



De regeling van den tonus in de spieren van *Helix pomatia* L.

<https://hdl.handle.net/1874/288029>

Acq. 192, 1927

**DE REGELING VAN DEN
TONUS IN DE SPIEREN
VAN HELIX POMATIA L.**

J. W. DE MAREES VAN SWINDEREN

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

**DE REGELING VAN DEN TONUS IN
DE SPIEREN VAN HELIX POMATIA L.**

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT



3969 3621

Diss. Utrecht 1927

DE REGELING VAN DEN TONUS IN DE SPIEREN VAN HELIX POMATIA L.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR
IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKSUNI-
VERSITEIT TE UTRECHT OP GEZAG VAN DEN
RECTOR-MAGNIFICUS DR. A. NOORDTZIJ, HOOG-
LEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE
VERDEDIGEN OP MAANDAG 30 MEI 1927, DES
NAMIDDAGS TE VIER UUR DOOR

JOHAN WYTSIUS DE MAREES VAN SWINDEREN

GEBOREN TE PATERSWOLDE.



UTRECHT

A. OOSTHOEK

1927

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

VOORWOORD.

Op deze eerste bladzijde van dit proefschrift moet ik den lezer verzoeken de literatuurlijst te willen raadplegen.

Dit moge weinig gebruikelijk zijn en niet in overeenstemming met de beteekenis van een literatuurlijst, in mijn geval is het te rechtvaardigen.

Immers we zien dan, dat ik mijn onderzoek heb opgevat als het speciale domein van JORDAN en dat ik tegenover 22 publicaties van hem en zijn leerlingen slechts 7 nummers vermeld, die betrekking hebben op onderzoekingen van andere schrijvers.

Er was voor mij geen reden deze literatuurlijst anders samen te stellen. Het zwaartepunt heb ik gelegd, waar het behoort te liggen, want de geschiedenis van mijn vraagstuk is door JORDAN gemaakt, mijn techniek is niet anders geweest dan een voor-de-hand-liggende voortzetting van zijn techniek en het toestel, dat ik voor mijn onderzoekingen gebruikte, is zijn „tonus-toestel”, gewijzigd naar mijn bijzondere bedoelingen.

Deze erkenning mijnerzijds, welke ik kan geven zonder voorbehoud en met alle erkentelijkheid tevens voor het zeer belangrijke pionierswerk door JORDAN hier verricht, sluit echter niet in, dat mijn werk eenvoudig bij het zijne aan de leiband heeft geloopt.

Integendeel moet ik in 't belang van de juiste beoordeeling er van nadrukkelijk verklaren, dat ik mijn onderzoek begon, waar ik het met mijn leermeester niet eens was. De weg, welke ik gekozen heb, ging tegen die opvattingen in, welke JORDAN in een zijner laatste samenvattende publicaties naar voren bracht. En vooral in den aanvang — maar toch ook gedurende mijn geheele onderzoek — heeft JORDAN mijn opvatting geenszins voetstoots aanvaard. Doordat hij mij zijn critiek niet spaarde en met alle klem van zijn

ervaring van mij verlangde, dat ik langs telkens weder varieeren-
den weg in het experiment nadere bevestiging of althans aanwij-
zingen zocht, heeft hij mij misschien ervoor behoed een overmaat
van theorie en een tekort aan feiten te geven.

Deze soort van tegenwerking is mijns inziens op den duur de
beste medewerking, welke een leermeester den leerling kan doen
geworden.

I. ONTWIKKELING VAN HET VRAAGSTUK EN HET UITGANGSPUNT VOOR VERDER ONDERZOEK.

Toen JORDAN in 1901 promoveerde op een onderzoek van de locomotie van *Aplysia limacina*, was hij zich zeker nog niet ten volle bewust van den rijkdom der nieuw aangeboorde bron van onderzoek.

Wel-is-waar vond hij velerlei nieuws betreffende de beïnvloeding van den tonischen toestand der spieren door het centrale zenuwstelsel en ontwikkelde hij een belangrijk theoretisch standpunt ten opzichte van het wezen van den tonus, maar het was hem nog niet mogelijk de volle beteekenis van zijne vondsten te doen zien.

Hij gaf nog te veel zijn resultaten als bijzonderheden, de physiologie van *Aplysia* betreffende, hoewel hij aan de hand daarvan zeker reeds onderstelde, dat ook bij andere dieren veel nieuws van overeenkomstige grootheidsorde te vinden zou zijn. De werkelijke beteekenis van die eerste publicatie is dan ook alleen te waardeeren in het licht van de later door JORDAN gegeven en doorgevoerde principieele onderscheiding van de twee soorten van tonus. En dan verbazen wij ons er over, hoe JORDAN in zijn proefschrift kon debuteeren met zulk een verdragende beschouwingwijze, steunende op één speciaal onderzoek, zonder die bedoelde onderscheiding te maken. Daar ik vóór alles de bedoeling heb te geraken tot een duidelijke uiteenzetting van het vraagstuk, ga ik op een nadere bespreking van JORDAN's proefschrift hier niet in. En het is hier de plaats, waarop ik verklaren moet, deze gedragslijn consequent te zullen volgen. De verdiensten en de rechten van de onderzoekers worden aldus bekort, maar dit onrecht wordt begaan ten bate van het vraagstuk en het komt mij voor, dat het kwaad zoodoende van tijdelijken aard is.

In 't bijzonder geldt dit voor het werk van v. UEXKÜLL, dat op zeer curieuse wijze steeds parallel loopt aan dat van JORDAN zonder

dat een van beide ook slechts een oogenblik het karakter van onafhankelijkheid verliest.

JORDAN zegt in de eerste alinea van zijn eerstvolgende publicatie, zinspelende op het bovenbedoelde proefschrift: „Was dort Resultat war, soll hier Problem werden.”

En terecht wordt nu dan ook het tonus-vraagstuk op den voorgrond gesteld en de mogelijkheid — ja, de biologische noodwendigheid van het bestaan van twee soorten van tonus op theoretische gronden afgeleid.

Men leze de volgende passage bij JORDAN (1905. I. p. 194).

„Ich habe auf die eigentümlich halbfeste Konsistenz der Schnecken oben schon aufmerksam gemacht, eine Konsistenz, die nicht an das Vorhandensein eines Skeletts gebunden ist.”

„Die Ursache hierzu ist ein Turgor, der jedoch wiederum nicht durch die elastischen Eigenschaften der Körperwand des Tieres, sondern durch einen bestimmten Verkürzungszustand der Muskulatur bedingt wird. Diese Muskeln üben dauernd auf der Leibeshöhleinhalt einen Druck aus, der — nach allen Seiten sich fortpflanzend — die Muskeln ihrerseits belastet. Während wir nun wissen, dass Muskelkontraktion mit Energieverbrauch einhergeht, so ist es andererseits als ausgeschlossen zu betrachten, dass die Dauerverkürzung als Folge eines dauernden Stoffwechselprozesses zu betrachten sei. Einmal spricht hiergegen der Umstand, dass die schnell ermüdende glatte Muskulatur, solange das Tier lebt, am intensivsten aber (bei Helix) während des Winterschlafes, jene relative Verkürzung zeigt (vergl. BIEDERMANN und BETHE). Dann aber kann uns auch eine rein physikalische Ueberlegung zeigen, dass der Unterhalt eines dauernden Druckes auf energetischem Wege viel zu unzweckmässig ist, als dass bei hoch-angepassten Tieren — wie Schnecken doch sind — eine solche mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen wäre.”

Deze beschouwingen, waarvan JORDAN voor zichzelf de prioriteit niet opeischt — integendeel zegt hij vooraf, dat zij aan het werk van andere auteurs als BETHE en BIEDERMANN nauw aansluiten — geven hem dan aanleiding te onderscheiden tusschen

Sperrtonus en Zentral-tonus.

Sperr-tonus is dan wat BETHE (1903. p. 371) noemde: „eine andere Form wirklicher Ruhe” en wat door P. SCHULTZ Substanz-tonus genoemd werd. Dit laatste woord, door JORDAN destijds nog verworpen, omdat er zijns inziens te veel mee gezegd werd, sluit zich echter op merkwaardige wijze bij JORDAN's latere opvattingen aan. Immers we zullen zien, dat hij later de benaming *plastische tonus* en *viscosoïde tonus* gebruikt. (N. B. *plastische tonus* niet in den zin van SHERRINGTON 1909).

In deze tweede onderzoeking gebruikt JORDAN als object de wijngaardslak, *Helix pomatia* L. Hoewel ik voor al mijn proeven dit-zelfde object gebruikte, wil ik toch ook op deze tweede publicatie van JORDAN voorloopig niet nader ingaan.

Slechts schrijf ik deze zin van hem over (1905. II. p. 594). „Also müssen wir auch hiernach annehmen, dass Verkürzung als Tonusschwankung und Verkürzung auf Erregung verschiedenartige Erscheinungen seien.”

We zullen zien, dat dit inderdaad van het grootste gewicht zal blijken te zijn — echter, dat het wel gemakkelijk is de *rekking* van de spier als „Tonusschwankung” op te vatten en experimenteel te bestudeeren, maar dat, wat JORDAN hierboven noemt „Verkürzung als Tonusschwankung”, dus de *tonische contractie* zich heel moeilijk met voldoende klaarheid demonstreeren laat. Het bewijs van 't bestaan dier tonische contractie is misschien het belangrijkste doeleinde van mijn onderzoek geweest.

In de reeks van publicaties, verschijnende in de jaren 1907—1916 onderzoekt JORDAN de physiologie van het spier-zenuwstelsel bij een aantal dieren behorende tot zeer verschillende groepen.

Echter niet steeds vindt hij daarbij die verschijnselen terug, welke we nu met de naam *viscosoïde tonusfunctie* kunnen aanduiden. Zoo vindt hij geen spoor er van bij de vertegenwoordigers der Crustacea, namelijk *Carcinas maenas* en *Cancer pagurus* en ook niet bij de Octopoden en de *acraspede Medusen*. Daarentegen wèl bij *Ciona intestinalis*, (Tunicaat.) *Actinoloba dianthus*,

(Coelenteraat.) en bij de Holothurien (Echinoderm.)

Hieruit blijkt wel — 't geen te verwachten was en in volkomen overeenstemming met JORDAN'S beschouwingen, die ik op bladzijde 4 overschreef —, dat de viscosoide tonusfunctie voorkomt als eigenschap van bepaalde diergroepen, welke echter niet zoölogisch-systematisch zijn te definieeren, maar die des te zekerder als biologische diertypes zijn te karakteriseeren.

Voor den vergelijkenden physioloog wordt hierdoor het vraagstuk dezer bijzondere tonusfunctie van ongemeen belang, vooral ook nog, omdat het zal blijken, dat bovenbedoelde diertypes op zeer treffende wijze te vergelijken zijn met de holle organen, blaas en maag, van de vertebraten, voor zoover het betreft het stelsel van beweging.

