van Arnold moeten wij voor onjuist verklaren. Wij hebben dezelfde methoden aangewend, die hij bij zijne onderzoekingen bezigde en toch zijn wij in bijna alle essentiële vraagstukken tot volkomen afwijkende en wel tot dezelfde resultaten gekomen, die Klebs 1) reeds vroeger door middel van andere methoden verkregen had. Wilden wij eene beschrijving van de uitbrei-

1) Klebs, die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchow's Archiv. 1865. Bd. XXXII. S. 168.

ding en eindiging der zenuwen in de blaas van den kikvorsch geven, dan zouden wij slechts kunnen herhalen, wat reeds in het uitstekende onderzoek van Klebs is medegedeeld. In het kort willen wij slechts de redenen opgeven, waarom wij de resultaten van Arnold voor onjuist moeten verklaren.

Wij hebben niets kunnen ontdekken van het fijnmazige net van zenuwvezelen, dat volgens Arnold de kernlichaampjes en de tusschen de spiervezelen liggende korreltjes vereenigt 1). Het kon zijn, dat in onze praeparaten (die volgens de methode van Arnold door inwerking van azijnzuur, of van azijnzuur en chroomzuur vervaardigd waren) door onbekende oorzaken juist die fijne takjes, welke het net vormen, waren verdwenen. De dikte dezer takjes bedraagt volgens Arnold 0.00015—0.0002 mm., — in onze praeparaten waren de laatste uitloopers der zenuwvezelen hoogstens 0.0001 mm. dik; zij hingen niet met de kernlichaampjes en ook niet met de korreltjes tusschen de spiervezelen samen, wel echter kon men hun samenhang met dikkere zenuwvezelen gemakkelijk aantoonen. Zouden nu de dikkere takken van het net van Arnold opgelost zijn, terwijl onze zoo veel dunnere in goeden staat gebleven waren? Wij gelooven zulks niet. Maar het kon zijn, dat Arnold niet nauwkeurig gemeten had, dat de takjes van zijn net inderdaad veel dunner waren dan hij beschrijft en afbeeldt. Onze fijnste terminaalvezelen moesten zich dan in dit net voortzetten en onze optische hulpmiddelen te onvolkomen geweest zijn, om deze voortzetting nog waar te nemen. Voor deze onderstelling hebben wij echter geene redenen; met de uitnemende ver-

1) l. c. p. 9.

grooting (immersie-stelsel N^o. 10 van Hartnack), die wij bezigden, zouden wij zonder twijfel ook nog voortzettingen van onze terminaal-vezelen hebben kunnen zien, wier dikte aanzienlijk minder was dan 0.0001 mm. Want dáár, waar onze vezelen schenen te eindigen, waren zij nog niet zoo dun, dat zij door weinig smaller te worden zich aan onze waarneming zouden hebben onttrokken. Zij eindigen veeleer tamelijk plotseling en soms, wij kunnen het niet ontveinzen, zoo vlak aan de spierkernen, dat het zeer goed te begrijpen is, hoe Frankenhäuser verleid werd, een samenhang met de spierkernen aan te nemen.

Een voornaam bestanddeel in de zenuweindiging der onwillekeurige spiervezelen zijn volgens Arnold de korreltjes, die in de ruimte tusschen de spiervezelen liggen. Zij zijn volgens hem ¹⁾ 0.001—0.002 mm. groot, reeds aan verse spiervezelen te zien en worden door goudchloride donkerviolet gekleurd. Vooral op dwarse doorsneden meent Arnold zich van den samenhang dezer korreltjes met de zenuwvezelen overtuigd te hebben. Wij kennen deze korreltjes zeer goed; echter moeten wij uitdrukkelijk verklaren, dat ze niet constant gevonden worden. In verse praeparaten, die uit levende dieren genomen zijn, kan men ze soms in het geheel niet aantoonen. Dit geldt niet alleen van de blaas, maar ook van de muscularis van den darmwand. In andere gevallen, vooral wanneer men een praeparaat uit een dier neemt, dat reeds sedert eenigen tijd dood is, ziet men ze onregelmatig tusschen de spiervezelen verspreid. Hier en daar liggen ze dichter bijeen, soms in kleinere groepjes; in andere gedeelten van het praeparaat zijn slechts

1) l. c. p. 6.

enkelen te vinden. Hunne grootte verschilt veel aanzienlijker dan Arnold opgeeft; de kleinste bedragen minder dan 0.0002 mm., de grootste meer dan 0.002 mm. Hunne optische eigenschappen zijn dezelfde als die van vetkorreltjes en hiermede stemmen ook de chemische overeen. In goudchloride worden zij evenals vetcellen donker-violet gekleurd; in deze reactie ligt dus zeker geen bewijs voor hun karakter als zenuwelementen. Het is ons ook nooit gelukt, ze met zenuwvezelen in verband te zien. En in geen geval zouden wij het onderzoek van dwarse doorsneden tot beslissing van deze vraag aanbevelen. Hier toch moeten natuurlijk altijd die korreltjes in een net van vezelen schijnen te liggen; maar deze schijnbare zenuwvezeltjes zijn niets anders, dan de optische dwarse doorsneden der spleetvormige ruimten tusschen de afzonderlijke spiervezelen. Er bestaat dus voor ons geen twijfel, of de door Arnold gegevene en door klaarblijkelijk schematische afbeeldingen vergezelde beschrijving der zenuweindiging is onjuist. Wij vinden geen essentiëel verschil in de wijze, waarop de zenuwen in den ureter van het konijn en die, waarop ze in de blaas van den kikvorsch eindigen en — wat wij ten slotte nog uitdrukkelijk er mogen bijvoegen — ook in de blaas van den kikvorsch komen er veel minder zenuweindigingen dan spiervezelen voor. Hier vindt men namelijk de meeste zenuweindigingen in de omgeving der ganglia, die op beide zijden van het meridiaanvlak aan den achterwand van de blaas liggen. Tot op 3 à 4 mm. afstand van deze ganglia krijgen bijna alle spierbundels zenuwvezelen; toch is ook hier het aantal der zenuweindigingen bepaald nog aanzienlijk geringer dan het aantal spiervezelen en op grooteren afstand van de ganglia neemt het aantal zenuweindigingen nog meer af. Wij hebben hier

dikwijls over eene uitgestrektheid van veel meer dan 100 spiervezelen geen spoor van zenuweindiging — niet eens van zenuwvezelen — kunnen ontdekken en wel aan dezelfde praeparaten, waarin op andere plaatsen, nl. in de nabijheid der ganglia, de zenuweindigingen op de meest uitstekende wijze waren bewaard gebleven. Wij twijfelen er niet aan — en onze onderzoekingen van andere spiervliezen, b. v. die van den darm, ondersteunen deze uitspraak — of hetgeen wij van de blaas en den ureter met volkomen zekerheid durven te beweren, geldt ook in alle andere gevallen: het getal der organische spiervezelen is veel grooter dan het getal zenuweindigingen 1). Hierin bestaat dus een principiëel verschil tusschen willekeurige en onwillekeurige spiervezelen.

Over de methoden die bij het anatomisch onderzoek van den ureter door ons gebezigd werden, slechts een paar woorden. Voor het onderzoek der verschillende lagen van den ureter en het nierbekken, der dimensies en der onderlinge verhouding der lagen bedienden wij ons van dwarse en overlangsche doorsneden van versche of

1) Wij beweren echter volstrekt niet, dat dit ook voor de gladde spiervezelen der ongewervelde dieren zou gelden: wij zijn overtuigd, dat vooral in die gevallen, waar men een duidelijk vlies, een sarcolemma, om iedere spiervezel kan aantoonen, of waar de spiervezelen door grootere tusschenruimten van elkander gescheiden zijn, ook alle spiervezelen met zenuwvezelen samenhangen.

gedroogde praeparaten; de laatste werden meestal in azijnzuur van 0.5—1% of zoutzuur van 0.1—1%, of potassa van verschillende concentratie, geweekt. Aan zulke praeparaten kan men reeds het verloop der spiervezelen in de muscularis en, vooral wanneer de praeparaten geïnjectieerd zijn, ook het verloop der bloedvaten in spierlaag en slijmvlies, leeren kennen. De adventitia met de daarin verloopende bloedvaten en zenuwen, onderzochten wij meestal aan praeparaten, die eenige minuten in azijnzuur van 0.5—1% hadden gelegen. Om de adventitia in hare geheele uitbreiding van het nierbekken tot aan de blaas te bestudeeren, werd de ureter in samenhang met het nierbekken en een stuk van de blaas uitgepraepareerd, in de geheele lengte opengesneden en aan de inwerking van azijnzuur van 0.5% blootgesteld. Hierop werd het epithelium van het slijmvlies voorzichtig met een penseel verwijderd en de ureter stuk voor stuk op een voorwerp-glaasje zoodanig uitgebreid, dat de adventitia naar boven gekeerd was. Bij magere konijnen is het praeparaat dan doorschijnend genoeg om met sterke vergrooting (300 en meer) te kunnen onderzocht worden. Men kan echter ook, hetgeen ons dikwijls gelukt is, de adventitia in hare geheele lengte als één samenhangend vlies van den ureter aftrekken; hierbij blijven meestal de oppervlakkige lagen der spiervezelen aan de binnenvlakte der adventitia hangen en kunnen dan ook de overige spierlagen in verband met het slijmvlies over een groote uitgestrektheid onderzocht worden. Met volkomen zekerheid kan men zich aldus over het al of niet voorkomen van gangliëncellen overtuigen. Het verloop der fijnere zenuwvezelen in spierlaag en slijmvlies wordt zeer duidelijk aan praeparaten, die eenige minuten in azijnzuur van 0.5 % en later in water, waarin een weinig glycerine is opgelost, hebben gelegen. Het verloop der bloed-

vaten aan de binnenvlakte van het slijmvlies en de onderste laag van het epithelium is in versche met bloed gevulde praeparaten, vooral na mechanische verwijdering van het epithelium, ten duidelijkste zichtbaar; het kan echter door vele andere methoden worden aangetoond. Voor het onderzoek der epitheliumcellen gebruikten wij alleen versche ureteren, of zulke, die een dag of langer in eene keukenzoutoplossing van 0.5—1 % met een spoor glycerine hebben gelegen; hierin isoleeren zich de afzonderlijke cellen vrij goed en schijnen haar normaal doorschijnend aanzien en haar normale vorm te behouden.

HOOFDSTUK II.

Physiologisch onderzoek.

A. *Vroegere waarnemingen.*

De ontdekking, dat de ureteren, evenals de darmen, hun inhoud door peristaltische beweging voortdrijven, geschiedde langen tijd nadat men dit verschijnsel bij de darmen had waargenomen. De oorzaak hiervan schijnt voornamelijk te moeten worden gezocht in het spoedig ophouden der spontane bewegingen der ureteren na den dood. Terwijl toch bij zoogdieren de dunne darmen meestal nog een half uur post mortem na opening van de buik holte spontane contracties vertoonen en op mechanische prikkels nog veel langer reageeren, kan men bij de ure-

teren reeds een of meerdere minuten na den dood geen spontane bewegingen meer waarnemen. Ook kan bij levende dieren de diepe ligging der ureteren en vooral de laag vetweefsel, waardoor zij meestal omgeven zijn, beletselen genoeg opleveren, waardoor de bewegingsverschijnselen niet gemakkelijk in het oog vallen.

Wij hebben getracht de waarnemingen, die door vroegere onderzoekers omtrent die beweging gedaan zijn, zooveel mogelijk bij een te verzamelen en willen deze in het kort hier mededeelen, voordat wij tot de beschrijving van onze eigene onderzoekingen overgaan.

De eerste mededeeling omtrent contractieverschijnselen aan den ureter, hebben wij in de vroeger aangehaalde dissertatie van Meyer 1) gevonden. De proeven van Meyer werden genomen op pas gedooide konijnen. Hij gebruikte voor mechanische prikkeling eene naald, voor electriche prikkeling de stroom eener *Volta'sche* kolom van 50 paren metaalplaten. Liep de galvanische stroom dwars door den ureter, dan volgde eene sterke samentrekking van de plaats, die door de draden werd aangeraakt. Wanneer de draden zoodanig geplaatst waren, dat de stroom den ureter in de lengte (per axim) doorliep, was het effect wel aanzienlijk, maar veel grooter was dit bij mechanische prikkeling. Toen hij namelijk met eene naald over een groot gedeelte van den ureter in de lengte heenstreek, „subito subsiluit totus canalis”, en wat te voren slap en vlak scheen, werd plotseling rond, hard en gespannen. Meyer kende dus de samentrekbaarheid, maar niet de peristaltische beweging van den ureter; want later over andere uitloozingsbuizen sprekende, zegt hij, dat de beweging van het

1) l. c. p. 29.

vas deferens gelijk was aan de peristaltische beweging der darmen.

Bijna gelijktijdig met Meyer zijn ook door Rigot 1) bij pas gedooide paarden contracties van den ureter ten gevolge van mechanische prikkeling waargenomen 2).

In 1844 vinden wij bij Joh. Müller 3) proeven medegedeeld omtrent den invloed van sterke galvanische prikkels op verschillende uitloozingsbuizen en onder anderen ook op den ureter van konijnen en vogels. Uit de plaatselijke contractie, die hij zag ontstaan, besloot hij, dat deze buizen op hare contenta een voortstuwend vermogen uitoefenen 4).

Door Valentin 5) werden daarna peristaltische bewegingen aan den ureter van konijnen en bruinvisschen waargenomen bij prikkeling van het onderste lenden- en bovenste heiligbeensgedeelte van den n. sympathicus.

Nauwkeuriger is het verschijnsel het eerst beschreven door Ludwig 6), die bij pas gedooide marmotjes na

1) Extrait du Compte rendu des travaux de l'école royale vétérinaire d'Alfort pendant l'année 1836—37, chaire d'anatomie.

2) Deze mededeeling ontleenen wij aan de Gazette médicale de Paris 1858, pag. 428. Vulpian, Sur la contractilité des urétères.

3) Handbuch der Physiologie 1844. Bd. I. S. 644.

4) Tot ons leedwezen waren wij niet in staat, deze editie van Joh. Müllers Physiologie te raadplegen en ontleenen deze opgave aan de *Aanteekeningen omtrent eene spijsing van den voorwand der piswerktuigen*, door J. A. Mulder. Nederlandsch Lancet 1845—1846, pag. 592. Uit de woorden van Mulder blijkt echter niet duidelijk, of Johs. Müller alleen locale of ook reeds peristaltische beweging van den ureter heeft waargenomen.

5) G. Valentin, *Natuurkunde van den mensch*, vertaald door Dr. Rooseboom 1845. Deel II, pag. 88.