JORDAN noemt dan ook deze dieren *Hohlorganartigen Tiere*. Ik zal dit vertalen als *blaasvormige dieren*; deze benaming is minder juist dan die van JORDAN, maar komt mij voor in dit verband duidelijk genoeg en althans kort te zijn.

JORDAN heeft de karakteristiek van deze blaasvormige dieren bij herhaling gegeven; de beste uiteenzetting van het begrip vindt men in zijn publicatie 1914 blz. 368. e.v. Later heeft hij een belangrijke schets gegeven van een mogelijke phylogenie van de verrichtingen van het centrale zenuwstelsel, waarin dan het type der blaasvormige dieren als een merkwaardig ontwikkelingsstadium fungeert. Deze beschouwingen zijn zeer geschikt om ons overzicht te verbreden en tegelijk ons inzicht in de functies van elk der stadia te verdiepen, maar ze vallen buiten het bestek van mijn onderzoek. De lezer vindt ze in de publicaties JORDAN 1919.

Ten overvloede recapituleer ik hier nogmaals de voornaamste punten van boven-bedoelde karakteristiek zoodanig, dat ik in het verdere verloop van mijn onderzoek gemakkelijk naar deze dingen kan verwijzen.

1°. Alle spieren van de blaasvormige dieren zijn gladde spieren, gelegen in den lichaamswand, als regel onder de huid, de lichaamsholte met haar organen en het lichaamsvocht zakvormig omsluitend.

2°. Naast deze spierzak zijn steeds nog andere spieren of spiergroepen — eveneens met gladde vezels — aanwezig, welke dienen voor bijzondere bewegingen; bijvoorbeeld de columellaspiet bij *Helix*, die het dier in staat stelt zich in de schelp terug te trekken. Deze bijzondere spieren hebben zeker merkwaardige tonus-eigenschappen; (v. UEXKÜLL 1900, 1921.) ik laat dit echter buiten mijn beschouwingen.

3°. Geen spier-stelsel is denkbaar zonder antagonisme. Bij de vertebraten geeft het inwendige skelet de physische basis voor dit antagonisme, namelijk een stelsel van hefboomen. De dwarsgestreepte spieren zijn daartusschen gespannen in een vast anatomisch antagonisme: buigspier-strekspiet, sluitspiet-openingsspiet. Het centrale zenuwstelsel beheerscht de physiologie van dit systeem en deze heerschappij is tot een absolutisme doorgevoerd, waarbij het centrum in het spierzintuig de beschikking heeft over een ge-regelde inlichtingendienst.

4°. Echter reeds de gladde spieren, die bij de vertebraten de holle organen omsluiten, ontberen deze mogelijkheid van antagonistische regeling, omdat hier de aanhechting niet op vaste punten van een skelet bestaat. Dat ook de centrale regeling van de physiologie dezer spieren niet gelijk is aan die van de willekeurige spieren is een feit, dat hiermee in volkomen overeenstemming is. Zonder nu op deze centrale regeling door het autonome zenuwstelsel in-te-gaan, kan men zeggen, dat de moeilijkheid van het ontbreken van een skelet voor de tot stand koming van een antagonisme bij de gladde spieren der holle organen hier op dezelfde wijze is opgelost als bij de huidspierzak van de blaasvormige dieren.

5°. De gladde spieren van de holle organen zoowel als van de spierzak der blaasvormige dieren omsluiten een holte, welke steeds volkomen gevuld is. En hoezeer ook het volume dezer holte aan sterke wijzigingen onderhevig is, steeds passen de spieren zich bij deze veranderingen zoo volkomen aan, dat geen verhoogde spanning ontstaat —, dat ook nimmer de spanning — zij het slechts plaatselijk — algeheel is opgeheven.

Dit is de voorwaarde voor het antagonisme dezer spieren: in

plaats van een skelet als physische basis treedt hier de constante, geringe en gelijkmatig verdeelde *turgor* op.

Het woord *turgor* is hier door JORDAN ingevoerd, en het is juist gekozen — echter is het wel nuttig even het verschil te contateeren met *turgor* de botanische term. Bij de plantencel is *turgor* de druk, die de celinhoud uitoefent tegen de celwand en die een gevolg is van de osmotische werking van het celvocht. De celwand is hier niet- of zeer weinig rekbaar, het volume aldus constant, dientengevolge de *turgor* zeer veranderlijk en soms vele atmosferen bedragend. Bij de holle organen en blaasvormige dieren is dit juist andersom: de wand is wel haast onbeperkt rekbaar zonder dat verhoogde spanning optreedt; dus *turgor* constant en laag, maar 't volume blijft de wand onbeperkt volgen, dus nimmer het analogon van plasmolyse!

6°. De weerstand door de spier aan de *turgor* geboden is de *viscosoide tonus*. JORDAN kenschetst deze weerstand menigmaal als *passief*, wat niet geheel juist is. Onder bepaalde omstandigheden heeft deze weerstand onmiskenbare actieve componenten.

7°. Naast de eigenschap van deze verregaande rekbaarheid hebben deze spieren de *contractiliteit*, zooals deze aan alle spieren toekomt, met de hierbij behoorende *verslapping* en ook den *tetano-tonus*, welke uit de *sommeering* van een reeks *contracties* ontstaat. Zoowel de *viscosoide tonus* als de *tetano-tonus* kunnen een bepaalde lengte van de spier handhaven gedurende zekeren tijd — met dien verstande, dat deze tijd voor den *tetano-tonus* beperkt is. Immers deze handhaving kost voortdurend energie; zij is *duur*! De *viscosoide tonus* daarentegen is goedkoop. BETHE (1903) meende, dat deze tonus „niets anders is dan een andere vorm van werkelijke rust.” Dit is misschien te veel gezegd, maar zeker is, dat de *viscosoide tonus* nimmer het verschijnsel van *vermoeienis* vertoont.

We hebben dus naast elkaar in één spier twee systemen:

	System <i>a</i>	Systeem <i>b</i>
positieve phase:	contractiliteit	tonische contractie
handhavende phase:	tetano-tonus	visc. tonus handhaving
negatieve phase:	verslapping	rekking.

Het is speciaal het systeem *b* dat ik hier nader bestudeeren zal; echter daarnaast moet ik het systeem *a* in het oog houden. Want we zullen zien, dat beide systemen zoozeer onafhankelijk van elkaar bestaan, dat een spier uit hoofde van systeem *a* zich verkorten kan en tegelijkertijd uit hoofde van systeem *b* kan rekken.

8°. Misschien waren wij nooit er in geslaagd, deze onderscheiding tusschen beide systemen zoo volkomen door-te-voeren, indien niet een buitengewoon gelukkige omstandigheid ons hier in te hulp kwam. Er bestaan namelijk blaasvormige dieren, die wèl beide systemen *a* en *b* bezitten — echter niet in één spier vereenigd, maar in twee anatomisch gescheiden spiergroepen belichaamd. Aan JORDAN komt de eer van deze gelukkige vondst toe (1913 en 1914). Hij stelde vast, dat bij de Holothuriën in de huid de spiervezels met viscosoide tonusfunctie liggen, welke echter verstooken zijn van contractie — resp. tetanusfunctie. Daarentegen liggen onder de huid twee spiergroepen, namelijk kring-vormige en overlansche spieren, die geen viscosoide tonusfunctie vertoonen, maar die echte contractie-spieren zijn.

9°. De viscosoide tonus staat onder invloed van het zenuwstelsel — dat wil zeggen: niet enkel het centrale zenuwstelsel met centrale regeling, maar ook de zenuwnetten met diffuse regeling.

Steeds onderscheidt zich scherp de wijze, waarop de viscosoide tonus door het zenuwstelsel wordt beïnvloed, van die waarop de prikkelbaarheid en dientengevolge de tetano-tonus beheerscht wordt. Dit gaat zóóver, dat beide functies door verschillende ganglia geregeld worden.

Bij de slakken *Aplysia* en *Helix* zijn de pedaal-ganglia de centra voor den viscosoïden tonus.

Bij de Holothuriën enerveert de radiaire zenuw de echte spieren en verhoogt daarin den tetano-tonus; waar zij verder in de huid verbinding heeft met een zenuwplexus, vermindert haar werkzaamheid den viscosoïden tonus van de spiervezels in de huid. Nòch door electrischen stroom, nòch met chemische middelen of warmte gelukt het deze spieren tot contractie te brengen. Slechts bij mechanische prikkels op de huid vindt een langzame verkorting

plaats, waarbij tevens de huid zeer hard wordt. Hier geeft de viscoïde tonusfunctie behalve de handhaving van de turgor bovendien een bescherming tegen verwonding. En de opheffing van deze tijdelijke tonusverhooging is weer taak van het centrale zenuwstelsel — in casu de radiaire zenuw.

(JORDAN 1914 en 1916. v. UEXKÜLL. 1926.)

10°. Wat doen de zenuwnetten? Deze vraag is gemakkelijk te beantwoorden en ook zóódanig, dat het antwoord dadelijk aannemelijk klinkt. Maar erkend dient te worden, dat we hier in feitelijke kennis zeer te kort schieten. Ik noem dan als functies van de zenuwnetten: eerstens de verbreiding van de prikkelingstoestand overeenkomstig de wet van het *décément*, en tweedens de vereffening van den viscosoiden tonus tot een gelijkelijke verdeling over de geheele oppervlakte bereikt wordt.

11°. Hoewel viscoïde tonusfunctie en contractiliteit fysiologisch streng gescheiden moeten worden, is het toch niet eenvoudig deze scheiding experimenteel te doen blijken. Beide functies zijn in het leven van het dier tot een nieuwe fysiologische eenheid eng verbonden, namelijk die van het bewegings antagonisme. Wat we zien is gewoonlijk de werking van één functie gesuperponeerd op die van de andere, dus een algebraïsche som. We hebben geen directe criteria om een contractie te onderscheiden van een verkorting, die uit hoofde van viscoïde tonus ontstaat. En hoe onderscheiden we de verlapping (als opheffing van de contractie) van de verlenging, die ontstaat ten gevolge van tonusverlaging?

Als een slak kruipt over een scherpe kant of bij het kruipen een bocht begint te maken, zien we de contractie aan één kant en in volkomen antagonisme daarmee de verlenging aan de tegenovergestelde spiergroepen. Aan de hand van al het voorafgaande moeten we ons indenken, dat we hier te maken hebben met een antagonisme: niet van een positieve fase tegenover de negatieve fase van één enkelvoudige spierfunctie — maar van de positieve fase van één functie (contractiliteit!) tegenover de negatieve fase van een andere functie (viscoïde tonusopheffing). Slechts deze zienswijze doet ons begrijpen, wat het merkwaardige is in de

bewegingsmechanica van de blaasvormige dieren. En ik moet wel het juiste inzicht in de mogelijkheid van een dergelijk antagonisme tusschen twee verschillende systemen bij den lezer vooropstellen, voor ik beginnen kan een van deze systemen te analyseeren. Immers we zullen zien, dat mijn geheele techniek van onderzoek — welke van JORDAN afkomstig is — berust op de aanvaarding van de karakteristiek der blaasvormige dieren.