6) Wagner, Handwörterbuch, Bd. II. S. 679. 1844.

opening der buikholte den ureter zich met zekere pauzen zag samentrekken. Deze samentrekkingen gingen van het nierbekken uit, verliepen snel door den geheelen ureter, zoodat steeds slechts een klein gedeelte in contractie was: het waren rhythmisch-peristaltische bewegingen evenals die van het hart. „Ein gleiches Phänomen”, zegt hij verder, „beobachtet man, wenn man den Ureter eines eben ge-
 „tödteten Hundes selbst an den ausgeschnittenen Niere
 „reizt.” Dat ook bij de menschen de ureteren zich peristaltisch samentrekken, leidt hij af uit de rhythmisch-straalsgewijze ontlasting van de urine uit de openingen van den ureter, die men in gevallen van exstrophia vesicae heeft waargenomen.

In tegenstelling hiermede nam Eduard Weber 1), die van Ludwig's proeven geen kennis schijnt gehad te hebben, bij electriche prikkeling van den ureter van den hond wel contracties, maar geen peristaltische bewegingen waar; herhaaldelijk maakt hij op de groote traagheid opmerkzaam, waarmede de ureteren op prikkels reageeren.

Een ander waarnemer uit denzelfden tijd, de Utrechtsche Hoogleraar J. A. Mulder 2) had het geluk een man met exstrophia vesicae nauwkeurig te kunnen onderzoeken. Uit zijne waarnemingen deelen wij het volgende mede. De ontlasting der urine uit de openingen der ureteren geschiedde, wanneer de man niet gedronken had, ongeveer ééns in de twee minuten; zij had niet synchronisch aan de beide zijden plaats. Twee of drie minuten, nadat hij gedronken had, kwam er beweging in den omtrek der mondjes, zonder

1) Weber, Artikel Muskelbewegung, in Wagner, Handwörterbuch Bd. III. Zweite Abtheilung, S. 27 en 39. 1846.

2) l. c. p. 611 sqq.

dat er nog vocht afgescheiden werd. „Deze beweging be-
 „stond in het beurtelings regelmatig kuilvormig intrek-
 „ken en heuvelvormig uitpuilen van den omtrek van het
 „mondje.” Het in- en uitpuilen, zonder dat de urine
 ontlast werd, geschiedde in het begin met tempo's, zoodat
 2 á 3 bewegingen plaats hadden, voordat er urine ontlast
 werd; later als er urine ontlast werd, verdwenen deze
 tempo's en werd er slechts ééne beweging waargenomen
 tot intrekking en uitpuiling en zoodra deze beweging op
 het hoogst was, openden de mondjcs zich om de urine te
 ontlasten. Tusschen de eerste beweging om de mondjcs
 en de ontlasting der urine verliepen meestal 20" tot 30"
 (soms meer). Naar de hoeveelheid urine, die ontlast
 werd, geschiedde de ontlasting droppelsgewijze of met
 een straal. — Na al deze waarnemingen, die door Mulder
 met de grootste nauwkeurigheid gedaan zijn, postuleert
 hij ten slotte de peristaltische beweging bij de ureteren
 van den mensch.

Nog in datzelfde jaar (1846) deelde Valentin 1) mede, dat hij, evenals Ludwig bij marmotjes, bij jonge konijnen langzame rhythmisch-peristaltische contracties ten gevolge van „prikkeling door de lucht” had waargenomen. De ureter werd dan zeer langzaam en in geringen graad vernauwd. Men moet, zoo meent hij, deze verschijnselen niet verwarren met die, welke bij electriche prikkeling der centraalorganen van het zenuwstelsel optreden: dan namelijk loopt een krachtige en groote golf snel van het nierbekken naar de blaas. De golf kan de blaas bereiken, maar ook reeds vroeger ophouden. Voor en na de prikkeling was de ureter volkomen in rust. Die

1) Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Zweite Auflage. Bd. II. Zweite Abtheilung. S. 468. 1846.

deelen van het centrale zenuwstelsel, door welker prikkeling hij peristaltische beweging kon opwekken, waren thalamus opticus, kleine hersenen, verlengd merg en ruggemerg. Toch gelukten de proeven slechts in weinige gevallen. Werden de beide draden van den magnet.-electromotor direct aan den ureter geplaatst, dan ontstond er bij prikkeling geen peristaltische beweging.

Wat door Mulder en anderen voor den mensch was gepostuleerd, werd door Kölliker 1) bevestigd. In den winter van 1850 had hij met Virchow gelegenheid, 50 minuten na den dood eenige proeven te nemen op het lijk van een onthoofden misdadiger. Wanneer de linker ureter nauwelijks aangeraakt werd, trok hij zich met groote kracht te samen, „dass eine kräftige Welle an demselben „herabzulaufen schien und der Kanal sich verkürzte und „bedeutend verengerte, welcher Zustand dann auch lange „Zeit anhielt“. Hetzelfde namen zij aan den rechter ureter waar.

Belangrijker zijn de in het volgende jaar door Prof. Donders 2) medegedeelde waarnemingen omtrent de peristaltische beweging der ureteren van den hond, de kat en het konijn. Als uitkomst zijner onderzoekingen deelt Donders mede, dat de samentrekkingen in de beide ureteres niet gelijktijdig plaats grijpen; dat zij, wanneer de geheele ureter met urine gevuld is, spontaan (door prikkeling der urine of door uitzetting) tot stand komen; dat zij zelden automatisch ontstaan, maar door elken

1) A. Kölliker, Ueber einige an der Leiche eines Hingerichteten angestellte Versuche und Beobachtungen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. III. S. 37.

2) Donders, Peristaltische samentrekking der ureteren. Nederlandsch Lancet 1852—1853, pag. 266.

prikkel worden opgewekt en van de plaats af, waar de prikkel is aangebracht, zich, onafhankelijk van de aanwezigheid van urine, tot aan de blaas voortplanten; dat, wanneer onder de plaats van prikkeling de ureter door een sterken draad krachtig omsnoerd wordt (hetgeen met doorsnijding gelijk staat), de samentrekking deze omsnoering niet overschrijdt, dat de beweging nimmer antiperistaltisch is, en eindelijk, dat aan den, aan beide zijden afgesneden ureter, noch spontaan, noch door prikkeling peristaltische bewegingen worden opgewekt. Bij den hond nam Donders 12 spontane contracties, bij het konijn 6 in de minuut waar. De snelheid, waarmede de contractiegolf zich van het nierbekken tot aan de blaas voortplant, schat hij op $\frac{1}{3}$ seconde. Donders gelooft, dat juist de ureteres geschikt zouden zijn om het zenuwmechanisme bij de peristaltische beweging beter te bestudeeren.

Desniettemin schijnt de ureter sedert dezen tijd tamelijk algemeen in vergetelheid geraakt te zijn, want in de 18 jaren, die sedert het onderzoek van Donders verlopen zijn, heeft slechts een enkele waarnemer, Vulpian 1), den ureter tot voorwerp van zijne onderzoekingen gekozen. Zijne proeven, die in meerdere opzichten van belang zijn, werden genomen op honden, konijnen, Guineesche biggetjes en ratten (surmulot), die meestal met curare waren vergiftigd en door kunstmatige ademhaling in het leven werden gehouden. De gewichtigste resultaten verkreeg hij aan de rat. Wanneer hij namelijk den ureter door eene dwarse snede in twee gedeelten scheidde, waarvan het bovenste met de nier, het benedenste met de blaas samenhang, dan nam hij spontane rhythmisch-peristaltische contractiën aan beide gedeelten waar. Deze

1) l. c. p. 428.

contractiën schenen isochroon te zijn, wanneer de beide einden nog door een gedeelte bindweefsel verbonden waren; werd ook dit bindweefsel doorgesneden, dan hield ook het isochronisme op. Sneed hij nu den ureter nog op een tweede plaats, namelijk op eenigen afstand van de blaas, door, dan vertoonden alle 3 stukken spontane rhythmische beweging, maar de beweging was niet isochroon. Hieruit komt hij tot het besluit, dat de beweging van den ureter bij de rat niet het gevolg is eener prikkeling van de urine, maar dat het vermogen om spontane rhythmische beweging uit te voeren, aan den ureter in zijne geheele lengte toekomt. Verder deelt hij mede, dat bij prikkeling van den ureter van de rat en het Guineesch biggetje de beweging zich naar beide kanten van de geprikkelde plaats, dus peristaltisch en antiperistaltisch, voortplant. Niets dergelijks nam hij bij den hond waar; volgens hem beginnen bij deze dieren de spontane bewegingen niet aan het nierbekken, maar op ongeveer 1 cm. afstand er van verwijderd, om zich van daar onmiddellijk naar boven en naar beneden voort te planten. Eene verklaring omtrent het tot stand komen van de peristaltische beweging geeft Vulpian niet, evenmin anatomische onderzoekingen over den bouw van den ureter.

De resultaten van ons eigen onderzoek zijn ten deele reeds door Prof. Donders voorloopig medegedeeld in de vergadering der Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. 1)

1) Zie Proces-verbaal der gewone vergadering der Afd. Natuurkunde op Sat. 19 Dec. 1868, pag. 4.

B. *Eigen onderzoek.*

I.

Methode. Voorbereiding der dieren.

Bijna alle onze proeven hebben wij op konijnen genomen, die door vasten hun vet verloren hadden. Slechts enkele malen hebben wij op een hond, een kat en een rat geëxperimenteerd. Onze opgaven hebben, indien er niet uitdrukkelijk een ander dier genoemd is, op het konijn betrekking. De dieren, waarvan sommige eenige minuten vóór de proef een bord met water en melk hadden leeg gedronken, werden door ons op de volgende wijze voor de proeven gereed gemaakt.

Het konijn werd in rugligging op den Kaninchenhalter van Czermak vastgebonden; hierna werd een overlang-sche snede door de huid boven de linea alba gemaakt. Om het naar buiten dringen der ingewanden bij het openen der buikholte te beletten, werden door een assistent de buikwanden in den vorm van een zak sterk naar boven getrokken. Onmiddellijk na het openen der buikholte wordt het Czermaksche toestel op zijde gekanteld en de darmen in eene warme, vochtige kalfs- of varkensblaas opgevangen¹⁾: men brengt zooveel darmen mogelijk in de blaas, totdat de opening van de blaas de radix mesenterii omvat. Door middel van een dikke door de blaas getrokken draad wordt dan de opening van de blaas om de radix mesenterii toegesnoerd, zoo zacht evenwel dat de bloedsomloop in de darmen zoo weinig mogelijk werd belemmerd.

1) Bij konijnen, die in de laatste dagen vóór de proef weinig voedsel gekregen hebben, nemen de darmen zoo weinig plaats in, dat ze zeer gemakkelijk, zelfs in een kleine blaas, worden opgenomen.

Het Czermaksche toestel wordt weder teruggekanteld, de blaas met de daarin liggende ingewanden gereponeerd en door zeer warme 4 à 6 maal gevouwene doeken bedekt. Hierop worden 2 haken, de eene boven vlak onder de onderste ribben, de tweede beneden, aan dezelfde kant als de eerste, door huid en buikspieren gestoken. Aan iedere haak hangt een koordje van ongeveer 0.5 — 1 m. lengte, waaraan een gewichtje ter zwaarte van een halvo kilogramme is vastgebonden. Door de gewichten op zijde der tafel naar beneden te laten hangen, wordt de buikwand ter zijde getrokken; men behoeft ze dan niet met de vingers open te houden, wanneer men de dieper in de buikholte gelegene deelen waarnemen wil. Indien men den linker ureter wil observeeren, dan worden de haken in den linker buikwand, bij waarneming van den rechter ureter in den rechter buikwand gestoken. Terwijl aan den eenen ureter wordt waargenomen, blijft dan de andere bedekt en behoudt beter zijne prikkelbaarheid. De blaas met de ingewanden wordt naar de zijde van den niet waar te nemen ureter gelegd, hier door een assistent ondersteund en vastgehouden en gezorgd, dat zij bestendig door warme doeken omgeven blijft. Te dien einde lagen op de kachel altijd een genoegzaam aantal warme doeken gereed, die van tijd tot tijd met de reeds gebruikte verwisseld werden. Ook borst en hals van het konijn werden dikwijls met warme doeken bedekt. Buitendien wordt de temperatuur van de kamer tamelijk hoog en constant gehouden.

Richt men de proeven op deze wijze in, dan blijft de ademhaling en hartsbeweging der konijnen uren lang zonder groote storing. Wij hebben daarom niet van vergiftiging met Curare en de kunstmatige ademhaling gebruik gemaakt.

Voor de waarneming is de rechter ureter in vele opzichten boven den linker ureter aan te bevelen. In zijn lang verloop tusschen de vena cava inferior en den musculus psoas is hij minder aan afkoeling en uitdrooging blootgesteld dan de linker ureter, die van de nier af dwars over den psoas heen verloopt en daardoor wel is waar gemakkelijker gezien en waargenomen kan worden, maar juist om zijne oppervlakkige en bloote ligging zijne prikkelbaarheid eerder verliest. In vele proeven (b. v. voor de bepaling der voortplantingssnelheid der contractie) levert ook de grootere lengte van den rechter ureter eenig voordeel op. Bij alle proeven daarentegen, die zich ook over de arteria en vena renalis en de nervi renales uitstrekken, is het veel gemakkelijker, op den linker ureter te experimenteren.

II.

Het verschijnsel der spontane beweging van den ureter, onder zoo normaal mogelijke voorwaarden.

Heeft men op de zoo even beschrevene wijze de buikholte van een konijn geopend en de ingewanden met de blaas ter zijde geschoven, dan ziet men al aanstonds den ureter als eene tamelijk platte streng van een zacht roode kleur van den hilus renis tot beneden aan het bekken verlopen, waar hij in het achterste gedeelte van den blaaswand treedt. Weldra merkt men op, dat de ureter in korte tusschenpoozen (bij het konijn om de 10 seconden, bij de rat om de 2 seconden en sneller) in beweging geraakt: er loopt langs den ureter eene contractiegolf in de richting naar de blaas.

Let men nauwkeurig op een bepaald punt van den ureter,

onverschillig op welk gedeelte van zijne lengte, dan ziet men het volgende. Nadat het waargenomene stuk van den ureter gedurende een korten tijd geene verandering of beweging vertoond heeft, begint het plotseling een weinig uit te zetten, waarbij de platte streng meer cylindrisch en donker wordt. In hetzelfde oogenblik heeft ook eene verschuiving naar boven plaats, die onmiddellijk gevolgd wordt door eene contractie van de wanden van den ureter, ten gevolge waarvan deze op de waargenomene plaats cilindrisch en bijna volkomen wit wordt. Zoodra de plaatsverschuiving naar boven en de samensnoering haar maximum bereikt hebben, hetgeen in minder dan één derde secunde gebeurt, keert het waargenomene stuk in zijne eerste ligging terug, terwijl het verslapt, breeder en plat wordt, en de oorspronkelijke roodachtige kleur weder verkrijgt. Een halve secunde na het begin der beweging heerscht weder volkomen rust; na een korte pauze herhaalt zich dan dezelfde reeks van verschijnselen. Wij willen aan iedere periode onderscheiden: 1° *systole*, van het begin tot aan het maximum der samensnoering, 2° *diastole*, van het begin der verslapping tot aan het oogenblik dat de platte vorm weder bereikt is en 3° *pauze*, van het einde der diastole tot aan het begin der volgende systole.

Het schijnt doelmatig deze zoo even geschetste locale verschijnselen nog iets nader te beschrijven, voordat wij onderzoeken, op welk gedeelte van den ureter zij beginnen en hoe zij zich van daaruit verder voortplanten.

De met het oog waarneembare locale veranderingen bestaan in verandering *van het lumen, van de plaats en van de kleur*. Niet altijd gaat aan de vernauwing van het lumen (de systole) tijdens de pauze uitzetting vooraf, vooral dan niet, wanneer de dieren vóór de proef niet gedronken hebben en de contracties in korte pauzen op

elkander volgen; in het algemeen niet, wanneer er geen of zeer weinig urine uit de nier naar de blaas gevoerd wordt. Bij de rat, waar de contracties in tusschenpoozen van minder dan 2 secunden op elkander volgen, konden wij de uitzetting in het geheel niet constateeren. Naar het schijnt, wordt bij de systolische vernauwing het lumen geheel en al gesloten. Hierbij wordt de buis volkomen cilindrisch en ongeveer de helft dunner, dan ze in verslaptten toestand is. De terugkeer uit den cilindrischen in de platte vorm, diastole, schijnt even snel af te loopen als de systole. De geringe grootte echter, van den konijnen-ureter maakte het ons onmogelijk, de locale veranderingen door toepassing eener graphische methode te registreeren en zoo haren duur en verloop nauwkeuriger vast te stellen. Wij gelooven intusschen, dat dit bij de groote ureteres van honden niet onuitvoerbaar is.

De tweede reeks van locale veranderingen, die men aan den ureter waarneemt, zijn *plaatsverschuivingen*. De plaatsverandering bestaat in eene excursie naar boven naar de nier toe, onmiddellijk gevolgd door eene tweede excursie in de richting naar de blaas. De eerste excursie begint iets vóór de systole. Tegen het einde der systole of in het verloop der diastole — bij de snelheid, waarmee dit verschijnsel afloopt, waren wij niet in staat dit met volkomene zekerheid te beslissen — is het waargenomene gedeelte weder op zijne plaats teruggekeerd, wordt echter onmiddellijk weder naar beneden verschoven, ongeveer evenveel als het door de eerste excursie naar boven verplaatst werd. Kort na het einde der diastole is de oorspronkelijke ligging wederom bereikt. De excursies zijn het grootst in het middenste en onderste gedeelte van den ureter, waar zij eenige millimeters kunnen bedragen. Toch is hare grootte zeer verschillend,

naar mate de ureter meer of minder vast met de omgevende deelen is vereenigd. Bij vette konijnen b. v. is de plaatsverschuiving dikwijls in het geheel niet waar te nemen; bij de rat is zij betrekkelijk zeer groot.

Het verloop der *kleursveranderingen* beantwoordt volkomen aan het verloop van systole en diastole. De verbleeking begint gelijktijdig met de systole en bereikt met deze haar maximum; in het verloop der diastole keert dan de normale kleur weder terug.

De verklaring der locale verschijnselen der beweging van den ureter levert geen bezwaar op. De veranderingen van vorm en grootte van het lumen der buis berusten op de contractie en verslapping der circulair verloopende spiervezelen, dus der buitenste spierlaag. De geringe uitzetting, die wij soms aan de systole zien voorafgaan, mogen wij zonder twijfel als eene passive uitzetting, door de van boven komende urine, beschouwen. Op de plaatsverschuiving naar boven en beneden, die door de contractie der overlansche spierbundels wordt te weeg gebracht, komen wij terug, wanneer wij van de peristaltische voortplanting der beweging melding zullen gemaakt hebben. — De kleursveranderingen worden verklaard uit den invloed, dien de contractie der circulaire spiervezelen op het lumen der bloedvaten van de gecontraheerde plaats uitoefent. Immers door de contractie dezer spieren zullen vooral het slijmvlies en het epithelium sterk samengesnoerd en gedrukt worden. Door deze drukking moet het bloed dan gedeeltelijk uit de vaten van het slijmvlies en uit het aan zijne oppervlakte gelegene capillairnet worden uitgedreven en tevens de toevoer van bloed tot de ingesneden deelen worden afgesneden. Met het afnemen der drukking bij de diastole moet dan het bloed weder in de verslaptde deelen terugstroomen.

Een blik op den ureter van een levend konijn leert, dat de zoo even beschrevene locale verschijnselen niet op alle plaatsen van het orgaan gelijktijdig beginnen en eindigen, maar peristaltisch van de nier naar de blaas voortschrijden. Duidelijk ziet men bij dieren, welker hilus renis vrij van vet is, de beweging beginnen met de systole van den isthmus of het bovenste gedeelte van den bulbus; soms gaat aan de systole eene langzame uitzetting door de afgescheidene urine vooraf. Minder duidelijk was eene plaatsverschuiving van den isthmus in de richting naar het bekken. Nooit hebben wij gezien, dat die beweging op eenigen afstand van de nier begon, zocals Vulpian bij den hond meent waargenomen te hebben: altijd begon de contractie aan de meest naar boven gelegene plaats, die wij nog konden waarnemen. Dit was in de meeste gevallen het bovenste gedeelte van den bulbus of de isthmus. Het nierbekken zelf kan men om zijne diepe ligging in de nier niet waarnemen, en daarom durven wij niet met zekerheid te beweren, hetgeen ons hoogstwaarschijnlijk voorkomt, dat het uitgangspunt der contractie niet de isthmus, maar het nierbekken zelf is. Van den isthmus af plant zich de beweging onafgebroken over den bulbus en de geheele lengte van den ureter tot aan de blaas voort. Hierbij komen achtereenvolgens alle tusschen nier en blaas gelegene dwarse doorsneden van den ureter tot contractie; nooit springt de beweging een gedeelte der buis, hoe klein ook, over. Aan de blaas gekomen, gaat de contractie duidelijk op het tusschen de blaaswanden gelegene stuk van den ureter, waar hij eindigt voort, zonder in de aangrenzende spierbundels van de blaas beweging op te wekken.

Tengevolge van het peristaltisch voortschrijden der beweging wordt de ureter achtereenvolgens op alle plaatsen

van zijn verloop, smal, cilindrisch en bleek en ondergaat, ten minste met het grootste gedeelte van zijne lengte, eene plaatsverschuiving eerst in de richting van de nier dan naar de blaas. Men begrijpt onmiddellijk, dat de aan ieder stuk van den ureter waar te nemen plaatsverschuiving naar boven voortgebracht wordt door de contractie der boven de waargenomen plaats liggende overlangsche spiervezelen. Door de verslapping dezer vezelen wordt het stuk weder op zijne oorsponkelijke plaats teruggebracht en onmiddellijk daarna door de contractie der naar de blaas gelegene overlangsche spiervezelen naar beneden getrokken, van waaruit het bij de verslapping der laatste definitief in zijne oude ligging terugkeert. Bij de rat springt de plaatsverschuiving zeer in het oog, de ureter gaat daarbij uit de normale S-vormige kromming in een meer rechtlijnig gestrekten vorm over.

In geen onzer proeven hebben wij spontaan antiperistaltische beweging zien ontstaan, evenmin spontane beweging aan het onderste of eenig ander gedeelte van den ureter, die niet door eene van boven komende contractie waren opgewekt geworden. Nooit ook zagen wij ten gevolge van contractie der blaas actieve beweging van den ureter ontstaan.

Reeds bij onze eerste waarnemingen merkten wij op, dat de snelheid, waarmede de contractie zich langs den ureter voortplant, klein genoeg was, om op eenvoudige wijze met voldoende nauwkeurigheid bepaald te kunnen worden. Wij hebben deze bepaling op tweeërlei wijze gedaan en vooreerst getracht, de gemiddelde voortplantings-snelheid aan een ureter, die zich onder zoo normaal mogelijke voorwaarden bevindt, dus onmiddellijk na opening van de buikholte en met vermijding van afkoeling en verdamping, te bepalen. Daarna hebben wij eenige me-

tingen gedaan over de normale voortplantingssnelheid in verschillende gedeelten van den ureter.

De eerste methode bestaat eenvoudig daarin, het aantal slagen te tellen, die een metronoom gedurende den tijd doet, waarin de contractiegolf zich van een vlak bij de nier tot een zoo dicht mogelijk bij de blaas gelegen punt van den ureter voortplant. De metronoom deed in onze proeven 3 of 4 slagen in de secunde. Onmiddellijk na opening der buikholte wordt de rechter ureter, die om zijne groote lengte en beschutte ligging boven den linker is te verkiezen, door de darmen iets op zijde te schuiven, blootgelegd en twee zoo ver mogelijk van elkander gelegene plaatsen tot waarneming gekozen. Het bovenste punt wordt door den eenen waarnemer, het benedenste door een tweede waarnemer met het oog gefixeerd. Op het moment, waarop de eerste waarnemer de systole ziet beginnen, roept hij: *één* en telt verder de slagen van den metronoom, totdat de tweede waarnemer door een kort hoorbaar signaal, het begin van de systole op de tweede plaats aangeeft. De lengte van het stuk, dat de contractie doorloopen moest, wordt met een passer gemeten: zij bedroeg in onze proeven meestal 6 tot 8 cm. De bovenste der waargenomene plaatsen was in den regel op 2 cm. afstand van de nier gelegen. De getallen, die wij op deze wijze voor de voortplantingssnelheid verkregen, waren in de eerste proeven op hetzelfde dier vrij constant en liepen bij verschillende konijnen ook weinig uiteen. De snelheid bedroeg bij de meeste dieren ongeveer 25, bij sommige zelfs 30 mm. in de secunde. Om deze geringe snelheid behoeft de tweede plaats niet door een andere waarnemer geobserveerd te worden, maar heeft de eerste waarnemer tijd, om het oog op de tweede plaats te richten, voordat de contractie

aldaar aangekomen is. Wij richtten de methode van waarneming dikwijls ook zoodanig in, dat een van beide het begin der contractie op de eerste plaats, en beide dan het begin der systole op de tweede plaats aangaven.

De tweede methode, die wij voor de bepaling der voortplantingssnelheid bezigden, was eene graphische. Wij hebben ons hierbij, aangezien het om bovengemelde redenen onmogelijk was, de beweging direct te registreeren, tot eene indirecte methode moeten bepalen. Als schrijftoestel gebruikten wij den cardiograaf van Marey, waarvan het pennetje op een met lampzwart bedekte grooten en langzaam draaienden cilinder schreef. Gelijkzeitig werd op den cilinder de tijd geregistreerd door een stemvork van 15 trillingen in de secunde. Met den cardiograaf communiceert eene gutta-percha buis, die zich in haar verloop in twee even lange gutta-percha buizen splitste; het einde van ieder der beide buizen was met een luchtkussen verbonden. Beide waarnemers, die ieder één der aldus met den cardiograaf communicerende luchtkussens in de hand hadden, fixeerden even als bij de vorige methode twee eenige centimeters van elkander liggende plaatsen van den ureter en gaven op het moment, dat zij het begin van de systole waarnamen, het signaal, een korte drukking op de luchtkussens, die, naar den cardiograaf voortgeplant, het schrijvende hefboompje plotseling deed rijzen. Het tijdsverschil tusschen het begin der eerste en der tweede rijzing van het hefboompje leert den tijd kennen, die de contractie noodig had, om zich van de eerste naar de tweede der waargenomene plaatsen voort te planten. De op deze wijze door ons verkregene resultaten stemden met die der andere methode goed overeen. Zonder twijfel laat de registreermethode nauwkeurigere tijdsbepalingen dan de eerst beschrevene methode toe. Daar

zij echter veel omslachtiger is en tevens de voortplantingssnelheid klein genoeg, hare veranderingen daarentegen bijna altijd groot genoeg zijn, om reeds met minder nauwkeurige methoden op voldoende wijze bepaald te kunnen worden, maakten wij van de eerst beschrevene het meest gebruik.

De uitkomst onzer proeven was, zoo als wij zagen, dat de gemiddelde voortplantingssnelheid der contractiegolf in den ureter van het konijn onder zoo normaal mogelijke voorwaarden 25 à 30 mm. in de secunde bedraagt. Wij hebben verder onderzocht, of de voortplantingssnelheid op alle plaatsen van den ureter gelijk is. Te dien einde bepaalden wij den tijd, waarop de systole op 3 verschillende plaatsen van den ureter begint: de bovenste plaats lag in de meeste proeven vlak aan de nier, de middelste 4 centimeter lager, de onderste op 4 centimeter afstand van de middelste. In andere proeven was de afstand der drie waargenomene plaatsen nog kleiner, namelijk 2 of 3 centimeter, en lag de bovenste of aan den hilus van de nier of dieper naar beneden. Op deze wijze is gebleken, dat de voortplantingssnelheid in verschillende gedeelten van de lengte van den ureter gelijk is. Dit is echter alleen het geval in het begin van de proeven. Bij voortzetting der waarneming treden, onder den invloed van afkoeling en verdamping, spoedig veranderingen in de voortplantingssnelheid in, die op verschillende gedeelten van den ureter, naarmate zij meer of minder aan schadelijke invloeden zijn blootgesteld, verschillende grootte bereiken. Men kan dan, waarvoor wij later de bewijzen nog zullen mededeelen, op tamelijk dicht bij elkander liggende plaatsen van den ureter een groot verschil in voortplantingssnelheid waarnemen.

Of de contractie der overlangsche spiervezelen, die zie

in de plaatsverschuiving van den ureter openbaart, met dezelfde snelheid van de nier naar de blaas voortschrijdt als de systole der circulaire vèzelen, hebben wij niet met zekerheid kunnen vaststellen. Bestaat er eenig verschil, dan is dit zoo gering, dat het met onze hulpmiddelen niet is aan te toonen.

Bij andere dieren als het konijn, hebben wij geene bepaling der voortplantingssnelheid gedaan. Slechts zooveel kunnen wij mededeelen, dat zij niet bij alle dieren even groot is; bij de kat b. v. is zij aanmerkelijk grooter dan bij het konijn; dit schijnt ook het geval bij de rat te zijn.