We kunnen ons nu afvragen: Wat is het wezen van den viscosoiden tonus? Wat gebeurt in de spier, als deze rekt?

Laten we dadelijk vaststellen, dat we niet weten, wat in wezen de gewone tonus is, nòch wat spiercontractie is, nòch wat in de zenuw gebeurt als deze een prikkel geleidt. Wel staan ons hypothesen ten dienste, maar de aanvaarding daarvan is steeds in hooge mate afhankelijk van persoonlijke neiging en van den tijdgeest. Of we onze verklaringen zoeken in electriciteit, chemie, physico-chemie, in enzymen of hormonen, steeds geeft ons antwoord niet méér dan: „ein Irrtum von heute!”

Dit verontruste ons echter niet; alle genres van antwoorden zijn hier goed met uitsluiting van het genre, dat tot geen verder onderzoek aanleiding geeft. Het is in dezen geest, dat ik zal trachten dieper door te dringen tot de theoretische kern van mijn vraagstuk. Ik kom aldus tot een voorstelling, welke zooveel mogelijk alle resultaten van mijn onderzoek zal omvatten, maar die ik toch niet anders geef, dan als „Wissenschaftliche wahrheit” in den zin van v. UEXKÜLL, namelijk welbewust, dat het later een „dwaling van heden” zal blijken.

Welk antwoord geeft Jordan zelf op de vraag naar het wezen van den viscosoiden tonus? In zijn proefschrift (1901.) geeft hij — ondanks het feit, dat hier nog niet tusschen viscosoiden tonus en tetano-tonus onderscheiden wordt en waardoor misvattingen ontstaan — toch reeds een hypothese, welke van voldoende draagwijdte zal blijken om zich in de eerstvolgende publicaties te handhaven. Terwijl dan later het onderscheid tusschen beide tonussoorten scherp gesteld wordt, vindt men van den viscosoiden tonus

bij JORDAN de volgende karakteristiek:

Het is de een- of andere vorm van energie, die zich in de spier manifesteert als spanning, als passieve weerstand tegen rekking. Tonus-hoogte, of tonus-niveau is vergelijkbaar met potentiaal en zenuwbanen zijn tonus-geleiders, waarlangs de tonus vloeit van plaatsen met hooge potentiaal naar plaatsen met lage potentiaal. Men kan dus spreken van tonus-verval. Het pedaal-ganglion (bij *Aplysia*, *Helix* en *Ciona*) vernietigt tonus, verlaagt dus de plaatselijke potentiaal. Dientengevolge wordt langs de zenuwbanen tonus uit de spier weggezogen. Dit verklaart dan de functie van het ganglion als remmingscentrum.

Of de tonus ontstaat in de ganglia òf door stofwisseling in de spier (myogene tonus) òf door toevoer uit centripetale banen laat JORDAN onbeslist; althans in zijn proefschrift zegt hij, dat hij hierover geen meening wil uiten. Later heeft hij — hoewel alleen bij wijze van onderstelling — gezegd, dat tonus diffuus zou opgewekt worden in en door de zintuigcellen in de huid en van hier langs de zenuwnetten en banen verbreed volgens de regel van tonus-verval. De ganglia van het centrale zenuwstelsel zijn daarbij niet enkel knooppunten, maar echte centra en de regeling van de tonus-verbreding geschiedt door de ganglia overeenkomstig den toestand van de geleidingseindpunten.

Deze opvattingen, welke ik onstelselmatig bijeenbracht uit JORDAN'S geschriften van vóór 1916, geven allerminst een billijk referaat. Maar het was mij hier niet mogelijk te doen uitkomen, hoezeer JORDAN steeds de theorie baseert op feiten van waarneming en experiment, — hoe ook bij hem de theorie niet einddoel is, maar hulpmiddel en stimulans tot verder onderzoek. Het had voor mij dan ook geen zin bij deze opvattingen steeds de plaats te vermelden, waar men ze vinden kan. Genoeg zij het, dat ze JORDAN'S eerste beschouwingswijze representeeren, namelijk, wat hij zelf genoemd heeft, de *d y n a m i s c h e* opvatting.

In 1916 vermeldt JORDAN voor 't eerst de dissertatie van ARISZ (waarover ik nog uitvoerig zal schrijven). Hier begint een kentering en JORDAN vergelijkt de tonus-functie met de visceuse weer-

stand van de gelatine-staafjes van ARISZ. Wel had JORDAN vroeger reeds herhaaldelijk de woorden *viscositeit* en *fluiditeit* gebruikt voor de stoffelijke geaardheid van de spieren met tonusfunctie. Reeds in het citaat, dat ik op bladzijde 4 overschreef, spreekt hij van de *halb-feste Konsistenz der Schnecken*.

Maar na 1916 begint JORDAN de vergelijking van de viscoïde tonus met de viscositeit van een gel méér en méér door-te-voeren in de richting van een gelijkstelling van beide verschijnselen.

In het korte, maar zeer lezenswaardige artikel van 1917 schrijft Jordan gespatieerd: „nicht die Länge des Muskels, sondern der Grad seiner Viskosität wird beeinflusst. (namelijk door het centrale zenuwstelsel).

In een zeer omvangrijke, samenvattende publicatie van 1918, verschenen in de *Ergebnisse der Physiologie*, schrijft JORDAN op bladzijde 180 e.v.:

„Trotz aller dieser Uebereinstimmung mit einem rein physikalischen Vorgang, haben wir noch keinerlei Recht, uns von dem wahren Wesen des für die Tonusfunktion charakteristischen Widerstandes eine Vorstellung zu bilden. Die elastischen Erscheinungen im Tonusmuskel dürften sich in nichts Wesentlichem unterscheiden von analogen Geschehen im Gelatinestäbchen. Anders die Plastizität der Muskeln. Dieses Vermögen, das durch Zentralnervensystem und Gifte wie Kokain beeinflussbar ist, ist sicherlich „physiologischer“, muskulärer Natur. Sein Verhältnis zu Fluidität und Viskosität des nicht organisierten Kolloids steht noch in keiner Weise fest.”

Hier wordt dus nog steeds de gelijkstelling van tonusfunctie en viscositeit verworpen.

Onmiddellijk op deze passage volgt in hetzelfde artikel een paragraaf over: „Der Prozess, welcher der tonischen Dehnung reziprok ist.” Hiermede is bedoeld de tonische contractie, het zwakke punt in een dynamische opvatting van de tonusfunctie. JORDAN geeft zich hiervan ter dege rekenschap. Wel heeft hij een aantal aanwijzingen voor het bestaan van deze tonische verkorting, maar feitelijk is het hem niet mogelijk gebleken direct er mee te experimenteren, behoudens de ééne uitzondering van de zoogenaamde

halfdier-proef, welke uitermate lastig is, slechts zelden volkomen slaagt en die toch te ingewikkeld is om met zekerheid te concludeeren, dat we daar inderdaad met een tonische verkorting te doen hebben. Nu is het wel vreemd, dat de rekking van de spier zich zoo gemakkelijk en glashelder demonstreeren laat, terwijl de reciproque verschijning, die toch even constant moet voorkomen in het leven van het dier, voor den experimentator zoo weinig toegankelijk blijft. De Holothuriën geven wel iets te zien, wat we als tonische verkorting kunnen opvatten, maar eerstens zijn bij deze dieren zooveel ongewone omstandigheden en moeilijkheden (men zie de publicatie van v. UEXKÜLL 1926) en dan hebben we het recht ook voor andere dieren als bijv. *Helix* de demonstratie van een tonische verkorting te eischen.

Tenzij we viscosoide tonus en viscositeit gelijkstellen! Immers het gelatinestaafje, dat gerekt is, verkort zich niet weer. Bij een gel behoeven we naar een tonische verkorting niet te vragen. Maar als we tot die gelijkstelling overgaan, hebben we de dynamische opvatting van de tonusfunctie verlaten en zijn we tot een statische opvatting gekomen.

Deze beschouwingswijze culmineert bij JORDAN in zijn publicatie van 1922. Het onderzoek, waarop het artikel berust, werd verricht door JORDAN'S leerling P. J. VAN DER FEEN; het is geheel toegespitst om te zien, in hoeverre de gelijkstelling van viscosoide tonus en viscositeit is door-te-voeren. En het antwoord is bevestigend. JORDAN schrijft hier:

„Die Tonusfunktion ist eine besondere Form jener Plasticität, welche bei allen kolloidalen Stoffen, zumal im Gelzustande vorkommt.” (blz. 316). „..... unsere Auffassung, dass der Tonus glatter Muskeln nichts anders sei, als jene Grundeigenschaft aller kolloidaler Systeme, nämlich die Eigenschaft der Plastizität.” (blz. 319).

De viscosoide tonus wordt genoemd: „jene irreversible Erscheinung” en in aansluiting hiermee (blz. 317) meent JORDAN, dat we met BOTTAZZI moeten aannemen, dat de gladde spier uit twee componenten bestaat, waarvan één de drager is van den tonus,

terwijl de andere alle verkortingen bewerkstelligt.

Hieruit zou volgen, dat een verkorting uit hoofde van tonusverhooging niet bestaat; — dat we dus niet behoeven te zoeken naar de omgekeerde (= reziprok) phase van de rekking.

De dynamische opvatting van het tonus probleem is aldus verlaten; er kan geen sprake meer zijn van tonusverval, noch van tonusgeleiding, noch van tonusvernietiging in het ganglion.

Wel blijft de invloed van het centrale zeuwstelsel bestaan maar: „dieser Einfluss, gänzlich unabhängig von der Beeinflussung der Muskellänge, betrifft lediglich den Grad des Widerstandes, also dessen, was ARISZ bei seinem Gelatinestäbchen „Viscosität“ genannt hat.” (JORDAN 1922 blz. 320). „.....Und, was die Hauptsache ist, dass wir es hier mit einer elementaren Stoffeigenschaft zu tun haben, welche direkt dem Einflusse des Zentralnervensystems unterliegt!” (idem blz. 320).

Het is tegen deze opvatting, dat ik in verzet kwam en wel op grond van proeven, waarbij ik tot de voorloopige conclusie kwam, dat de passieve weerstand van de tonusspier tegen rekking zeker berust op viscositeit, maar bovendien op een dynamisch beginsel, dat ik met de woorden tonusopwekking, tonustoevoer en tonusverbruik kan aanduiden. Ook het verschijnsel van de tonische contractie kon ik met eenige waarschijnlijkheid demonstreeren.