III.

Veranderingen der spontane beweging onder den invloed van verschillende omstandigheden.

De verschijnselen, die wij in het voorafgaande beschreven hebben, veranderen bij iedere proef reeds spoedig onder den voortdurenden invloed der aan de vivisectie verbondene storingen. Wij willen deze veranderingen in het kort vermelden, vóórdat wij tot de mededeeling der feiten overgaan, die wij bij mechanische prikkeling van den ureter waarnemen.

Zien wij af van de belangrijke en menigvuldige veranderingen, die *de frequentie* der spontane bewegingen ondergaat, veranderingen, die wij op eene andere plaats in verband met de vraag naar de oorzaak der spontane beweging hopen te behandelen, dan vallen vooral de volgende wijzigingen in het oog, die bij voortgezette waar-

neming van hetzelfde dier in het verloop der locale verschijnselen en in hare voortplanting langs den ureter ontstaan. Wij nemen hierbij aan, dat de ureter van het konijn op de vroeger beschreven wijze was blootgelegd en door bestendig openhouden der buikholte voor de waarneming toegankelijk bleef. De ureter en de omliggende deelen koelen in het verloop der proef zeer af, zelfs wanneer men er voor zorgt, dat de blaas, waarin de darmen liggen, benevens borst en hals van het dier, met warme doeken bestendig bedekt blijven. In het dalen der temperatuur schijnt dan ook vooral de oorzaak der hier te vermelden veranderingen gelegen te zijn.

Het verloop der locale verschijnselen, samensnoering, plaatsverschuiving en verbleeking, neemt allengs in duur toe. Naarmate deze duur langer wordt, valt het gemakkelijker de verschillende stadia der verschijnselen waar te nemen. De duur van systole en diastole, die onmiddellijk na opening der buikholte te samen nog geen halve seconde bedraagt, bereikt allengs de grootte van één à twee seconden; op deze hoogte houdt zij zich dan soms één uur en langer. Aan den hilus renis en in het onderste derde gedeelte der lengte van den ureter, waar hij door bindweefsel en bloedvaten meer bedekt en dus minder aan afkoeling is blootgesteld, is deze vertraging, ofschoon zeer duidelijk waar te nemen, minder groot dan in het middenste gedeelte van den ureter. Bedekt men den ureter eenige minuten met de door doeken warm gehoudene blaas, dan herstelt zich op alle plaatsen nagenoeg de oorspronkelijke snelheid, om echter spoedig, reeds in het verloop van weinige minuten, weder af te nemen. — Evenals systole en diastole verlopen ook de kleursveranderingen langzamer en geschiedt de plaatsverschuiving trager. Tevens neemt de grootte der samensnoering, plaatsverschuiving

en kleursveranderingen af. De ureter neemt bij de systole niet meer volkomen den cylindrischen vorm aan en verbleekt minder: hij vernauwt zich niet zoo sterk als in het begin der proef. Voor dat de spontane bewegingen geheel ophouden, worden de contracties soms zoo zwak, dat zij moeielijk waar te nemen zijn; ook dit is vooral aan het middenste gedeelte van den ureter te constateeren.

Meer nog dan de wijziging der locale verschijnselen, vallen de veranderingen in de voortplanting der beweging in het oog. Men merkt vooreerst op, dat de contractie, terwijl ze zich van de nier naar beneden voortplant, zwakker wordt. Reeds na verloop van een half uur gebeurt het niet zelden, dat eene golf, die van den hilus renis krachtig begon, in haar verloop naar de blaas allengs verzwakt en op eenige centimeters afstand van de laatste, meestal reeds in het middenste gedeelte van den ureter, verdwijnt. Wij werden het eerst hierop opmerkzaam bij proeven, die wij namen, om de verandering der voortplantingsnelheid bij het afsterven van het dier te leeren kennen. Dikwijls gebeurde het hierbij, dat de waarnemer, welke de meer naar de nier gelegene plaats observeerde, het signaal van het begin der systole gaf en nu te vergeefs op het signaal van den tweeden waarnemer wachtte: de golf had zich niet tot aan de benedenste plaats voortgeplant. De volgende golven liepen dan weder tot aan de blaas, maar in het verdere verloop der proef kwam het signaal van den tweeden waarnemer meer en meer zeldzaam, totdat ten slotte geen der boven van de nier uitgaande golven de benedenste der waargenomene plaatsen bereikte. Wij overtuigden ons meermalen, dat de doorloopen weg bij de latere golven kleiner en kleiner werd, totdat zij ten slotte zich slechts tot op eenige cm. afstand van de nier uitstrekten. Nooit zagen wij

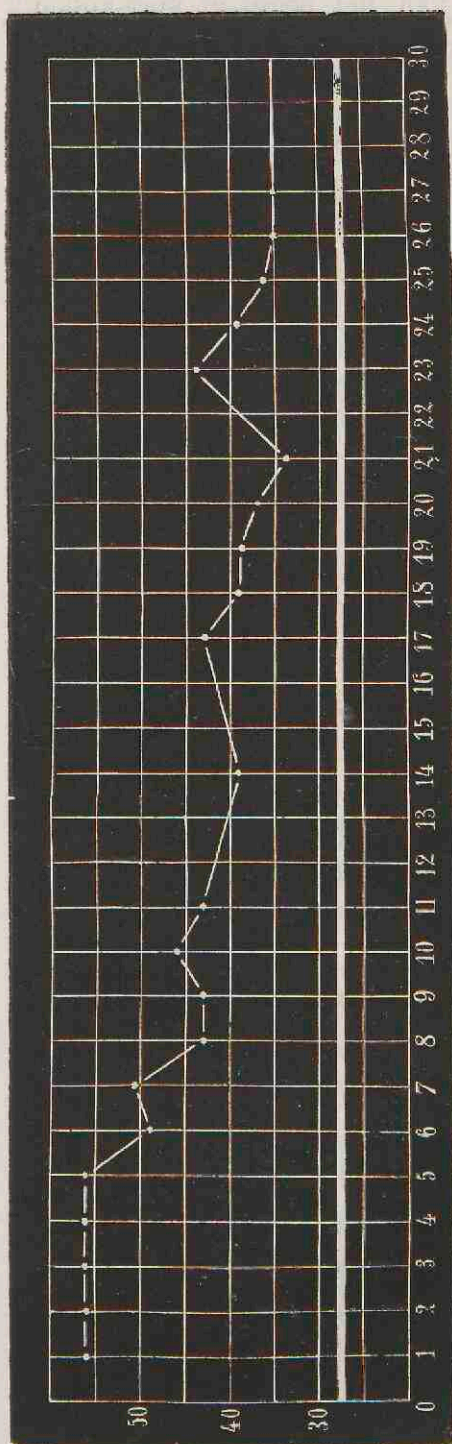
de beweging beneden van de plaats, waar zij was opgehouden, weder beginnen: de prikkel plantte zich dus niet door de in rust geblevene stukken voort. Het gelukte ons echter, door bedekking van den ureter met de warme ingewanden, het geleidingsvermogen voor korten tijd zoodanig te herstellen, dat bijna alle golven weder de blaas bereikten.

Niet minder belangrijk zijn verder de veranderingen, die de voortplantingssnelheid in het verloop der proeven ondergaat.

In het algemeen neemt de snelheid reeds weinige minuten na opening der buikholte aanmerkelijk af en houdt zich dan langen tijd op gelijke hoogte. Alsdan blijft zij een tijd lang vrij constant, kan zelf tijdelijk een weinig weder toenemen (zie de curve fig. 1 op pag. 53), of daalt zeer langzaam tot aan het einde der proef. De vermindering der voortplantingssnelheid is vrij groot. In den tijd van een kwartier kan ze van 25 op 15 mm. dalen; dikwijls vindt men ze reeds weinige minuten na opening der buikholte slechts 20 mm. en minder groot. Later kan zij tot 12, 10, 8 mm. dalen. Onderzoekt men dan de voortplantingssnelheid in verschillende deelen der lengte van den ureter, dan blijkt het, dat ze niet op alle plaatsen gelijkmatig afgenomen heeft, maar voornamelijk op die plaatsen, welke het meest bloot lagen, dus in het middenste gedeelte van den ureter.

Als voorbeeld der veranderingen, die de geleidingssnelheid in het verloop van ééne proef pleegt te ondergaan, deelen wij de nevenstaande houtsnede mede. De proef werd genomen op den rechter ureter van een konijn van middelmatige grootte, terwijl de snelheid op de beschrevene wijze bepaald werd met behulp van een metronoom, die drie slagen in de secunde deed. De lengte van het waargenomen stuk

Fig. 1.



bedroeg 6.5 cm.; de bovenste plaats lag 2 cm. beneden de nier. De cijfers op de abscisse geven de minuten aan, die sedert het begin der proef zijn verlopen. De hoogten der door strepen met elkander verbundene punten boven de abscisse (de ordinaten) drukken de gemiddelde voortplantingssnelheden in de corresponderende minuten waargenomene golven in halve mm. uit. Men ziet uit fig. 1, dat de gemiddelde snelheid der golven in de eerste 5 minuten constant $\frac{56}{2} = 28$ mm. bleef. In de volgende 16 minuten daalt ze, aanvankelijk sneller, dan langzamer, na eenige malen in het voorbijgaan weder iets gerezen te zijn tot op $\frac{34}{2} = 17$ mm. Wij meenen de oorzaak der allengs plaatsgrijpende vermindering der voortplantingssnelheid vooral te moeten zoeken in de afkoeling, die ten gevolge der operatie intreedt. Hiervoor pleit in de eerste plaats, dat de voortplantingssnelheid

spoediger afneemt, wanneer men de blaas, waarin de darmen worden geborgen, van het begin af met koude of minder warme doeken, in plaats van met zeer warme doeken bedekt. Het bloed, dat door de darmen stroomt, koelt dan sterk af en dien ten gevolge zinkt de temperatuur in alle organen van het dier sneller. Een tweede bewijs ligt daarin, dat men, door den ureter met de warme ingewanden te bedekken, de voortplantingssnelheid aanzienlijk verhoogen kan. Dit is reeds duidelijk te zien in Fig. 1. In deze proef werd gedurende de 22^e minuut de ureter met de warme ingewanden bedekt; dien ten gevolge is de voortplantingssnelheid, die in de 21^e minuut slechts 17 mm. bedroeg, in de 23^e tot op 22 mm. gerezen.

Nog duidelijker blijkt dit uit de tabel op de volgende bladzijde, afkomstig van een klein konijn, dat reeds 1^h 15' lang voor verschillende proeven gediend had en ten slotte door verwijdering der warme doeken sterk afgekoeld was. Wij bepaalden de voortplantingssnelheid aan den linker ureter met behulp van een metronoom, die vier slagen in de secunde deed. De afstand der twee waargenomene plaatsen, waarvan de bovenste op ongeveer 1 cm. afstand van den hilus renis gelegen was, bedroeg 5 cm. In de eerste kolom vinden wij het nummer der waargenomene spontane beweging, in de tweede kolom den tijd, waarop de contractie aan de nier begon, in de derde kolom het aantal der metronoomslagen, die tusschen het begin der systole aan de eerste en het begin der systole aan de tweede plaats werden geteld, in de vierde kolom de hieruit berekende gemiddelde voortplantingssnelheid in de waargenomene 5 cm. van den ureter. Eindelijk is in de vijfde kolom opgegeven, wanneer en hoelang de ureter met warme doeken bedekt werd.

Nummer.	Tijd.	Aantal metro- noom- slagen.	Snelheid in mm.	Aanmerkingen.
1	12 ^h 34'12"	24	8.3	Het dier was sterk afgekoeld.
2	47"	24	8.3	
3	35'47"			
4	39'22"	14	14.3	In de tijd van 12 ^h 36' tot 12 ^h 39' wordt de ureter met de darmen bedekt, die door heete doeken worden warm gehouden.
				Voor N ^o . 4 worden de darmen op zijde geschoven, blijven echter met de warme doeken bedekt.
5	52"	15	13.3	
6	40'22"	14	14.3	
7	41' 8"	18	11.1	
8	55"	19	10.5	Tusschen 8 en 9 worden de warme doeken van de darmen weggenomen.
9	42'30"	21	9.5	
10	43' 5"	21	9.5	
11	43"	20	10	
12	44'17"	21	9.5	
13	48"	22	9.1	
14	45'20"	22	9.1	
15	55"	23	8.7	
16	46'50"	22	9.1	Te 12 ^h 47'16" worden warme doeken op de blaas, waarin de darmen zijn, gelegd.
17	47'25"	22	9.1	
18	48' 4"	22	9.1	
19	45"	23	8.7	
20	49'25"	22	9.1	
21	50'10"			
22	50'35"	22	9.1	
23	51'10"	24	8.25	
24	52'25"	22	9.1	Van 12 ^h 53' tot 12 ^h 54'30" liggen de darmen, met warme doeken bedekt, op den ureter.
25	55' 0"	16	12.5	
26	50"	17	11.8	
27	56'22"			
28	57' 3"	17	11.8	
29	39"	19	10.5	
30	58'15"	21	9.5	
31	45"	21	9.5	
32	59'15"			
33	45"	23	8.7	
34	1 ^h 0'15"	23	8.7	
35	1' 8"	23	8.7	
36	45"	24	8.25	Tusschen 36 en 37 werd de ureter door de warme ingewanden bedekt.
37	3'			
38	4'			
39	5'15"	14	14.3	
40	56"	15 1/2	13.8	
41	6'18"	17	11.8	
42	50"	18	11.1	
43	7'20"	19	10.5	
44	50"	20	10	
45	8'20"	21	9.5	
46	50"	22	9.1	
47	9'32"	22	9.1	
48	10' 8"	22	9.1	

In de eerste der op de tabel vermelde waarnemingen was de voortplantingssnelheid ten gevolge der afkoeling op 8.3 mm. in de secunde gedaald. Door de warme darmen 3 minuten op den ureter te leggen, wordt de snelheid tot op 14.3 mm. verhoogd, om onder den invloed der door het wegnemen en afkoelen der ingewanden plaats grijpende afkoeling reeds binnen 3 minuten weder op 9.5 mm. te dalen. Afwisselende afkoeling en verwarming der darmen, terwijl zij niet op den ureter liggen, heeft hier geen duidelijken invloed. Slechts door de verwarmde darmen onmiddellijk op den ureter te leggen, wordt de geleidingsnelheid verhoogd, zooals uit N^o. 24 en volgende, uit N^o. 36 en volgende blijkt. In beide gevallen daalt dan de voortplantingssnelheid reeds binnen de eerste drie minuten weder tot op nagenoeg de aanvankelijke hoogte (9.5 mm).

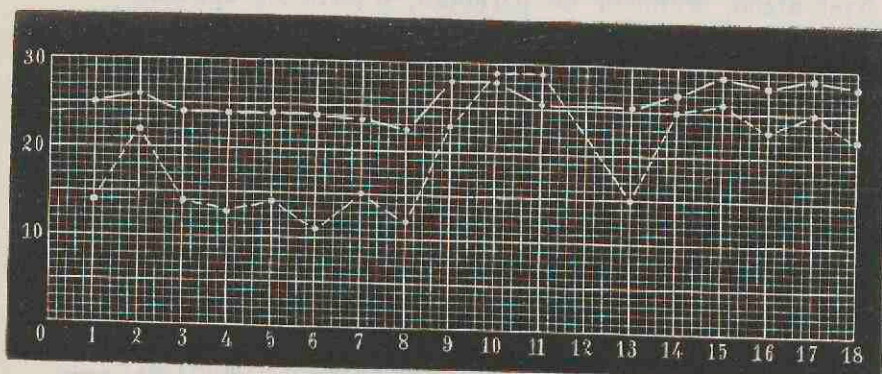
Op alle door ons beschrevene veranderingen in het verloop en de voortplantingssnelheid der spontane beweging zullen zeker behalve de afkoeling ook de storing in den bloedsomloop en in de samenstelling van het bloed van invloed zijn, die men bij de vivisectie niet geheel en al vermijden kan. Wij hebben ons echter overtuigd, en zullen eenige bewijzen hiervan later mededeelen, dat de invloed der laatstgenoemde momenten in vergelijking met den invloed der temperatuursveranderingen van ondergeschikten aard is.

Een ander punt echter vereischt onze opmerkzaamheid in hoogere mate, en wel is dit de invloed, dien de contractie zelve op het verloop der volgende contractie uitoefent, de vermoeienis door de contractie zelve. Wanneer de spontane golven, zooals in het begin der meeste proeven, in gelijke intervallen op elkander volgen, de perioden dus gelijken duur hebben, dan is deze invloed der vermoeienis niet op te merken. Het verloop van twee op elkander volgende contracties is dan volkomen of nagenoeg gelijk.

Niet alzoo, wanneer de perioden, waarin de spontane bewegingen terugkeeren, ongelijken duur hebben. Men neemt dit in alle gedurende langen tijd voortgezette proeven, soms reeds na zeer korten tijd, waar: de perioden aanvankelijk van gelijken en korten duur (bij het konijn ongeveer 10 sec.) worden allengs langer en hierbij dikwijls zeer verschillend van duur. Op eene lange volgen één of meer kortere perioden, op deze weder een reeks van langere. Hier blijkt nu, dat het verloop en de voortplanting der contractie langzamer geschiedt, wanneer eene korte pauze dan wanneer een lange pauze was voorafgegaan: de ureter heeft in de korte pauze geen tijd gehad, om tot den normalen toestand terug te keeren: hij is nog vermoeid op het oogenblik, waarop de nieuwe spontane prikkeling begint. Systole en diastole duren dan langer, zijn dikwijls zwakker en vooral de voortplantingssnelheid is kleiner dan die der onmiddellijk voorafgaande golf. Het gebeurt ook niet zelden, dat de contractie de blaas niet bereikt, maar onderweg allengs ophoudt. Komen dan weder langere perioden, dan herstelt zich de vroegere snelheid der beweging en plant zich de golf tot aan de blaas voort. Veel duidelijker dan door waarneming der spontane beweging, laat deze invloed der vermoeienis zich door proeven met kunstmatige prikkeling vaststellen, waar men de periode naar welgevallen kort of lang kan laten duren (zie later fig. 3 en 4). Toch willen wij hier ééne waarneming mededeelen, die bewijst, dat dezelfde invloed zich ook bij de spontane beweging doet gelden.

In fig. 2 geven de op de horizontale abscisse staande cijfers het nummer der waargenomene golven aan. De ordinaten-hoogten aangegeven door de met onafgebrokene lijnen verbondene punten (in 't algemeen de hoogste curve)

Fig. 2.



drukken de voortplantingssnelheden der golven in halve mm. uit. De ordinatenhoogten, aangegeven door de met afgebrokene lijnen verbundene punten (de laagste curve) drukken den duur der aan de corresponderende contracties voorafgegane perioden in sec. uit. De waarnemingen werden gedaan 20 min. na opening der buikholte op den rechter ureter van een konijn, waaraan nog geen andere proeven waren genomen. De voortplantingssnelheid werd met behulp van den metronoom, die drie slagen in de secunde deed, bepaald, terwijl de afstand der waargenomene plaatsen 6 cm. bedroeg.

Uit fig. 2 kan men voornamelijk twee dingen leeren. Vooreerst ziet men, dat én de duur der perioden, én de voortplantingssnelheden in het verloop der proef in het algemeen toenemen. De eerste golf heeft eene voortplantingssnelheid van $\frac{25}{2} = 12.5$ mm.; de duur der voorafgaande periode was 14 secunde. De laatste golven (n^o. 16, 17 en 18) hebben eene snelheid van 14, 14.5, en 14 mm., terwijl de duur der voorafgaande perioden resp. 23, 25 en 22 sec. bedraagt. Zoo wordt dus in deze proef de invloed, dien de afkoeling op de voortplantingssnelheid uitoefent, meer dan gecompenseerd door den invloed van den langeren duur der perioden. Ten tweede merkt men uit het nagenoeg parallele verloop der beide curven op, dat de voortplantingssnelheid in de meeste gevallen vrij wel aan den duur der voorafgaande perioden beantwoordt.

IV.

**Verschijnselen bij mechanische prikkeling
van den ureter.**

Wij gaan nu van de beschrijving der spontane bewegingen en van hare veranderingen over tot de verschijnselen, die men bij mechanische prikkeling van den ureter waarneemt. Meer dan het voorafgaande staan zij in verband met de vraag, die het uitgangspunt van ons onderzoek was.

Het voornaamste verschijnsel, dat ons hierbij in het oog valt, is het volgende. Drukt of kneust men den ureter van een hond, een konijn, een kat of een rat, dan ontstaat eene contractie, die van de geprikkelde plaats naar beide zijden zich voortplant, dus eene peristaltische en eene antiperistaltische contractie-golf.

Het is volkomen onverschillig, op welk gedeelte der lengte van den ureter men prikkelt. Prikfelt men aan den isthmus, dan loopt eene golf naar de blaas. Wordt de bulbus of een gedeelte van het lichaam van den ureter gekneusd, dan ziet men gelijktijdig van de gekneusde plaats één contractiegolf naar boven, een ander naar beneden loopen. Drukt men den ureter dáár, waar hij in de blaaswanden besloten ligt, dan loopt de golf door de geheele lengte van den ureter naar boven tot aan de nier. Prikfelt men op gelijke wijze de spierbundels der blaas in de onmiddellijke omgeving van den ureter, dan ontstaan wel contracties in den blaaswand, nooit echter breidt zich die beweging op den ureter uit. Legt men na onderbinding van arteria en vena renalis het nierbekken bloot, door van den hilus uit laagsgewijze het nierweefsel met de schaar weg te nemen, en knijpt nu met het pincet

den wand van het bekken, onverschillig op welke plaats, dan ontstaat eene samensnoering, die op dezelfde wijze als de gewone golf langs den ureter naar de blaas voortschrijdt.

Wij vinden dus, dat van iedere plaats uit door mechanische prikkeling golfsgewijs voortschrijdende bewegingen kunnen worden opgewekt. Het was van belang te onderzoeken, of men ook door prikkeling van het slijmvlies of van de adventitia alleen bewegingen kan opwekken. Onze proeven toonden, dat het niet mogelijk is. Wij hebben bij zeer prikkelbare ureteres het slijmvlies van bekken, isthmus, bulbus en van zeer verschillende plaatsen van het lichaam van den ureter door bestrijking met een naald geirriteerd, zonder bewegingen te zien ontstaan. Men kan eene vrij sterke drukking met de naald op de binnenvlakte van het slijmvlies uitoefenen, of het irriterende werktuig hevig op de oppervlakte van het slijmvlies heen en weder bewegen, zonder dat er contractie volgt. Alléén bij sterke drukking van het slijmvlies in het nierbekken en den isthmus konden wij peristaltische beweging opwekken. Hier echter prikkelt men ook tevens de spierlaag en het omringend bindweefsel, die tegen het nierweefsel worden aangedrukt. Waar de ureter bloot ligt, kan men door met de naald van binnen op het slijmvlies te drukken, eene sterke trekking van de spierlaag en adventitia bewerken en toch komt er geen contractie. Ook na kneuzing van de adventitia zagen wij geene beweging tot stand komen. Men kan het bindweefsel, dat de spierlaag omgeeft, vooral aan den hilus renis en beneden aan de blaas, door drukking met een pincet geheel vernietigen of met een schaar afpraepareeren, zonder contractie op te wekken, en toch worden hierbij zonder twijfel de tot den ureter behoorende zenuwstammen en beneden aan de blaas ook de ganglia sterk gekneusd of

doorgesneden. Aan het lichaam van den ureter is de proef niet gemakkelijk uit te voeren, omdat men hier de adventitia wegens hare geringe dikte niet wel kneuzen kan, zonder ook op de spierlaag eene drukking uit te oefenen. Zoodra dit gebeurt ontstaat contractie. Waar men ook de spierlaag van den ureter moge drukken, wordt beweging opgewekt. In zeer prikkelbare versche ureteres is eene zwakke drukking, b. v. bestrijken met een glazen staafje, voldoende. Bij verminderde prikkelbaarheid, zooals die onmiddellijk na afloop van iedere contractie tijdelijk of bij voortgezette waarneming blijvend aanwezig is, wordt een sterke drukking vereischt, die dan meestal de prikkelbaarheid en het geleidingsvermogen der gekneusde plaats blijvend vernietigt.

De ontdekking van het feit, dat door mechanische prikkeling der spierlaag van den ureter, onverschillig in welk gedeelte zijner lengte, peristaltische en antiperistaltische beweging wordt opgewekt, gaf ons den sleutel tot de beantwoording der gewichtige vraag, die wij vooral in dit onderzoek wenschten op te lossen. Immers uit het anatomisch onderzoek was met volkomen zekerheid gebleken, dat er in het grootste gedeelte van de lengte van den ureter geen gangliëncellen voorkomen. Was het nu mogelijk aan een volkomen geïsoleerd stuk, waarin zenuwcellen ontbreken, peristaltische beweging op te wekken? Het antwoord door onze proeven gegeven, luidde: het is mogelijk.

Snijdt men den ureter, op welke plaats ook zijner lengte, dwars door of onderbindt hem met een draad, dan geeft iedere prikkeling peristaltisch voortschrijdende beweging, die zich over de geheele lengte van het geprikkelde stuk nooit echter door de afgebundene of doorgesneden plaats

heen voortplant. Het gedeelte, dat met de nier samenhangt, geraakt indien er te voren nog spontane bewegingen kwamen, ook verder in spontane periodische samen-trekking, die op de normale wijze aan de nier begint en tot aan de doorgesnedene plaats loopt. Het onderste gedeelte van den ureter, dat met de blaas samenhangt, blijft in rust, indien het niet kunstmatig, b. v. mecha-nisch geprikkeld wordt. Geschiedt dit, dan verloopt de contractie peristaltisch en antiperistaltisch op dezelfde wijze, alsof het stuk nog met het andere gedeelte van den ureter in verband gebleven was. Denzelfden invloed als het doorsnijden en afbinden heeft ook een sterke kneu-zing van den ureter. Ook hierna verlopen alle ver-schijnselen op dezelfde wijze als in normalen toestand, met het eenige verschil, dat de beweging zich ten ge-volge van de kneuzing niet over de geheele lengte van den ureter voortplanten kan. Het is onverschillig, in welk gedeelte zijner lengte de ureter doorgesneden, af-gebonden of gekneusd was.

Verdeelt men den ureter, door hem op twee plaatsen door te snijden, of te kneuzen, in drie stukken, dan gaat alleen het bovenste met de nier samenhangende gedeelte voort, spontane bewegingen te vertoonen; de twee beneden-ste blijven in rust, indien zij niet kunstmatig geprikkeld worden. Dan echter toonen zij peristaltische en antipe-ristaltische bewegingen. Men kan dit ook aan volkomen uitgesneden en uit het dier verwijderde stukken van den ureter nog langen tijd waarnemen. Het is volkomen onver-schillig, of men den ureter in zijne geheele lengte, of slechts een stuk daarvan, van welk plaats ook, heeft uitgesneden. Nog aan stukjes van 1 cm. lengte hebben wij het ver-schijnsel waargenomen en wel even duidelijk aan stukjes die uit het bovenste of middenste als aan zulke die uit het

onderste gedeelte van den ureter waren genomen. Meermalen hebben wij een uitgesneden stuk nadat wij daaraan peristaltische beweging herhaaldelijk hadden opgewekt, aan een nauwkeurig microscopisch onderzoek onderworpen, zonder dat het ons ooit gelukte, gangliëncellen daarin te ontdekken.

Evenals bij het konijn, waarvan het pas medegedeelde vooral geldt, hebben wij ook aan al of niet uitgesneden stukken van den ureter van de kat, den hond en de rat bij mechanische prikkeling zelfs 5 à 10 minuten en langer na den dood peristaltische en antiperistaltische beweging zien ontstaan.

De peristaltische beweging der ureteren kan dus tot stand komen zonder medewerking van gangliëncellen. Het peristaltisch (en antiperistaltisch) voortschrijden der contractie is een verschijnsel, dat zonder tusschenkomst van zenuwcellen tot stand komt. Met deze uitkomst vervallen, alvast voor den ureter van het konijn, de verklaringen, volgens welke de peristaltische beweging een reflexbeweging zou zijn of van geassocieerde werking zou afhangen.

V.

Verdere proeven over de peristaltische en antiperistaltische beweging. Invloed van plaats en sterkte van den prikkel op het verschijnsel.

De in het voorafgaande hoofdstuk beschrevene feiten hebben ons als uitgangspunt van verdere proeven gediend. De mogelijkheid, om van ieder punt van den ureter golfs-

gewijs voortschrijdende contracties te doen uitgaan, stelde ons ook in staat, een reeks van vragen te beantwoorden, die door waarneming der spontane golven alleen niet of toch minder afdoende tot oplossing kunnen worden gebracht.