Het onderzoek van VAN DER FEEN, (JORDAN 1922) moge van éézijdigen opzet geweest zijn, voor mij is het juist hierdoor van groote waarde geworden. Nu, achteraf, kan ik er van zeggen, dat de zwaar-gecoccainiseerde spieren, waarmee hij experimenteerde, niet méér — maar ook niet minder — zijn dan het *physisch* stelsel, waarop het *physiologisch* antagonisme berust. Op dezelfde wijze kunnen we aan het doode skelet van een vertebraat nog steeds de wetten van de hefboom demonstreeren.

Gelijktijdig met mijn vóór-onderzoek heeft HARDENBERG een reeks van proeven verricht over de werking van het pedaal-ganglion op den viscosoiden tonus bij verschillende temperaturen. Voor zoover zijn onderzoek met het mijne samen ging waren onze resul-

taten identiek (zie zijn publicatie 1926). Zijn opvatting van het wezen van den tonus wijkt echter niet af van die van JORDAN 1922 — althans hij laat zich over een eventueel verschil van meening niet uit.

Toch heeft JORDAN zelf, voortbouwende op de resultaten van HARDENBERG en op diverse nieuwere onderzoekingen, in zijn laboratorium verricht, nogmaals de theorie van de tonusfunctie kunnen herzien. Men vindt de desbetreffende publicaties: 1926. 1° en 2°.

De dynamische opvatting werd hierbij in eere hersteld, zonder dat de resultaten van de statische beschouwingwijze verloren gingen. De oude tegenstelling werd opgeheven en een zeer gelukkige poging ingesteld om beide opvattingen tot één geheel te verheffen.

Ik meen te mogen zeggen, dat ik tot deze vernieuwing heb bijgedragen en ik hoop, dat ik voor de verdere voltooiing ervan nog iets zal kunnen aanbrengen. Want met de dynamische opvatting herrijst de vraag naar de tonische contractie. JORDAN komt in 1926. 2° dan ook uitvoerig hierop terug, maar eindigt met de erkenning, dat een streng bewijs voor 't bestaan van deze soort van verkorting nog ontbreekt.

In mijn onderzoek heb ik mij speciaal er op toegelegd dit bewijs te leveren — althans zoodanige proefcondities te vinden, dat ik geregeld spierverskortingen kon opwekken, welke als tonische contracties te duiden waren. En hierin meen ik wel geslaagd te zijn.

II. METHODE EN TECHNIEK.

JORDAN'S rekkingsmethode is geen kunstmatige spitsvondigheid, waarbij aan de natuurlijke voorwaarden van de gladde spier geweld wordt aangedaan.

Integendeel, het is een rationeele nabootsing van werkingen, waaraan in het levende dier de spierwand moet beantwoorden. Immers, de binnendruk van een blaas wordt in evenwicht gehouden door krachten die alle in de spierwand liggen en waarvan de richting overal samenvalt met raaklijnen aan de oppervlakte van de blaas. De eenvoudige voorstelling van het parallelogram van krachten doet ons zien, dat bij sterkere plaatselijke welving van het oppervlak de spanningskrachten, die met een bepaalde binnendruk evenwicht moeten maken, geringer kunnen zijn, maar dat overal de welving van dezen soepelen wand zoodanig is, dat de spier bij volumeverandering niet reageert op druk, maar op rekking.

En wanneer JORDAN de spier- of een stuk van de spierwand aan rekking onderwerpt, dan behoeft hij niet ten overvloede den druk op den wand te representeeren. Deze kon — ja moet worden uitgeschakeld, wat dan ook bij onze proeven steeds gebeurt. En de spier, geplaatst op ons „tonus-toestel” en met een gewichtje belast, bevindt zich aldus in volkomen normalen toestand voor zoover het betreft de mechanische voorwaarden. Daarentegen moet men erkennen, dat strikt genomen de totaal onbelaste spier op het tonus-toestel in iets minder dan normale omstandigheden verkeert, aangezien de binnendruk — bij Helix is dit de bloeddruk — is afgesneden en niet vervangen door een rekkingslast.

Wat we nu met ons tonus-toestel meten, kan tweeerlei zijn: of we meten het maximum gewicht dat de spier nog juist dragen kan zonder te rekken (en het minimum gewicht, dat geen verkorting geeft) of we bepalen de lengte en de verlenging van de spier bij constante belasting gedurende zeker tijdsverloop. (Zie JORDAN 1908.

1° blz. 224). De eerste methode werd door JORDAN alléén vóór 1908 gevolgd. Schijnbaar heeft deze methode het voordeel een direct inzicht te geven in de graad van tonus, welke op een bepaald oogenblik aanwezig is — doch ik vrees, dat althans voor Helix wij langs dezen weg nooit een juist beeld verkrijgen kunnen. De tweede methode geeft ons een tijd-lengte-curve bij constante belasting; we meten dus indirect den weerstand en hebben in het differentiaal-quotient $\frac{dx}{dt}$ op ieder punt van de kromme een maat voor den viscosoiden tonus. Met eenige critiek zijn deze tijd-lengte-krommen zeer goed te lezen en we hebben hierbij het grootte voordeel, dat deze metingsmethode technisch heel gemakkelijk is en zich registreeren laat — zoo men wil per kymographion.

Sedert 1908 heeft JORDAN eigenlijk steeds volgens deze methode gemeten en ik heb mij eveneens hieraan gehouden.

Zijn oorspronkelijke tonus-toestel heb ik vrij sterk moeten veranderen, waardoor wel-is-waar niets aan het beginsel gewijzigd werd. In bruikbaarheid bleek het apparaat op gelukkige wijze gewonnen te hebben, wat voor mij aanleiding is hier de beschrijving te doen volgen.

In figuur 1 vindt men een teekening van het geheel met de cijfers, zooals die hier in de beschrijvende tekst bedoeld zijn.

Het toestel bestaat uit twee deelen: het eigelijke rek-toestel en de watermantel met reservoirs voor de temperatuurregeling. Aan het rektoestel onderscheidt men een houten voetstuk, waaraan rechts de verticale steunplaat (1). Hier-tegen een flens (2). Dwars door een uitsparing van de steunplaat en vast hiermee verbonden loopt de horizontale rek-baan (3). Dit is een messing plaat van 3 c.M. breed. In de steunplaat (1) boven de rekbaan en juist centraal in de flens is een kleine opening om de draad door te laten, welke in de figuur met stippellijn is aangegeven. De rekbaan, links van de steunplaat is bedekt met een glazen plaatje. In de rekbaan, rechts van de steunplaat is een sleuf, aan weerszijden waarvan een tap is aangebracht. Hierin draait de dunne stalen as van de schijf met schaalverdeling

(4). Deze schijf is van dun aluminium en verdeeld in 180 schaaldeelen. Vast verbonden met deze schijf is een koperen as, waarop een aantal volledige schroefwindingen zijn gedraaid. Een geheele winding is juist 36 m.M. De draad bestaat uit twee deelen: een vaste draad, waaraan een S-vormig gebogen speld en een loopende draad, eveneens met S-vormige speld. Tusschen beide spelden wordt het praeparaat, in casu de spier gehaakt. De loopende draad gaat naar rechts door de steunplaat en omwikkelt de koperen as éénmaal volledig om dan over deze as vrij naar beneden te hangen. Onder aan het uiteinde is een glazen haakje voor de gewichten. Bij één millimeter rekking van het praeparaat, draait de schijf over vijf schaaldeelen. Een naald — bij 't cijfer 4 juist even achter en boven de schijf zichtbaar bevordert de nauwkeurige aflezing.

De draad is bij 't begin zóó over de koperen as getrokken, dat de schijf juist op het nulpunt staat, als de beide spelden elkaar raken. Wordt dan het praeparaat aangehaakt, zoo wijst de schijf dadelijk reeds de absolute lengte van ons object aan. Bedraagt deze méér dan 36 m.M. — of komt het door de rekking zoo ver — dan gaat de schijf weer door het nulpunt en de aflezing gaat gewoon door.

Het andere deel van het toestel is de watermantel voor de temperatuurregeling. Deze bestaat uit een dubbele glazen cylinder, waarvan de buitenste tusschen twee messing platen (6) waterdicht geklemd is. De binnenste cylinder doorboort naar weerszijden deze messingplaten — eveneens waterdicht. De ruimte in de binnenste cylinder noemen we l u c h t k a m e r. De geheele watermantel ligt op een houten s l e d e (5), die langs het houten voetstuk van het rek-toestel gemakkelijk verschuifbaar is van links naar rechts. De luchtkamer omvangt hierbij de rekbaan en sluit ten slotte passend in de flens.

Het vrije uiteinde van de luchtkamer links wordt met een dubbel-doorboorde kurk afgesloten. In een van de boorgaten steekt de thermometer, zóódanig, dat deze geheel vrij van de glaswand èn vrij van de rekbaan blijft. Deze thermometer wijst dus aan de

temperatuur van de lucht in de luchtkamer.

De tweede doorboring van de kurk gebruik ik soms om hierdoor rook te blazen, wat een zeer gemakkelijke wijze is om het praeparaat te prikkelen — natuurlijk zonder dat we de prikkel zoodoende doseeren kunnen. Twee buizen, waarvan één afvoerbuis (7) en één toevoerbuis (8) doorboren de messingplaten. Een

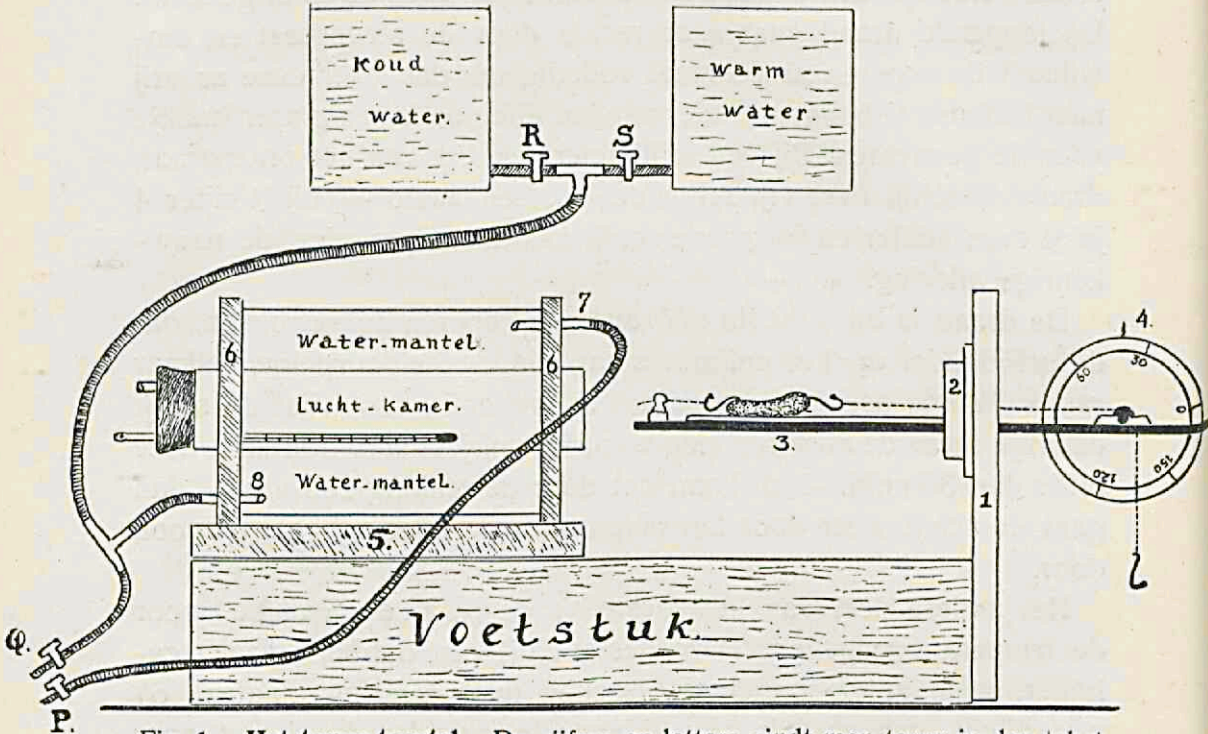


Fig. 1. Het tonus-toestel. De cijfers en letters vindt men terug in den tekst.