Vooreerst trachtten wij uit te maken, of er nog in een ander opzicht dan in de richting een verschil tusschen peristaltische en antiperistaltische beweging bestaat. Wij onderzochten te dien einde het verloop en de voortplanting der contractie in een bepaald stuk van den ureter, waarbij afwisselend de contractie peristaltisch en antiperistaltisch door het waargenomene stuk liep. Om de voorwaarden zoo gelijk mogelijk te maken werd altijd een maximale prikkel gebruikt, die in eene eenmalige sterke kneuzing van den ureter met de een halve mm. breede punten eener sterke pincette bestond. Verder zorgden wij, dat in gelijke intervallen, meestal van 1 minuut, geprikkeld werd, want reeds bij de spontane beweging hadden wij opgemerkt, dat het verloop en de voortplantingssnelheid niet onbelangrijk verschillen naar mate de aan de contractie voorafgaande pauze korter of langeren tijd geduurd heeft. Het resultaat van onze proeven was, dat er noch in het verloop, noch in de voortplantingssnelheid een merkbaar verschil tusschen peristaltische en antiperistaltische beweging bestaat. Wij hebben vooral de voortplantingssnelheid van beide contracties dikwijls en wel aan verschillende langere en kortere gedeelten van den ureter bepaald, zonder eenig onderscheid te vinden. Verder hebben wij ons overtuigd, dat ook de *veranderingen* in het verloop en de voortplantingssnelheid der peristaltische en antiperistaltische beweging volkomen gelijk zijn. Neemt b. v. bij het afsterven de geleidingsnelheid voor de peristaltische beweging af, dan is ook die voor de antiperistaltische beweging evenveel ver-

minderd. Kan men geene peristaltische bewegingen meer opwekken, dan komen ook geene antiperistaltische meer tot stand. Aan een uitgesneden ureter bestaat daarom evenmin als aan een uitgesneden zenuwstam in physiologisch opzicht een verschil meer tusschen boven en beneden of tusschen centrum en peripherie. De ureter verhoudt zich volkomen als of hij één enkele colossale spiervezel ware.

De pas medegedeelde feiten leeren tevens, dat de plaats waar geprikkeld wordt, zonder invloed op het verloop en de snelheid der beweging is.

Van een duidelijken invloed daarentegen bleek de sterkte van den prikkel te zijn. Bij zwakke mechanische prikkeling is de contractie minder sterk, en plant zich, vooral wanneer het geleidingsvermogen van den ureter verminderd is, niet zoo ver voort, als de sterke contracties, die ten gevolge van eene sterke prikkeling derzelfde plaats kunnen opgewekt worden. De voortplantingssnelheid schijnt echter voor zwakke golven even groot te zijn als voor sterke 1).

VI.

Veranderingen in de prikkelbaarheid van den ureter.

Door middel van de mechanische prikkeling waren wij verder in staat eene reeks van feiten vast te stellen,

1) Uit eene reeks van proeven, waarbij niet mechanisch, maar electrisch, door sluiting van een constanten stroom, waarvan de sterkte door een rheochord kon veranderd worden, geprikkeld werd, hebben wij hieromtrent nog veel nauwkeurigere resultaten verkregen. De proeven zullen later door Dr. Engelmann uitvoerig medegedeeld worden.

die de prikkelbaarheid van den ureter en hare veranderingen betreffen. Wel is waar kan men de sterkte van den mechanischen prikkel niet zoo nauwkeurig veranderen en bepalen, dat men in staat zou zijn, kleine verschillen in de prikkelbaarheid te ontdekken en te meten. Intusschen kan men reeds met minder volkomene methoden eenige der voornaamste feiten leeren kennen.

In normalen toestand schijnt de mechanische prikkelbaarheid op alle plaatsen van den ureter nagenoeg gelijk te zijn. Reeds door zeer zwakke drukking, onverschillig of in het bovenste of middelste of onderste gedeelte van den ureter uitgeoefend, verkrijgt men eene sterke, peristaltisch en antiperistaltisch voortschrijdende beweging. Dit geldt echter alleen onmiddellijk na opening der buikholte 1). Reeds na weinige minuten neemt de prikkelbaarheid in de het meest blootgelegde gedeelten van den ureter en later ook op de andere plaatsen af. Eene zwakke drukking, die in het middenste gedeelte van den ureter nauwelijks een zwakke locale contractie meer opwekt, veroorzaakt in het onderste en bovenste gedeelte, die door hare bedekte ligging aan afkoeling minder blootgesteld zijn, aanvankelijk nog eene krachtig voortschrijdende contractie. Later echter, na één of meerdere uren b. v., moet men, om nog contractie te verkrijgen, op alle plaatsen eene sterke drukking aanwenden. Of

1) Daar men in dit geval ook spontane periodieke bewegingen verkrijgt, die de prikkelbaarheid voorbijgaand doen afnemen, is het bij deze proeven van grooten invloed op welk oogenblik men mechanisch prikkelt. Men moet er voor zorgen dat aan iedere prikkeling een zoo lang mogelijke pauze en wel aan de verschillende prikkelingen even lange pauzen voorafgaan. De duur dezer pauzen hangt natuurlijk af van de snelheid, waarmede de spontane golven elkander opvolgen.

het nierbekken in normalen toestand eene andere prikkelbaarheid bezit dan de ureter, kan men natuurlijk niet wel uitmaken. Heeft men het nierbekken na onderbinding der arteria en vena renalis blootgelegd, dan schijnt het aanvankelijk eene hoogere prikkelbaarheid te bezitten dan op denzelfden tijd de verschillende gedeelten van den ureter. Spoedig echter neemt zij aanzienlijk af.

Uit de reeds medegedeelde waarnemingen en proeven blijkt, dat de prikkelbaarheid van den ureter, hoewel dan ook verminderende, toch onder zeer abnormale conditiën langen tijd kan voortbestaan. Men is vooral bij vermijding van afkoeling nog één uur en langer na het ophouden der spontane beweging in staat, op iedere plaats door mechanische prikkels contracties op te wekken.

Een duidelijken, hoezeer betrekkelijk geringen invloed op de prikkelbaarheid, zooals de proeven op afgebondene of uitgesnedene ureteren aantoonen, heeft het ophouden der circulatie. Men kan zich aan het bovenste gedeelte van den ureter, door afwisselend afsluiten en openen der arteria renalis, hiervan ook overtuigen. Duidelijker nog springt de invloed der temperatuursveranderingen in het oog. Dezen erkent men niet alleen aan het spoedige dalen der prikkelbaarheid van de sterk aan afkoeling blootgestelde plaatsen, maar vooral ook aan het feit, dat door verwarming, b. v. door bedekking van den ureter met de warme ingewanden, de prikkelbaarheid weder verhoogd of hersteld worden kan.

Behalve de meer blijvende veranderingen, die de prikkelbaarheid onder den invloed van circulatie en temperatuur ondergaat, is zij ten gevolge der contracties zelven tijdelijk aan eene voorbijgaande daling onderworpen. Onmiddellijk na iedere contractie, dus onmiddellijk na de systole, is de prikkelbaarheid = 0. Gedurende de daarop volgende diastole

en pauze herstelt zij zich allengs en wel des te sneller en des te volkomener, naar mate de ureter zich onder meer gunstige voorwaarden bevindt. In een nog warmen verschen ureter, waarin het bloed normaal circuleert, schijnt reeds na eenige secunden de aanvankelijke prikkelbaarheid weder bereikt te zijn. In een afgekoelden of aan den bloedsomloop onttrokken ureter herstelt zich de prikkelbaarheid veel langzamer (na 5, 10, en meer sec.) en minder volkomen, eindelijk in het geheel niet meer.

VII.

Veranderingen in het verloop en de voortplanting der beweging van den ureter. Invloed van vermoeienis.

De beschreven veranderingen in prikkelbaarheid gaan vergezeld van veranderingen in het verloop en de voortplanting der bewegingen. Reeds in III hebben wij van deze laatste melding gemaakt, in zooverre zij door waarneming der spontane beweging konden worden vastgesteld. Met behulp van de mechanische prikkeling was het mogelijk, de daar verkregene resultaten te bevestigen en verder uit te breiden.

Vooreerst een woord over de veranderingen in het verloop der locale verschijnselen, van systole en diastole. Gemakkelijk overtuigt men zich, dat, met de allengs afnemende prikkelbaarheid, de duur van systole en diastole aanzienlijk toeneemt. Kort voor het definitief ophouden der prikkelbaarheid is zij het grootst. Al waren wij ook niet in staat, den duur nauwkeurig te meten, wij mogen toch zooveel met zekerheid beweren, dat systole en diastole gezamenlijk ten slotte meer dan ééne secunde, dik-

wijls zelfs meer dan twee secunden duren. Men neemt dezen langen duur waar, wanneer de ureter sterk afgekoeld is, of wanneer hij door afbinden of uitsnijden aan den bloedsomloop is onttrokken. Zonder moeite kan men zich overtuigen, dat bij verwarming of herstelling van den bloedsomloop (b. v. door openen der te voren geslotene arteria renalis) de duur van systole en diastole weder afneemt. Hoe deze duur verandert, wanneer de prikkelbaarheid ten gevolge eener contractie voorbijgaand heeft afgenomen, hebben wij niet nader onderzocht. Toch scheen ook in dat geval het verloop van systole en diastole trager te zijn.

Wordt de duur van de systole langer, dan wordt ook tevens de contractie zwakker, eindelijk nauwelijks waarneembaar. Dezelfde middelen, die de prikkelbaarheid verhoogen (verwarming, herstelling van den bloedsomloop) zijn dan ook van gunstigen invloed op de grootte der contracties.

Nauwkeuriger konden wij met behulp der mechanische prikkeling de veranderingen in de voortplanting der beweging onderzoeken. Hier springt vooral het feit in het oog, dat met afnemende prikkelbaarheid de weg, die eene door mechanische prikkeling opgewekte contractie doorloopt, dus het geleidingsvermogen van den ureter, kleiner en kleiner wordt. In den beginne loopt de golf van de geprikkelde plaats uit naar de beide kanten tot aan het einde van het geprikkelde stuk. Heeft de prikkelbaarheid, hetzij blijvend, b. v. door afkoeling, of tijdelijk ten gevolge eener contractie afgenomen, dan plant zich de beweging, in haar verloop zwakker en zwakker wordende, slechts over een kleiner gedeelte voort, eindelijk slechts over de onmiddellijk aan de geprikkelde plaats grenzende gedeelten, over eene uitgestrektheid van hoogstens

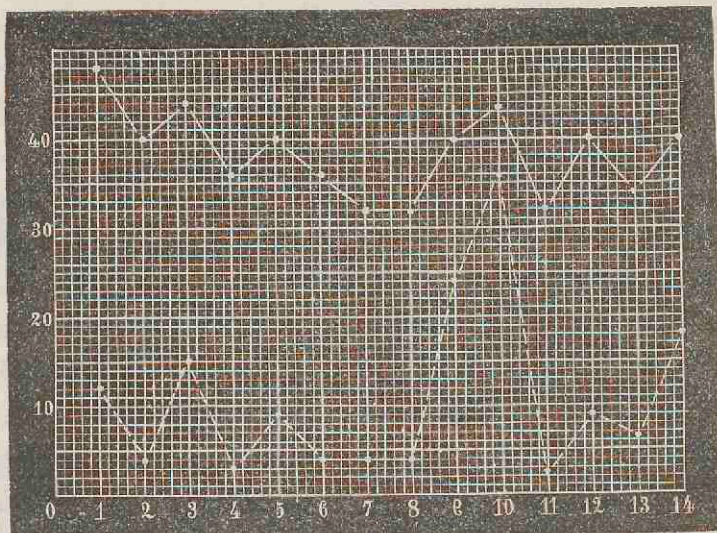
weinige mm. 1). In plaats van de peristaltisch en antiperistaltisch voortschrijdende contractiegolf krijgt men dan slechts eene locale samensnoering, die dikwijls seconden lang aanhoudt. Verhoogt men de prikkelbaarheid weder door verwarming of door den afgebonden of uitgesneden ureter een tijd lang te laten rusten, dan herstelt zich ook tijdelijk het geleidingsvermogen en loopen de golven weder van de geprikkelde plaats peristaltisch en antiperistaltisch naar beneden en naar boven.

In het nauwste verband met deze veranderingen staan de wijzigingen, die de voortplantingssnelheid ondergaat. Reeds boven (III) hebben wij cijfers medegedeeld, waaruit blijkt, dat de voortplantingssnelheid met de temperatuur klimt en daalt, en dat zij verder verschillend is naarmate de ureter een korteren of langeren tijd gerust heeft. Met behulp der mechanische prikkeling hebben wij hieromtrent nog nauwkeuriger resultaten verkregen, vooral wat het laatste punt, de veranderingen in de voortplantingssnelheid ten gevolge der vermoeienis door de contractie zelve, betreft.

Tot opheldering hiervan diene fig. 3, die het verloop eener op den rechter ureter van een groot konijn genomene proef wedergeeft. De cijfers op de abscisse drukken de nummers der waargenomene golven uit. De ordinatenhoogten der door onafgebrokene lijnen met elkander verbundene punten geven de voortplantingssnelheden der verschillende golven in halve mm. aan, de ordinatenhoogten der door afgebrokene lijnen vereenigde punten drukken den duur der aan iedere contractie voorafgegane pauze uit,

1) Het spreekt van zelf, dat men bij deze proeven maximale prikkels gebruiken moet; want wij hebben gezien (zie V. pag. 65) dat, ook bij nog weinig verminderde prikkelbaarheid, zwakke contracties zich slechts over een kleine streek voortplanten.

Fig. 3.

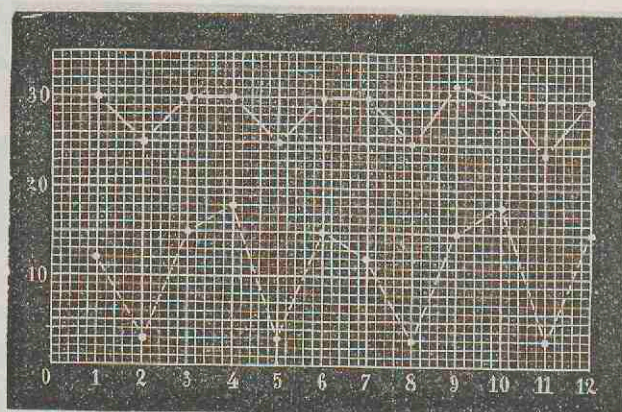


waarbij de hoogte van 1 mm. = 5 sec. is. De golven werden opgewekt door sterke mechanische prikkeling (kneuzing met een pincet), eerst van den isthmus, dan van den bulbus. De voortplantingssnelheid werd bepaald met behulp van een metronoom, die drie slagen in de secunde deed; de afstand der twee waargenomene plaatsen bedroeg 8 cm.

Het nagenoeg parallele verloop der twee curven toont ten duidelijkste de evenredigheid aan, die tusschen den duur der aan de contractie voorafgaande pauzen en de voortplantingssnelheid bestaat.

Niet minder duidelijk zien wij dit in fig. 4, die van een ander konijn afkomstig is. Tevens leert die figuur, dat de voortplantingssnelheid en hare veranderingen voor de antiperistaltische beweging dezelfde als voor de peristaltische zijn; want de golven No. 1, 2, 3 en 7, 8, 9 liepen in deze proef van de nier naar de blaas, 4, 5, 6 en 10, 11, 12 liepen antiperistaltisch. In de eerste der genoemde proeven was, namelijk, de ureter zoo dicht

Fig. 4.



mogelijk aan het niereinde, in de andere aan het blaas-einde mechanisch geprikkeld geworden. De snelheid werd bepaald met behulp van een metronoom, die drie slagen in de secunde deed, de afstand der waargenomen plaatsen bedroeg 5 cm. De cijfers op de abscisse en de curven hebben dezelfde beteekenis als in fig. 3.

Het feit, dat de ureter bij vermijding van afkoeling en voortbestaan der circulatie langen tijd dezelfde prikkelbaarheid behoudt, stelt ons in staat, het verloop der ten gevolge eener contractie intredende veranderingen in het geleidingsvermogen, dus het verloop der vermoeienis, gemeten door de veranderingen der voortplantingssnelheid, te bepalen. Te dien einde is het voldoende te weten, hoe groot de voortplantingssnelheid in een bepaald stuk van den ureter in de verschillende oogenblikken na afloop eener contractie is. Dit kan slechts door eene reeks van proeven bereikt worden, die in pauzen van één à twee minuten achtereenvolgens op denzelfden ureter genomen worden. In iedere proef wordt tweemaal geprikkeld: door de eerste prikkeling wordt de contractiegolf *a* opgewekt, die den ureter vermoeit, door de tweede prikkeling wordt de contractie *b* opgewekt, wier voortplantings-

snelheid als maatstaf voor de vermoeienis dient. Heeft men nu in de verschillende op elkander volgende proeven, aan den tijd t , die tusschen a en b ligt, verschillende, aanvankelijk toenemende, later weder symmetrisch afnemende waarden gegeven, en neemt men nu uit alle proeven, waarin t dezelfde waarde heeft, de gemiddelden, dan verkrijgt men de verschillende voortplantingssnelheden voor de verschillende stadia der vermoeienis en leert zoo het verloop van deze laatste kennen 1).

Men merkt zeer spoedig op, dat de voortplantingssnelheid eerst betrekkelijk langen tijd na den afloop eener

1) De lengte van het stuk, waarin men de voortplantingssnelheid bepaalt, moet bij deze proeven klein genomen worden en wel om de volgende redenen. Wij hebben boven reeds vermeld, dat de prikkelbaarheid van den ureter in de eerste oogenblikken na de contractie in hooge mate verminderd is: zelfs bij maximalen prikkel verkrijgt men slechts een zwakke contractie. Nu hebben wij gezien, dat, indien de ureter niet eene zeer hooge prikkelbaarheid bezit, zwakkere contracties, ofschoon met dezelfde snelheid, zich toch nooit zoo ver voortplanten als sterke, maar in haar verloop zwakker worden en allengs verdwijnen. Vooral in de eerste oogenblikken na het afloopen van eene golf plant zich de contractie slechts op kleine afstanden voort, ja bepaalt zich zelfs aanvankelijk tot de direct geprikkelde plaats. Om de laatste redenen is het zelfs in de eerste seconden na affoop eener contractie onmogelijk, bij ureteren althans, wier prikkelbaarheid eenigszins afgenomen heeft, de voortplantingssnelheid te meten. Maar ook in latere perioden, wanneer de contractie zich reeds over eenige cm. voortplant, levert de snelheidsbepaling eenig bezwaar op. De contracties zijn nl. dan nog zwak en het begin der systole is daarom niet zoo nauwkeurig waar te nemen dan bij sterke en snel afloopende contracties. Daar men verder wegens den korten weg dien de contracties aanvankelijk doorloopen, slechts een kort en dicht bij de plaats van prikkeling gelegen stuk tot waarneming kan gebruiken, wordt de fout in de bepaling nog grooter.

contractie weder de aanvankelijke hoogte bereikt, ja dat er onmiddellijk op de contractie een vrij lange tijd volgt, waarin het geleidingsvermogen volkomen opgeheven, dus de voortplantingssnelheid = 0 is. Deze tijd, waarin men door mechanische prikkeling hoogstens eene locale contractie verkrijgt, duurt, onder normale voorwaarden, langer dan één secunde; later, wanneer de prikkelbaarheid door afkoeling of ophouden der circulatie gedaald is, nog veel langer, tot 5, 10 zelfs 15 seconden. Na afloop van dezen tijd keert het geleidingsvermogen terug, de voortplantingssnelheid bereikt zeer snel eene aanzienlijke hoogte en klimt dan langzaam verder, totdat de aanvankelijke hoogte volkomen of nagenoeg weder bereikt is. Wij vonden b. v. bij een ureter de geleidings-snelheid op verschillende tijden na afloop eener contractie, uit de gemiddelden berekend, als volgt:

na 5 sec.	=	0	mm.
„ 10 „	=	0	„
„ 15 „	=	17.4	„
„ 30 „	=	18	„
„ 60 „	=	20	„

De snelheid was aan het begin der proef 24 mm. geweest. In een andere proef, waar de aanvankelijke snelheid 22 mm. was, waren de snelheden:

na 5 sec.	=	0	mm.
„ 10 „	=	0	„
„ 15 „	=	16	„
„ 30 „	=	18	„
„ 45 „	=	20	„
„ 90 „	=	20	„

Onder normale omstandigheden is hoogstens 10 sec. na afloop eener contractie het normale geleidingsvermogen hersteld. Dit volgt reeds uit het feit, dat de voortplan-

tingssnelheden der in pauzen van 10 sec. op elkander volgende spontane golven even groot is. Maar ook wanneer de spontane golven in grootere pauzen (b. v. van 15, 20, 30 sec.) komen, kan men zich, onder voorwaarde, dat de voortplantingssnelheid van deze golven nog normaal is, door mechanische prikkeling er van overtuigen, dat reeds na 10 sec. het geleidingsvermogen weder tot zijne aanvankelijke grootte hersteld is 1). Is de prikkelbaarheid van den ureter blijvend verminderd, dan wordt hiervoor meer tijd vereischt; ook herstelt zich, vooral na ophouden der circulatie, het geleidingsvermogen na eene contractie nooit volkomen. Wij zien dit, behalve in de pas medegedeelde cijfers, ook in fig. 3, waar de latere golven, ofschoon ze in veel langere tusschenpoozen dan de eerste werden opgewekt, toch niet weder de oorspronkelijke snelheid bereiken.

VIII.

Theorie der peristaltische beweging van den ureter.

Wij keeren nu tot het uitgangspunt van ons onderzoek terug en vragen, of wij ons doel bereikt hebben. Zijn de feiten, die ons de anatomische waarneming en de physiologische proeven hebben leeren kennen, voldoende voor eene verklaring van het merkwaardige verschijnsel, dat het voornaamste onderwerp van ons onderzoek was? Wij meenen bevestigend te mogen antwoorden.

Drie feiten van groote beteekenis zijn door de micros-

1) Bij de rat is hiervoor veel minder tijd noodig: nog geen twee seconden, misschien zelfs minder dan ééne seconde,

copische waarnemingen aan het licht gebracht. Zij betreffen den bouw der spierlaag van den ureter, de verhouding van het aantal zenuweindigingen tot het aantal spiervezelen en het voorkomen van gangliëncellen. Wij hebben gezien, dat het spiervlies van den ureter (en hetzelfde vonden wij ook voor andere spiervliezen) in physiologisch verschen toestand zich als ééne homogene massa vertoont, waarin de afzonderlijke spiervezelen niet te onderscheiden, niet door merkbare tusschenruimten van elkander gescheiden zijn. De contractiele stof schijnt van de nier tot aan de blaas één continuüm te vormen. Verder hebben wij, zoo niet met zekerheid bewezen, toch hoogst waarschijnlijk gemaakt, dat het aantal der zenuweindigingen in de tunica muscularis aanzienlijk kleiner is dan het aantal der contractiele vezelen, waarin zich het spiervlies bij het afsterven splitst. Zijn onze schattingen juist, dan komt gemiddeld op 25, hoogstens 50 spiervezelen ééne zenuweindiging voor. Ten derde leverde het anatomisch onderzoek het resultaat, dat, met uitzondering van het onderste gedeelte van den ureter, noch in de adventitia, noch in de spierlaag, noch in het slijmvlies, gangliëncellen voorkomen.

Brengen wij deze uitkomsten in verband met de resultaten van onze physiologische proeven, dan kan, naar wij meenen, geen twijfel meer bestaan over de verklaring van het peristaltisch voortschrijden der beweging. Wanneer wij zien, dat iedere mechanische prikkeling van het spiervlies, op welke plaats ook van den ureter aangebracht, eene contractie opwekt, die van de geprikkelde plaats naar beide kanten, dus peristaltisch en antiperistaltisch, voortschrijdt met eene snelheid die 50-en meermalen kleiner is, dan die van de contractiegolf der willekeurige spiervezelen, — wanneer wij verder zien,

dat het peristaltisch en antiperistaltisch voortschrijden der beweging nog aan ieder stukje van den ureter kan waargenomen worden, nadat het uitgesneden en uit het lichaam van het dier verwijderd is geworden, onverschillig of er gangliëncellen in zijn of niet, dan is maar ééne voorstelling mogelijk: het peristaltisch en antiperistaltisch voortschrijden der beweging komt tot stand, doordat de prikkel, zonder tusschenkomst van gangliëncellen en zenuwvezelen, direct van spiervezel op spiervezel wordt voortgeplant. Met andere woorden: in normalen toestand is de ureter physiologisch één enkele spiervezel.

Door de ontdekking van het feit, dat peristaltische beweging ook aan uitgesneden stukken van den ureter, die volkomen vrij van gangliëncellen zijn, op dezelfde wijze als aan den normalen ureter plaats heeft, worden alle hypothesen uitgesloten, die tot de verklaring der peristaltiek de medewerking van gangliëncellen te hulp roepen. Hiermede echter wordt het reeds hoogstwaarschijnlijk, dat het verschijnsel zonder medewerking ook van zenuwvezelen tot stand komt, ja tevens schijnt daaruit noodzakelijk te volgen, dat de ureter in zijne geheele lengte geene motorische zenuwen bezit. Inderdaad gelooven wij eene reeks van bewijzen voor de juistheid van deze laatste paradoxe stelling in handen te hebben. Wij willen tot steun van deze uitspraak nog geen gebruik maken van de merkwaardige uitkomsten, die de proeven met electriche prikkeling opgeleverd hebben, proeven, die ten duidelijkste aantoonen dat de ureter physiologisch als één enkele spiervezel te beschouwen is, maar willen slechts de feiten te hulp roepen, die de mechanische prikkeling ons heeft leeren kennen. In de eerste plaats noemen wij hier het feit, dat mechanische prikkeling

van de adventitia en de daarin liggende zenuwen en gangliën evenmin als prikkeling van het slijmvlies alleen contractie opwekt, ook dan niet, wanneer de ureter op het moment der irritatie eene hooge prikkelbaarheid bezit. Bij kneuzing der grootere zenuwstammen ten minste, die bij den hilus renis en beneden aan de blaas in den ureter treden, zou men toch eene contractie mogen verwachten, en wel eene gelijktijdige contractie van den ureter op zeer verschillende, zoo niet op alle plaatsen. Hetzelfde zou men echter ook moeten verwachten bij kneuzing van den ureter, op welk gedeelte zijner lengte ook. Immers hierbij wordt ook de zenuwplexus in de adventitia gekneusd, dus zeker een aantal der zenuwvezelen geprikkeld, die in de spierlaag eindigen. Men verkrijgt intusschen in dit geval eene locale samensnoering, die zich van de direct geprikkelde plaats uit met eene snelheid voortplant, die 1000 à 2000maal kleiner is dan de geleidingssnelheid in de zenuwen. Wij hebben geene redenen om aan te nemen, dat deze zenuwvezelen van den ureter op mechanische prikkels niet reageeren of een ander geleidingsvermogen bezitten, dan andere zenuwen, aangezien haar bouw in geen opzicht van die der gewone motorische of sensibele zenuwen verschilt. Maar, zoo moeten wij vragen, wat zijn dan die zenuwvezelen, die in de spierlaag eindigen, indien het geene motorische vezelen zijn? Wij hebben slechts de keuze tusschen twee dingen: tusschen sensibele en „trophische” zenuwen. Het ligt niet in het doel van ons onderwerp, dit dilemma te beslissen. Voor ons is het genoeg te weten, dat de zenuwstammen, die in den ureter treden en den plexus in de adventitia vormen, geene motorische vezelen bevatten. Hiermede is tevens ook de vraag beslist, of het peristaltisch voortschrijden der contractie al of niet door

zenuwen bemiddeld wordt. Niemand toch zal durven aannemen, dat alle spiervezelen onderling door zenuwdraden verbonden zijn, die volstrekt niet samenhangen met de zenuwen, die van buiten in de spierlaag indringen, dus van deze uit ook niet kunnen geprikkeld worden 1). Het anatomisch onderzoek toont niets van eene zoodanige verbinding der spiervliezen door zenuwen aan; nergens ook kennen wij eene analoge inrichting. Alle verschijnselen eindelijk kunnen op hoogst eenvoudige en volkomen afdoende wijze verklaard worden, zonder dat men de tusschenkomst van zenuwen behoeft in te roepen.