stelsel van gummi-slangen met twee T-buizen en vier klemkranen verbindt de watermantel met een dubbel water-reservoir en met de afvoer van de waterleiding. De werking van dit stelsel blijkt uit de figuur: Openen we de kranen P en Q, dan ledigt zich de watermantel. Openen we P en R dan vult zich de mantel met koud water. Openen we P en S dan verkrijgen we vulling met warm water. Is de mantel geheel gevuld en we willen de temperatuur iets verhoogden, dan openen we de kranen P en S slechts even. Willen we echter een snelle en diepe afkoeling bereiken, dan openen we

eerst P en Q, zoodat de mantel leeg loopt, daarna sluiten we Q en openen we R. Als in het koud-water reservoir ijs ligt en we gieten het ijswater, dat uit R dóór de mantel loopt en bij P weer naar buiten komt, telkens opnieuw in de koud-water bak, dan kunnen we zoo de temperatuur in de luchtkamer van 30° C. in enkele minuten tot 4° C. doen dalen. Dergelijke snelle temperaturoldalingen heb ik bij mijn onderzoek noodig gehad.

De gummi-slangen moeten vrij lang genomen worden om een onbelemmerde beweeglijkheid van de watermantel te kunnen waarborgen.

Het object van mijn onderzoek was uitsluitend *Helix pomatia* L., de wijngaardslak. Aan allen zoölogen en vergelijkend-physiologen van zoölogische opleiding is de anatomie en de biologie van dit dier bekend. Voor physiologen van medische opleiding is dit niet te vooronderstellen. Zij vinden een handig boekje in de serie: *Monographien einheimischer Tiere*, waarvan het deeltje over de wijngaardslak van MEISENHEIMER in mijn literatuurlijst genoemd wordt. Eventueel geeft ook het bekende practicum-handboek van RÖSELER en LAMPRECHT de noodige voorlichting.

Bij voorkeur werkte ik met slakken in winterslaap. Daar het steeds noodig is het resultaat bij één dier verkregen te vergelijken met de resultaten van andere dieren, is uniformiteit van materiaal zeer gewenscht. Zomerslakken geven deze niet, wat wellicht op groote verschillen in voedingstoestand is terug-te-brengen. Weliswaar zijn de resultaten, die ik tusschenbeide ook bij zomerslakken controleerde, niet principieel afwijkend, maar bij de winterslaapslakken treden dezelfde verschijnselen veel regelmatigiger van frequentie en sterkte op.

Soms is het noodig op de uniformiteit bijzonder te letten, namelijk als we een serie curves onderling vergelijken willen, terwijl we hoogstens geringe verschillen verwachten kunnen. Men kiese dan even groote slakken; het gewicht van het dier met schelp is mij gebleken een vrij goede maatstaf hiervoor te zijn.

Ook moet men dan de serie proeven onmiddellijk geheel af-

werken. Voor kleine verschillen mag een proef, in December genomen, niet vergeleken worden met proeven, die we in Maart nemen.

Ten slotte is de „thermische voorgeschiedenis” (dit woord is van ARISZ afkomstig) van belang voor de uniformiteit. Gewoonlijk bewaart men de slakken in een kelder, waarin de temperatuur nage-nog constant blijft. Brengt men de slakken, die voor een serie proeven bestemd zijn, gelijktijdig in de werkkamer, waar de temperatuur eenige graden hooger is, dan is de eerste slak misschien tien minuten — een volgende gedurende een uur — de derde gedurende twee uur aan die hoogere temperatuur onderhevig voor ze onderzocht worden. Dit kan storend werken. Alleen door ervaring leert men op deze dingen voortdurend bedacht zijn en ik zal steeds moeten herinneren aan dergelijke bijkomstige moeilijkheden, opdat men niet in de verleiding kome JORDAN's rekkingsmethode in een week proefondervindelijk te willen controleren.

Alvorens tot de operatie over-te-gaan, make men het toestel gereed. Bij aanéengehaakte spelden moet de wijzerplaat het nulpunt aangeven en op de glasplaat, die terdege schoon moet zijn, brenge men een laagje paraffine-olie. In de watermantel is het water op de vereischte temperatuur en de reservoirs met warm- en koudwater zijn gevuld.

De operatie is alwêer schijnbaar gemakkelijk, maar ook hier is uniformiteit van het grootste belang. In de veel-jarige praktijk van JORDAN's laboratorium is gebleken, dat alleen een geoefende hand de noodig uniformiteit benadert.

Met één tik van een vrij zwaren hamer kan men de schelp van de wijngaardslak zóó verbrijzelen, dat het dier — zelf geheel ongeschonden — dadelijk is uit-te-pellen. Voor zoover noodig drukt men met de vingertoppen nu zacht op den mantel om den voet naar buiten te masseeren. Dan is één knip van de schaar voldoende om den voet met den kop te scheiden van den ingewandszak. Hierdoor wordt tegelijkertijd bloedsomloop, ademhaling- en spijsverteringskanaal afgesneden. De gebogen speld van den loopenden draad wordt door de mondopening om de radula gehaakt tot de punt onder de onderlip weer naar buiten treedt. De andere speld

haakt men door het distale uiteinde van den voet, zoodat deze nu op de paraffinelaag komt te rusten met de kopzijde in de richting van rekking. Deze richting is van belang, wijl men fouten maakt als men de slak in omgekeerde zin opspant. Zoolang namelijk het pedaal-ganglion intact is, vermag de voet nog contractie golven te geven en dit heeft bij foutieve opstelling tengevolge, dat de schaalverdeeling draait in tegengestelde zin van rekking. Althans wordt het gewicht van de belasting in dit geval gedragen door den viscosoiden tonus en door de kracht, die de locomotie-golven hebben.

Indien de operatie met de noodige vaardigheid verricht is, duurt het niet langer dan 2 minuten en — wat van meer belang is — men heeft dan een praeparaat, dat volkomen soepel is en zich vlak uitbreidt op de glasplaat. Zelfs het afknippen van den ingewandszak behoeft geen contractie te veroorzaken, welke langer dan enkele seconden aanhoudt. Een onhandig operateur veroorzaakt heel licht het verschijnsel van de zoogenaamde *contractuur*. De voet wordt dan geheel hard, de huid perst slijm uit, rug- en flankspieren zijn sterk gecontraheerd, zoodat het geheele praeparaat soms oprolt, de voetzool buitenwaarts gekeerd.

Wat precies deze contractuur is, durf ik niet beantwoorden. Stellig houdt het verschijnsel nauw verband met de tonusfunctie en is het hetzelfde, wat v UEXKÜLL bij de Holothuriën als *Tonusfang* bestempelt. (1926). Mijn ervaring is — hoewel niet gedocumenteerd te geven — dat deze contractuur bij intacte ganglia soms vrij spoedig opgeheven wordt. Zijn de ganglia door operatie gekwetst, dan bereikt men soms een snelle opheffing door het pedaal-ganglion te exstirpeeren. Indien ook daarna de voet niet snel alle soepelheid herwint of althans aan rekking begint mee-te-given is het praeparaat onbruikbaar.

Van de ganglia-exstirpatie valt nog iets te zeggen. JORDAN heeft aangetoond, dat het *cerebraal-ganglion* met den viscosoiden tonus niets heeft uit-te-staan. We zouden het dus steeds kunnen wegsnijden in alle proeven op tonusfunctie, daar toch alle veranderingen precies eender verlopen, overschillig of het cere-

braal-gaglion aanwezig is of niet.

Echter beheerscht het de prikkelbaarheid van ons praeparaat in dien zin, dat het deze vermindert. Waar dus contracties uit hoofde van prikkelbaarheid onze resultaten kunnen vertroebelen laten we het cerebraal-ganglion intact.

Het pedaal-ganglion is het ganglion voor den viscosoiden tonus. Het ligt bij *Helix* in den onder-slokdarmknoop met de ganglia pleurale, -parietale en -viscerale. Rechter- en linkerhelft van deze ganglia zijn zoo eng samen verbonden, dat deze geheele groep een enkelen knoop vormt.

Bij de techniek van ons onderzoek is het niet mogelijk een deel van deze groep te exstirpeeren — althans te weten, welk deel men exstirpeert. Daarom moeten we steeds den geheelen knoop uitnemen, als we het pedaal-ganglion willen uitschakelen. Exstirpatie van het ganglion wil in mijn tekst dus steeds zeggen, dat de geheele onder-slokdarmknoop verwijderd wordt.

Ook het cerebraal-ganglion wordt hierdoor van de voet afgesneden. Het is met twee connectieven rondom den slokdarm met de groep van het ganglion-pedale verbonden; elke invloed van het cerebraal-ganglion op den voet gaat dus dóór het ganglion-pedale.

We zouden dus mogen verwachten wegens de remmingsfunctie van het cerebraal-ganglion op de prikkelbaarheid, dat exstirpatie van het ganglion-pedale ook een verhoogde prikkelbaarheid tengevolge had. Dit is geenszins het geval. De verklaring van dit feit is te zoeken in de relatie die bestaat tusschen prikkelbaarheid en tonusgraad — en, daar de tonusgraad weer afhankelijk is van het pedaal-ganglion, vermindert indirect de prikkelbaarheid, tengevolge van de exstirpatie van het pedaal-ganglion. Voor *Helix* werd dit door JORDAN reeds aangetoond in 1905 II blz. 553. Ik kan de wisselwerking tusschen tonusfunctie en prikkelbaarheid niet in het bestek van mijn onderzoek opnemen. Een recent onderzoek over de prikkelbaarheid van *Helix* — in JORDAN'S laboratorium verricht — gaven DILLEWIJN en 's JACOB in 1924.