Deze verklaring bestaat eenvoudig daarin: aan te nemen, zoo als wij boven reeds gedaan hebben, dat de prikkel zich direct van spiervezel op spiervezel voortplant. Men zou zich kunnen voorstellen, dat iedere spiervezel bij hare contractie eene trekking of eene drukking op de aangrenzende spiervezelen uitoefent en deze aldus mechanisch irriteert. Intusschen bestaat er eene reeks van feiten, die het waarschijnlijk maken, dat het voortschrijden der contractie op de voortplanting eener moleculaire werking van spiervezel op spiervezel berust en wel denzelfde moleculaire werking, die zich als prikkelingsgolf in iedere afzonderlijke spiervezel voortbeweegt. Het anatomisch onderzoek

1) Om deze redenen zou ook het door Arnold beschrevene zenuwnet, indien het wezenlijk bestond, wat wij ten stelligste ontkennen moeten, niets met de peristaltische beweging kunnen te doen hebben. Immers volgens Arnold ontspringt dit net direct uit de zenuwvezelen, die in de spierlaag treden en moet dus van deze uit kunnen geprikkeld worden. Wij hebben echter bewezen, dat door prikkeling der zenuwvezelen, die in de tunica muscularis van den ureter treden, geene beweging kan worden opgewekt; dus zou ook door prikkeling van de eindigen dezer vezelen geen beweging tot stand kunnen komen.

levert geen feit, dat hiermede in strijd is. In verschen toestand vertoont zich de spierlaag als ééne homogene massa, waarin geene grenzen tusschen de afzonderlijke spiervezelen waar te nemen zijn. Daar nog niemand een sarcolemma aan de organische spiervezelen heeft kunnen aantoonen, mag men met zekerheid aannemen, dat de contractiele zelfstandigheid van iedere spiervezel op alle plaatsen van hare oppervlakte in onmiddellijk contact is met de contractiele stof der aangrenzende vezelcellen. Het komt ons hoogstwaarschijnlijk voor, dat dit contact in normalen toestand zoo volkomen is, dat de contractiele massa van den ureter van de nier af tot de blaas, anatomisch als één continuüm mag beschouwd worden. Dan nu is het volkomen te begrijpen, dat ook physiologisch de contactiele massa in de geheele lengte van den ureter één continuüm vormt, eene moleculaire werking dus zich onafgebroken in dwarse en overlangsche richting, van de nier naar de blaas of omgekeerd door den ureter kan voortplanten. Waar dit contact opgeheven is, of van het begin af niet bestaat, daar mag dan ook de moleculaire werking, dus de prikkel, zich niet voortplanten. En inderdaad schijnt dit het geval te zijn. Wanneer wij b. v. den blaaswand in de onmiddellijke omgeving van de plaats, waar de ureter haar doorboort, mechanisch prikkelen, dan zien wij toch nooit, dat de contractie der blaasspiereen eene actieve beweging van den ureter opwekt. Evenmin konden wij eene voortschrijding der contractie van den ureter op de blaas waarnemen. De verklaring hiervan vinden wij in de uitkomst van het anatomisch onderzoek, dat de spierbundels der blaas door een dunne bindweefsellaag van de spierlaag van den ureter gescheiden zijn. Eene mechanische prikkeling zou hierdoor niet belemmerd worden.

De veranderingen, die wij allengs in het verloop en de

voortplantingssnelheid der contractie zien intreden, het feit vooral, dat de latere contracties kleinere en kleinere gedeelten doorloopen, totdat ten slotte de samensnoering zich tot de direct geprikkelde plaats beperkt, berust ten deele misschien daarop, dat het contact tusschen de enkele spiervezelen bij het afsterven minder volkomen wordt. Hoe minder volkomen dit contact wordt, des te grooter zal ook de weerstand worden, die de prikkel bij de overgang van spiervezel op spiervezel ontmoet, totdat hij ten slotte in het geheel niet meer doorgelaten wordt. Hiermede in overeenstemming is het, dat bij of na het afsterven van den ureter de grenzen tusschen de spiervezelen microscopisch waarneembaar worden. Toch kunnen wij de genoemde veranderingen in de physiologische verschijnselen ook voldoende verklaren uit de allengs plaatsgrijpende vermindering van de prikkelbaarheid en het geleidingsvermogen der contractiele stof.

Wij willen er nog op wijzen, dat de voortplanting eener moleculaire werking van cel op cel, zonder tusschenkomst van zenuwen, zoo als wij hier bij den ureter meenen te mogen aannemen, ook op andere plaatsen voorkomt. Wij meenen het peristaltisch voortschrijden der trilbeweging, dat men vooral aan de kieuwen van Bivalvae (b. v. de oester) zoo uitstekend kan waarnemen. Het verschijnsel is vroeger uitvoerig door Dr. Engelmann 1) beschreven. Ook in dit geval kan men zich overtuigen, dat het peristaltisch of antiperistaltisch voortschrijden slechts dan tot stand komt, wanneer er nog volkomen contact tusschen de epitheliumcellen bestaat. De cellen

1) Ned. Archief voor Genees- en Natuurkunde. Deel IV, pag. 334. — En: Ueber die Flimmerbewegung. Leipzig 1868, pag. 155.

schijnen ééne samenhangende massa te vormen, nergens neemt men grenzen tusschen de cellen waar, of is de samenhang afgebroken door andere elementen, b. v. beker-cellen, die op andere plaatsen van het kieuwen-epithelium in groot aantal voorhanden zijn. Wanneer ergens het contact tusschen de cellen wordt afgebroken, wanneer b. v. de grenslijnen tusschen de cellen te voorschijn komen, dan schrijdt daar ook de beweging niet meer van cel op cel voort, maar heeft elke cel hare eigene perioden. Meestal houdt zelfs het peristaltisch voortschrijden der beweging reeds langen tijd op, voordat de grenslijnen tusschen de cellen waarneembaar worden.

Dr. Engelmann acht het hoogst waarschijnlijk, dat ook in het hart een analoog proces plaats heeft. Het feit, dat men ook de spierbundels van het hart in afzonderlijke cellen splitsen kan, bewijst volgens hem volstrekt niet, dat ook gedurende het leven de cellen anatomisch en physiologisch van elkander geïsoleerd waren. Immers gelukt het ook den contractielen inhoud van ééne willekeurige spiervezel in schijfjes of fibrillen te splitsen, en niemand zal willen ontkennen dat deze schijfjes of fibrillen in de levende spiervezel zoodanig met elkander vereenigd zijn, dat ze physiologisch één continuüm vormen, de moleculaire werking dus, die de contractie opwekt, zich direct van schijfje op schijfje of van fibril op fibril kan voortplanten. Volgens zijne meening bestaat het spiervlies van den ureter of de hartspieren gedurende het leven evenmin uit afzonderlijke cellen als eene levende willekeurige spiervezel uit schijfjes of fibrillen.

Door latere onderzoekingen moet vastgesteld worden, of de verklaring, die wij voor het tot stand komen van de peristaltische beweging van den ureter gegeven hebben, ook op de beweging van andere uit gladde spiervezelen

opgebouwde organen kan toegepast worden. De tot nog toe bekende feiten maken het niet onwaarschijnlijk; echter schijnen de verschijnselen op sommige plaatsen veel meer samengesteld te zijn, dan in den ureter.

VERKLARING DER PLAAT.

Fig. I toont den linker ureter van een konijn van achteren gezien; het nierweefsel is voor de helft weggenomen en op deze wijze het nierbekken van achteren bloot gelegd. Men ziet, hoe het door den isthmus *i* in den bulbus *b* zich voortzet, die naar beneden zonder scherpe grens in het lichaam van den ureter overgaat. De letters geven aan:

a. r. arteria renalis.

v. r. vena renalis.

a. u. s. arteria ureterica superior.

adv. adventitia.

a. u. i. arteria ureterica inferior.

Fig. II. Stuk eener dwarse doorsnede uit het middenste gedeelte van een gedroogden ureter van het konijn, met verdund azijnzuur behandeld. Vergrooting $\frac{160}{1}$. Op de adventitia, waarin enkele grootere bloedvaten en elastieke vezelen zijn doorgesneden, volgt de spierlaag, bestaande uit eene uitwendige dikkere circulaire en eene inwendige smallere overlangsche laag. Naar binnen van deze ligt het slijmvlies met stervormige bindweefsellichaampjes, bekleed met de epitheliumlaag, die door de inwerking van het azijnzuur samengeschrompeld en donker geworden is. Rechts ziet men eene arteriola perforans uit de adventitia door spierlaag en slijmvlies naar het epithelium verloopen.

Fig. III. Overlangsche doorsnede door epithelium en slijmvlies van een verschen ureter, met keukenzout van $\frac{1}{2}$ ‰ behandeld. Vergrooting $\frac{350}{1}$. De bloedvaten zijn nog met bloed gevuld, de afzonderlijke bloedlichaampjes echter niet te onderscheiden. Links ziet men de haarvaten in profiel aan de oppervlakte van het slijmvlies, in de onderste laag der zeer bleeke epitheliumcellen verloopen.

INHOUD.

INLEIDING	Bladz. 1.
HOOFDSTUK I.	
Anatomisch Onderzoek	3.
HOOFDSTUK II.	
Physiologisch Onderzoek	30.
A. Vroegere waarnemingen	30.
B. Eigen onderzoek	38.
I. Methode. Voorbereiding der dieren	38.
II. Het verschijnsel der spontane beweging van den ureter onder zoo normaal mogelijke voorwaarden.	40.
III. Veranderingen der spontane beweging onder den invloed van verschillende omstandigheden.	49.
IV. Verschijnselen bij mechanische prikkeling van den ureter.	59.
V. Verdere proeven over de peristaltische en antiperistalti- sche beweging. Invloed van plaats en sterkte van den prikkel op het verschijnsel.	63.
VI. Veranderingen in de prikkelbaarheid van den ureter . . .	65.
II. Veranderingen in het verloop en de voortplanting der be- weging van den ureter. Invloed van vermoeienis. . . .	68.
VIII. Theorie der peristaltische beweging van den ureter. . . .	75.



Fig. II.

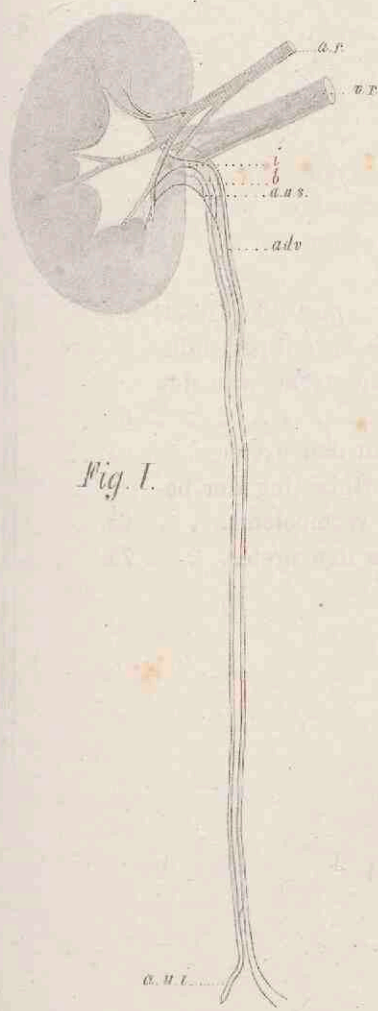


Fig. I.

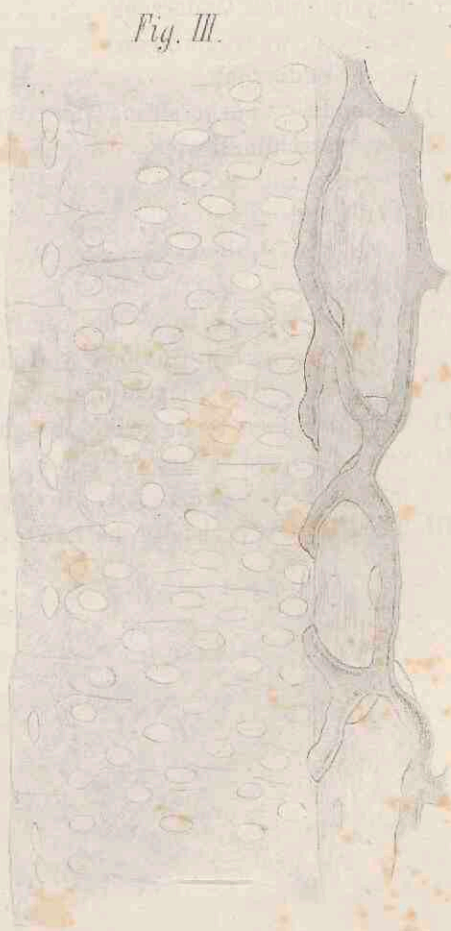


Fig. III.

STELLINGEN.

I.

De peristaltische beweging van den ureter geschiedt zonder tusschenkomst van zenuwen en gangliëncellen.

II.

De prikkel, waardoor de beweging wordt opgewekt, plant zich van de eene spiervezel op de andere voort.

III.

Het »Zuckungsgezetz» van Pflüger geldt in het algemeen ook voor de onwillekeurige spieren.

IV.

Als gezondheidsmaatregel is het dragen van een tame-lijk ontblooten hals zeer aan te bevelen.

V.

Meer dan physiologische experimenten, kunnen de pathologie en de pathologische anatomic de kennis der hersenfunctiën toelichten.

VI.

Hemicranie is eene neurose van den n. sympathicus.

VII.

Die Melancholie ist keine wahre psychische Depression sondern ein hochgradiger Erregungszustand der Psyche.
Wille.

VIII.

Oleum jecoris aselli is geen specificum tegen Scrofulosis.

IX.

Bij Morbus Brightii is hersenoedema in de meeste gevallen de oorzaak der zoogenaamde uraemische intoxicatieverschijnselen.

X.

Zwavelaether heeft geen waarde als narcoticum, zoolang er chloroform aanwezig is.

XI.

Met den oogspiegel kan men in vele gevallen de ver-

anderingen in de intracraniëele bloedsdrukking waarnemen.

XII.

Chloroform-narcose is het beste prophylacticum tegen uittreding van glasvocht na cataract-operatie.

XIII.

Cystoïde degeneratie der nier bij pas geborenen en op hooger leeftijd zijn genetisch twee verschillende ziekteprocessen.

XIV.

Ten onrechte zegt Bouchut: le rachitisme est l'ostéomalacie des enfans.

XV.

Ter genezing van scoliosis, gepaard met éézijdige partiëele spierparalyse, zijn korsetten ondoelmatig.

XVI.

Zoolang men nog niet nader met de pathogenie van het carcinoma bekend is, is het raadzaam iederen harden knobbel uit de borst spoedig te verwijderen.

XVII.

De koorts, die zich op den tweeden of derden dag na den partus vertoont, wordt ten onrechte »febris lactea» genoemd.

XVIII.

De methode van Scheele, zoowel als die van Hop-

kins-Meissner tot opwekking van partus praematurus hebben hunne waarde verloren.

XIX.

Onder de overtollige instrumenten brengen wij: Alle tangen met perinaeumkromming en drukregulatoren, den Air-tractor van Simpson en den Auchenister van Scanzoni.

XX.

Ten onrechte wordt beweerd, dat men bij pelvimetrie met de hand, even goed als met den pelvimeter, zijn doel kan bereiken.

XXI.

Eene antisyphilitische kuur mag men niet beginnen bij het optreden van de Huntersche verharding.

XXII.

De vrije natuur is de beste bewaarschool voor jonge kinderen.

XXIII.

De toenemende beschaving van den mensch moet eene vermindering van zijne lichamelijke krachten ten gevolge hebben.

XXIV.

Eene algemeene geneeskundige statistiek, zooals hier van staatswege wordt opgemaakt, heeft geringe waarde voor de geneeskunde.