Ganglion-exstirpatie gaat het beste als de voet op de rekbaan gespannen is. We hebben dan tevens in den stand van de schijf

met schaalverdeling een contrôle voor de uitwerking van de operatie. Deze veroorzaakt steeds een snelle, vrij sterke contractie. Indien we er in slagen met één knip van de schaar het ganglion geheel te verwijderen, is de contractie van korten duur; reeds na enkele seconden begint de verslapping en na een halve minuut heeft de spier de oorspronkelijke lengte herkreten. Ook hier geeft elke onhandigheid een storing van langeren duur.

Bij alle proeven, waarin de temperatuur van invloed, althans van belang is, schuift men de watermantel over de rekbaan en late aldus het praeparaat gedurende twintig minuten met rust. Deze tijd mag niet korter genomen worden — behalve in de gevallen, waarin de begintemperatuur voor de proef weinig verschilt van die, waarin de slak reeds verkeert. Maar we moeten zekerheid hebben, dat de spier geheel — dus vooral ook binnen in het weefsel — dezelfde temperatuur heeft verkregen, als de thermometer in de luchtkamer aanwijst.

Een verschil in temperatuur tusschen periferie en inwendig spierweefsel geeft aanleiding tot de grofste fouten — zooals later uit dit onderzoek zal blijken.

Hoe laten we het praeparaat met rust? Hierover kan men verschillend denken. JORDAN gebruikte op zijn toestellen gewoonlijk een rem-inrichting, waardoor de loopende draad tusschen de speld en de schaal wordt vastgehouden. Dan is dus het praeparaat geheel onbelast. Ik heb vroeger (blz. 23/24) reeds beredeneerd, dat deze toestand niet geheel normaal is, omdat in onze proefopstelling de bloeddruk niet vervangen is. Om deze reden gebruik ik nooit een rem, maar houd ik de loopende draad belast met het kleinste gewicht, dat juist instaat is de wrijving in de draaischijf te overwinnen en de draad gestrekt te houden. Dit gewicht is het glazen haakje, dat zelf alleen nimmer eenige rekking veroorzaakt. Deze manier geeft tevens het voordeel, dat we contrôle hebben op het gedrag van de voet tijdens de rust en dat eventueele contracties onbelemmerd kunnen aflopen. Het gewicht van het glazen haakje bedraagt bij mijn toestel \pm één gram; dit noem ik steeds *o n b e l a s t e n* — indien ik aan het haakje een gewicht van 10 gram

hang, zeg ik dat de belasting 10 gram bedraagt.

Welk gewicht mag men aan de haak hangen om rekking te verkrijgen? Is men hierin volkomen vrij? Stellig niet! Het hangt er van af, waarop men experimenteert. Ik heb reeds uiteengezet, dat de viscoïde tonusfunctie een physiologisch gereguleerd antagonisme is, dat gebruik maakt van een gegeven physico-chemisch stelsel. Zoolang men alleen dit laatste wil bestudeeren is de grootte van de rekkingslast vrijwel willekeurig — buitensporig hooge gewichten natuurlijk moeten worden vermeden. VAN DER FEEN belastte de spier met 8 gram. Hij had elk ander gewicht tusschen 3 en 30 gram kunnen nemen, in beginsel zou hij precies dezelfde resultaten gevonden hebben. Alleen gaat de rekking bij hoogere belasting sneller en alle krommen verlopen dan steiler. Op dezelfde wijze kan men aan het vertebratenskelet de wetten van den hefboom demonstree- ren onverschillig of men de pezen belast met 50 gram of 50 kilogram.

Maar anders wordt dit, als ons onderzoek op de physiologische verschijnselen ingesteld is. Dan moet de belasting telkens in overeenstemming met het onderzochte verschijnsel gekozen worden — en het is voorloopig een kwestie van ervaring, wáár dan de grens ligt en bij welke gewichten men de beste resultaten verkrijgt.

In bijna alle gevallen heeft mij een last van 10 gram goed voldaan en daar het voor de onderlinge vergelijkbaarheid van de resultaten wenschelijk is zooveel mogelijk steeds dezelfde rekkingslast te kiezen, heb ik mij dan ook aan dit gewicht gehouden. Men mag dus aannemen, dat ik bij al mijn proeven deze rekkingslast van 10 gram gebruikte — tenzij ik uitdrukkelijk het gebruik van een ander gewicht vermeld. Dat deze belasting niet overmatig is voor de spier van de Helix-voet, begrijpt men wel, als men weet, dat het gewicht van een volwassen wijngaardslak ± 20 gram bedraagt en dat het dier zonder bezwaar tegen verticale glaswanden omhoog kruipt.

Ik heb dit hoofdstuk over methode en techniek vrij uitvoerig uitgeschreven. Eensdeels deed ik dit in de hoop, dat JORDAN'S rekkingsmethodiek meer ingang zou vinden — anderszins ook, om toch vooral niet den indruk te wekken, dat de juiste toepassing van deze techniek in één week geleerd zou worden.

III. DE REKKINGSKROMME.

JORDAN heeft steeds geschreven, dat de spieren van de blaasvormige dieren aan rekking moeten kunnen meegeven zonder spanningstoename. Of, zoo althans Helix- en eigenlijk alle blaasvormigen behalve de Holothuriën — in de rekkingskrommen een spanningstoename vertoonen, dan zou deze toch niet noemenswaard zijn en praktisch te verwaarloozen.

Beschouwt men echter de krommen, die ik in figuur 2 geef — en hiervan voorloopig uitsluitend die, welke betrekking hebben op een spier zonder ganglia, dus de — . — . — . krommen, dan zien we wel degelijk een spanningstoename. Immers de ordinaat geeft de lengte van de spier aan, de abcis de rekkingstijd. De tangens van de hoek, welke de raaklijn in eenig punt van de kromme maakt met de abcis, geeft de rekkingsnelheid in dat punt. En de reciproque waarde van deze rekkingsnelheid is onze maatstaf voor de wêerstand, welke de spier dáár aan de rekking bood. We zien dan met klaarheid, dat er bij 't begin van de rekking een zeer geringe wêerstand is; deze weer-

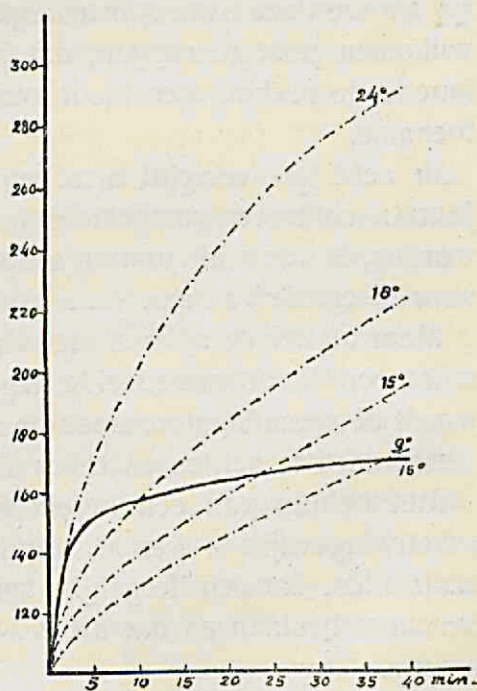


Fig. 2. Rekkingskrommen,
 ————— kromme met ganglion.
 — . — . — kromme zonder ganglion.

stand neemt dan met de rekking snel toe, later langzamer om aldus vrij spoedig tot een contante waarde te naderen. Er is dus van meet-af-aan een duidelijke spanningstoename te zien en dit geldt

evenzeer voor de curve's, die JORDAN'S publicaties voorkomen. Toch heeft hij geen ongelijk deze spanningstoename als praktisch te verwaarloozen te karakteriseeren: men moet evenwel dan in aanmerking nemen in welk verband hij het zegt. Het is hem daarbij vooral er om te doen de spier met viscosoiden-tonus scherp te stellen tegenover spieren zonder deze functie. Rekken we deze laatste soort van spier, dan neemt de weerstand tegen deze rekking zeer snel toe tot bijna oogenblikkelijk het eindpunt van de rekking bereikt is: spanning en rekkingsgewicht stellen zich dadelijk tot een evenwicht in. Dit is de elastische rekking in tegenstelling met de plastische rekking van de spier met viscosoiden tonus. En als we deze twee soorten spieren met elkaar vergelijken, is het volkomen juist te zeggen, dat bij spieren met viscosoide tonus-functie de rekking geschiedt zonder noemenswaardige spannings-toename.

Ik acht het verschil tusschen beide soorten van spieren door JORDAN volkomen vastgesteld. Indien geen nieuwe feiten gevonden worden, is voor mij JORDAN'S opvatting van dit verschil niet meer voor discussie vatbaar.

Maar als we de spieren met viscosoiden tonus dus niet meer beschouwen in bovenbedoelde tegenstelling, doch zelfstandig, dan wordt de spanningstoename, die ze bij rekking vertoonen, wèl noemenswaard te achten en zeker niet te verwaarloozen.

Met behulp van een berekening of van een mechanische beschouwingswijze — en ik verkies hier het laatste — kan men vaststellen, dat een dergelijke spanningstoename voor deze objecten moet bestaan en dat dit een wezenlijke factor is in de tonus-functie.

Denken we ons een blaas geheel gevuld met een gas of een vloeistof, zoodanig, dat er binnen een overdruk of turgor heerscht ten opzichte van de buitenwereld. Hoe groot is dan ook de spanning in den wand van die blaas?

Eerstens hangt dit af van de grootte van dien overdruk. De spanning neemt toe met de tweede-machtswortel van de druk.

Maar bovendien neemt de spanning toe met de absolute grootte

van de blaas. Dit is met een voorbeeld onmiddellijk duidelijk te maken. In een capillaire glazen buis kan men koolzuurgas samen persen tot honderd atmosferen; de glazen wand van slechts enkele millimeters dikte zal niet breken. Maar een zoogenaamde koolzuurbom, waarin dezelfde gasdruk heerscht, moet een sterke stalen wand hebben om hieraan weerstand te kunnen bieden. En worden de afmetingen nóg groter, dus de welving van het oppervlak geringer, bijvoorbeeld bij de stoomketel, dan is bij een druk van slechts enkele atmosferen reeds een even sterke ijzeren wand noodig, als bij de koolzuurbom met honderd atmosferen druk.

Reeds om deze reden moeten de spieren in de wand van de blaasvormige dieren en de holle organen de eigenschap hebben bij grooter wordend volume te rekken onder spanningstoename, ook al blijft de geringe overdruk binnen de spierzak bij deze volumevermeerdering onveranderd.

Een tweede factor komt hier bij: als de spierzak uitzet, wordt de wand dunner! Want eenzelfde hoeveelheid spiermateriaal moet grooter volume omsluiten. De dunner geworden wand moet dus de vereischte grootere weerstand kunnen bieden. Beide factoren in dezelfde richting werkend, veroorzaken, dat een spanningstoename bij rekking voor de viscosoïde tonusspier een onomkoombare eisch is — met dien verstande echter, dat al deze beschouwingen gelden, zoolang er sprake is van een overdruk, die binnen de spierzak onveranderd gehandhaafd moet blijven. Is er geen overdruk, dan kan de rekking van den wand geschieden zonder spanningstoename en dan wordt dus de tijd-lengte kromme rechtlijnig. Dit nu is het geval bij de Holothuriën — althans bij de rekkingskromme van de huid. — We zouden hieruit mogen besluiten, dat bij de Holothuriën inderdaad geen overdruk bestaat — een omstandigheid, die alleen kan voorkomen bij waterdieren, daar hier de invloed van de zwaarte der inwendige organen wordt opgeheven door de waterdruk buiten op het dier.

Bij de nu volgende bespreking van het onderzoek van ARISZ zullen we zien, dat de rekking van een gel steeds gekenmerkt is door een spanningstoename, zóódanig, dat de krommen hiervan

volmaakt gelijken op die, welke ik in figuur 2 gegeven heb. Hieruit zou dan volgen, dat de rekking van de huidspieren van de Holothuriën niet waarlijk viscosoïed kan zijn, immers dan zou de curve niet rechtlijnig kunnen verloop. En als bij één van de blaasvormigen de tonusfunctie niet gebaseerd is op viscositeit, dan is dit een ernstig argument tegen de werkelijke overeenkomst van beide verschijnselen ook bij de andere dieren uit deze groep. Maar heel veel waarde hecht ik aan deze — overigens correcte — argumentatie niet. Want de Holothuriën hebben méér van deze eigenaardigheden, waarvan de onderlinge samenhang zich nog niet laat overzien.¹⁾

Wat nu het onderzoek van ARISZ betreft, dit werd verricht in het laboratorium van ZWAARDEMAKER. In opzet had het niets uit-testaan met de publicaties van JORDAN, die toen (1914) reeds verschenen waren.

ARISZ belastte gelatine-staafjes met kleine gewichtjes en bepaalde de tijd-lengte curve. Zijn resultaten wil ik hier in acht punten samenvatten, althans voor zoover het ons interesseert.

- 1°. Belasting van een gel veroorzaakt rekking uit hoofde van elasticiteit en verandert tevens de graad van elasticiteit.
- 2°. Belasting veroorzaakt bovendien rekking uit hoofde van viscositeit en verandert tevens de graad van viscositeit zóódanig, dat de weerstand tegen de rekking toeneemt.
- 3°. Verhooging van temperatuur veroorzaakt snellere rekking, dus een steiler verloop van de kromme.

¹⁾ Tegen het onderzoek van ARISZ zijn bezwaren in-te-brengen van colloid-chemisch standpunt. Er zou uit blijken, dat het gelatine-staafje geen gel genoemd mag worden, omdat het structuur heeft. Ik wil hierin niet treden, omdat het 1°. buiten mijn bevoegdheid valt en 2°. omdat het niets afdoet aan de vergelijkbaarheid van het gelatine-staafje met de spieren der blaasvormige dieren. Integendeel, als inderdaad het gelatine-staafje een structuur bezit, behoeven de Holothuriën niet langer als buitensporig aangemerkt te worden. De rechtlijnige kromme bij deze dieren is dan zeer wel verklaarbaar.

- 4°. Wordt de gel na eenigen tijd van rekking ontlast dan blijft de verworven verlenging gehandhaafd — behoudens een zeer gering verlies ten behoeve van de elasticiteit.
- 5°. Ontlast men de gel na de rekking niet geheel, doch laat men een kleine restlast bestaan, dan gaat na de geringe elastische verkorting, de rekking opnieuw en langzamer verder.
- 6°. Verhoogt men tijdens de rekking op eenig punt de belasting, dan blijkt de verworven verhoogde weerstand niet meer in staat zich te handhaven: we krijgen een nieuwe doorzakking — als het ware een secundaire curve, die gelijkvormig is met de hoofdcurve.
- 7°. Ontlast men de gel na zekeren tijd van rekking gedurende een korte rustperiode en belast men dan wederom met hetzelfde gewicht dan ligt de nieuwe curve in 't verlengde van de eerste rekkingskromme.
- 8°. Doet men dezelfde proef met een lange rust tusschen beide rekkingen, dan verloopt de tweede rekking, alsof er geen andere aan vooraf gegaan was. Dank zij deze lange rust herstelt zich de gel van de gevolgen der rekking voor zoover het de inwendige consistentie betreft; de uitwendig waarneembare vormverandering herstelt zich hierbij niet.

Onderzoeken we nu de tonus-spier op deze acht punten, dan vinden we voor de eerste zeven een bijna volmaakte overeenstemming.

Echter is punt 8 zeker niet voor deze spieren te handhaven. Er komt hier een groote complicatie in het spel: indien de spier na rekking dank zij de rust de consistentie van vóór de rekking herwon, echter zonder tevens tot de oorspronkelijke lengte te verkorten, dan zou de spier niet meer aan haar functie kunnen beantwoorden. Het herstel van consistentie moet hier gebonden zijn aan uitwendig vormherstel. En dit verband is stellig physiologisch, want de gel mist dit vormherstel algeheel. Onderwerpen we dan ook de tonus-spier aan de proef in punt 8 bedoeld, dan stuiten we op ge-

compliceerde verschijnselen, waarin het ondubbelzinnige resultaat van ARISZ niet te herkennen is.

Onder voorbehoud van deze kwestie van het herstel na rekking, mogen we zeggen, dat geheel het eigenaardige gedrag van het gelatine-staafje in de tonus-spier wordt teruggevonden.

JORDAN had trouwens de meeste van deze verschijnselen bij de tonus-spier reeds vastgesteld nog voor de publicatie van ARISZ verscheen.

Wanneer dus een blaasvormig dier of hol orgaan niets anders deed dan groter worden, dan zou de gelatine-struktuur de ideale consistentie voor den spierwand zijn — waarbij ons nog speciaal treft het feit, dat het gelatine-staafje bij rekking dunner wordt en toch den toenemenden weerstand oplevert, wat juist hetzelfde is, wat door de blaaswand gepresteerd wordt.

Maar men voelt, hoe ver we met dit antwoord van de oplossing verwijderd blijven!

Willen we dus de viscositeit als physische basis voor het spier-antagonisme van de blaasvormige dieren en misschien ook voor de holle organen aanvaarden, dan moet ons verder onderzoek er op gericht zijn de physiologische factor te vinden, welke de gerekte spier doet verkorten en die tevens het proces van herstel van consistentie zoodanig versnelt, dat het gelijken tred kan houden met die verkorting. Want dat het herstel van consistentie van de gel veel te langzaam gaat om aan de eischen van de tonusfunctie te voldoen, blijkt uit de proeven van ARISZ op overtuigende wijze.

Voor wie niet volkomen in deze materie thuis is, blijft het vreemd, dat we bij spieren moeten zoeken naar een physiologische factor, die verkorting te weeg brengt! Waarom kan de contractie uit hoofde van prikkelbaarheid de verlangde verkorting niet geven?

Ik kan deze vraag hier voorloopig beantwoorden: proefondervindelijk blijkt, dat de contractie dit niet doet. In deze verschijnselen — gelijk in alle andere — blijft de contractiliteit gesuperponeerd op de tonusfunctie. Beide geven verkortingen en verlengingen, maar steeds onafhankelijk van elkaar.

Er zal voor mij nog voldoende gelegenheid zijn op deze kwestie terug te komen.

Tot nu toe heb ik uitsluitend gesproken van de rekkingskromme voor een spier, die niet meer in verbinding was met het centrale zenuwstelsel. Ik zal nu bespreken de beïnvloeding van den viscosoiden tonus door de ganglia (bij *Helix* komen hiervoor slechts de ganglia-pedalia in aanmerking).

In figuur 2 gaf ik één kromme „mèt ganglion” van 15° C. en vier krommen „zonder ganglion” van respectievelijk 9° , 15° , 18° en 24° C.

(Men vergeve mij deze schijnbaar slordige schrijfwijze; het is zooveel korter dan: „een kromme, die betrekking heeft op een spier zonder ganglion.” Ik zal mij bijna steeds van dergelijke verkorte uitdrukkingen moeten bedienen bij 't bespreken van curve's).

De krommen zonder ganglia verlopen steiler naarmate de temperatuur hooger is.

Om te zien, wat het ganglion doet, moeten we de curve mèt ganglion van 15° C. vergelijken met die zonder ganglion van dezelfde temperatuur. Het verschil is met een oogopslag te constateren. De spier mèt ganglion rekt eerst veel sneller, — heeft in deze phase dus een verminderde weerstand. Dan volgt, wat JORDAN de omslag genoemd heeft. En dientengevolge wordt de weerstand zooveel grooter, dat de kromme zonder ganglion gesneden wordt.

De eerste phase, die der weerstands vermindering (of tonusverlaging, tonusvernietiging door het ganglion) ziet men optreden bij alle blaasvormige dieren. De omslag echter en dientengevolge de weerstadsverhooging is zeldzaam: alleen bij *Helix* en *Ciona intestinalis*. (Beide door JORDAN gevonden). We dienen dus deze beide werkingen van het centrale zenuwstelsel goed uit elkaar te houden om er op verdacht te blijven, dat ze misschien ongelijksoortig zijn.

De werkzaamheid van het ganglion na den omslag is nog treffend te demonstreeren door dáár het ganglion te exstirpeeren. Dit veroorzaakt dan een oogenblik van snelle contractie, dadelijk gevolgd door de verslapping, die direct overgaat in een rekkingscurve met betrekkelijk steil verloop. De spier rekt hierbij sneller en dus méér,

dan we anders in dit stadium bij een spier zonder ganglion gewend zijn. Figuur 3 geeft hiervan een voorbeeld.

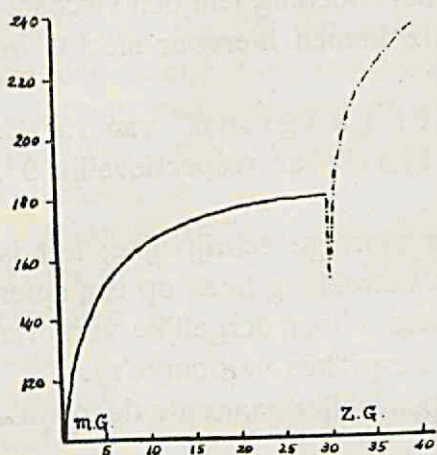


Fig. 3. Exstirpatie tijdens rekking.

De spier zonder ganglion heeft ten opzichte van de „normale” spier een verhoogden tonus. Dat na den omslag deze verhouding verandert laat ik een oogenblik buiten beschouwing. JORDAN toonde aan dat een dergelijke regel voor alle blaasvormigen geldt: spieren, die niet meer in verbinding zijn met het specifieke tonuscentrum, verkeeren in een toestand van verhoogden tonus.

Ten einde deze werking beter te begrijpen, vragen wij ons af, op welk oogenblik na de extirpatie deze tonusverhooging begint.

Figuur 4 met bijbehorend protocol geeft hierop het antwoord. Een zestal even groote slakken werden geopereerd en gerekt zonder ganglion. De belasting van de spier werd aangehangen respectievelijk $\frac{1}{2}$, 1, 2, 3, 10 en 15 minuten precies na het oogenblik, dat de schaar het ganglion losknipte — overigens werd met alle nauwgezetheid de uniformiteit gehandhaafd. Het resultaat is met alle klaarheid de krommen te lezen: het ganglion heeft een duidelijk n a w e r k i n g.

Dit is zeer belangrijk, omdat het bewijst, dat de remmende werking van het ganglion-pedale op den viscosoiden tonus in wezen verschillend is van de vagus-remming bij het hart en dat dus de tonusfunctie bij de blaasvormigen geen uiting is van contractiliteit, respectievelijk tetanus.

Niet, dat ik hiermee iets nieuws bewezen heb! JORDAN heeft in al zijn publicaties argumenten voor deze opvatting bijeen gebracht. Het is dan ook niet mijn bedoeling deze zijde van het vraagstuk in behandeling te nemen, want dat is door JORDAN afdoende gebeurd. Maar op een bewijs te meer voor zijn opvatting, vestig ik hier met graagte de aandacht.

Een tweede resultaat van deze proef is van meer practischen aard. Er blijkt uit, dat we krommen zonder ganglion niet onderling vergelijken mogen indien niet de exstirpatie een voldoende tijd aan de rekking voorafging — tenzij we zorg dragen, dat die tijd bij alle proeven precies dezelfde is!

Een derde resultaat is weer van verdere strekking: We zien namelijk, dat het geen verschil meer maakt of we 10, dan wel 15 minuten na de exstirpatie de rekking beginnen. Dit is bij andere blaasvormige dieren anders. JORDAN constateerde bij *Aplysia* en *Ciona*, dat onder

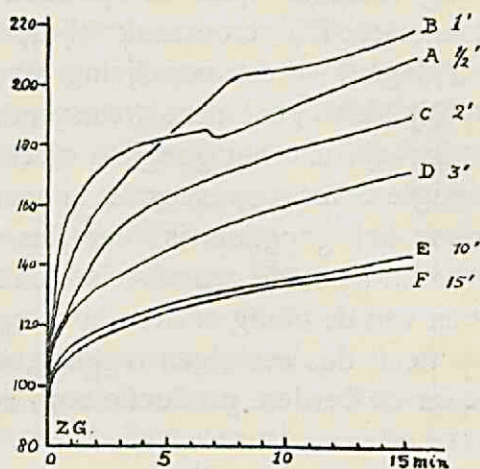


Fig. 4. Nawerking van het ganglion exstirpatie resp. $\frac{1}{2}$, 1, 2, 3, 10 en 15 minuten voor 't begin der rekking.

Ganglion-exstirpatie gaat aan de rekking vooraf:

	A	B	C	D	E	F
	$\frac{1}{2}$ min.	1 min.	2 min.	3 min.	10 min.	15 min.
	Lengte van de spier in scalae:					
0	115	100	95	108	100	104
1	160	141	129	125	113	111
2	170	158	144	133	118	114
3	177	168	152	137	122	119
4	179	175	158	142	124	122
5	182	182	162	147	127	125
6	185	191	166	150	129	127
7	182	198	169	153	131	129
8	185	203	173	155	133	131
9	189	203	175	157	134	133
10	193	204	179	161	136	135
11	196	207	181	163	137	136
12	199	208	184	165	138	137
15	210	219	190	172	143	139

Rekkings-tijd in minuten.

overeenkomstige omstandigheden — dus opheffing van de verbinding tusschen spier en specifiek tonuscentrum — de tonus blijft toenemen. Dit veroorzaakt bij deze dieren op den duur — bij *Ciona* na dagen! — een verstijving tot zelfs een verschrompling.

Bij *Helix* gaat deze tonusproductie bij afwezigheid of onwerkzaam-zijn van het ganglion slechts tot zekere hoogte door, welke hoogte zeker niet excessief te noemen is. Behalve de tonusregulatie door het ganglion is hier dus tevens een regulatie buiten het gecentraliseerde zenuwstelsel om. De tonusproductie — nog afgezien van de vraag of deze in de spier dan wel er buiten plaats heeft — heeft dus een eigen regeling, welke bij tonusverzadiging van de spier de verdere productie stop zet.

Tot nu toe vergeleken we de krommen met- en zonder ganglion alleen bij een temperatuur van 16° C. Het verschil was hier groot, de invloed van het ganglion duidelijk. Hoe gedraagt zich de ganglion werking bij andere temperaturen? Dit werd door HARDENBERG (1926) bestudeerd — een bespreking van zijn resultaten vindt men ook bij JORDAN (1926, beide publicaties).

Zelf heb ik gelijktijdig met HARDENBERG een serie overeenkomstige proeven genomen, die feitelijk dezelfde uitkomsten gaven. Onze interpretatie loopt echter uiteen.

Als vaststaand kunnen we zeggen, dat het groote verschil, dat tusschen de krommen met- en zonder ganglia bij 15° bestaat, bij hogere temperatuur allengs verdwijnt. Reeds bij 20° C. zien we niet meer de phase, waarin het ganglion de weerstand vermindert. De omslag ligt op het moment, dat de rekking begint of reeds er vóór. De weerstand gedurende het geheele verloop van de rekking is iets grooter voor de spier met ganglion. Bij nog hogere temperatuur verdwijnt ook dit verschil zóó volkomen, dat bij 28° C. de krommen met en zonder ganglion niet meer te onderscheiden zijn.

Bij temperatuur lager dan 15° C. zien we iets dergelijks, hoewel minder duidelijk. Ook hier gaat als regel het verschijnsel van den omslag verloren, terwijl gaandeweg de krommen met en zonder ganglion gelijkvormig worden. Maar vooral bij temperaturen be-

neden 12° vinden we hierop zeer verrassende excepties, waarvan ik straks een paar voorbeelden geef.

JORDAN spreekt van een optimum van ganglionwerking, hetwelk bij 16° zou liggen. Inderdaad is dit de temperatuur, waarbij het verschil tusschen krommen met en zonder ganglia maximaal is. En daar bij hooge temperatuur van een tonusverhooging door het ganglion in de kromme niets meer blijkt, kunnen we volgens JORDAN zeggen: „die Wärme hat den Zentraltonus total vernichtet” (onder *Zentraltonus* hier te verstaan: de viscosoïde tonus die door het centrale zenuwstelsel wordt toegevoerd aan den reeds aanwezigen viscosoïden tonus).

Maar zeer terecht zegt JORDAN, dat dit zeker een veel te eenvoudige voorstelling is — dat het wezenlijke van de kwestie veel gecompliceerder moet zijn.

Ook ik kom tot deze laatste conclusie.

Vergeten we niet, dat de wijngaardslak een dier is, dat aan sterke temperatuurswisselingen moet aangepast zijn! Niet enkel de overgang van dag en nacht, welke nog geleidelijk te noemen is, maar vooral de overgangen van zon-en-schaduw veroorzaken op berghellingen van eenige hoogte de sterkste temperatuurswisselingen. Een plek, die op een gegeven oogenblik in diepe schaduw ligt, kan een minuut later in volle zonneschijn komen. En op deze temperatuursovergangen moet het organisme van de slak berekend zijn. Reeds hierom is het *à priori* onaannemelijk, dat bij een temperatuur van 24° C. of 12° C. de werking van het centrale zenuwstelsel op de tonusregulatie zou zijn uitgeschakeld.

Veeleer moeten we de volgende voorstelling aanvaarden: Dat het ganglion het vermogen heeft de tonusgraad te verhoogen of te verlagen naar gelang van de omstandigheden, is een *bufferwerking*. Aan kleine veranderingen wordt snel tegemoet gekomen, veel sneller dan het zuiver physische systeem der viscositeit dit zou kunnen. Bij de locomotie kan naar behoefte plaatselijk de tonus verhoogd of verlaagd worden. Maar bij groote veranderingen wordt tegenstand geboden; schadelijke toestanden worden aldus met meer succes en langer geweerd, dan het physische stelsel

alleen zou kunnen bewerkstelligen.

Bij 16° C. — een temperatuur, die neutraal is, komt deze bufferwerking normaal niet tot uiting. Het ganglion verlaagt hier den tonus ten behoeve van de locomotie, misschien óók ten behoeve van de prikkelbaarheid. Beginnen we te rekken, dan wordt aan deze aanvankelijk kleine verandering zoo snel mogelijk toegegeven. Hetzelfde gebeurt in het normale leven van de slak als deze begint te kruipen. Maar bij voortgezette rekking wordt de verandering groot en de bufferwerking zet in. Aldus ontstaat de omslag.

Brengen we echter de spier vóór de rekking reeds op 20° C., dan is de bufferwerking reeds in actie vóór we de proef beginnen. Bij deze temperatuur wordt de physische visceuse weerstand reeds geringer. We bewegen ons in de schadelijke richting van het tonus-tekort. Het ganglion verlaagt nu den tonus niet meer, maar voert integendeel tonus toe.

HARDENBERG constateert terecht, dat bij deze temperatuur de periode van verlaagden tonus uit de kromme verdwenen is. Maar hieruit volgt niet, dat het ganglion onwerkzaam wordt; integendeel werkte het reeds vóór de rekking begon. Dat bij nog hoogere temperaturen de invloed van het ganglion — ondanks activiteit — niet meer uit de krommen blijkt, ligt aan andere omstandigheden. Vooruitlopende op mijn theorie omtrent het wezen van den tonus kan ik zeggen, dat bij dergelijke temperatuur de *tonusproductie* dermate vermindert, dat het geen verschil meer maakt of deze door het ganglion verbreidt wordt. Bij deze temperatuur kruipt de slak niet meer, het dier heeft reeds de schaduw opgezocht of zich althans in de schelp teruggetrokken. Rekking bij 28° is niet langer te beschouwen als een normale proef.

Wat bij temperaturen lager dan 16° gebeurt is nu ook duidelijk. De slak geraakt daar in de zône van tonus-overvloed en ook deze richting is op den duur schadelijk. Het physisch systeem der viscositeit wordt stijver. Om de bewegelijkheid van de slak te waarborgen moet de tonus verlaagd worden. Dat doet het ganglion. Maar bij een temperatuur van circa 12° is ook dit niet meer noodig. De tonus-verlaging als bufferwerking tegen verstijving

houdt op. Ook hier is een voortgezette rekking niet meer als volkomen normale proefneming te beschouwen — tenzij we alleen beoogen op het physische systeem der viscositeit te experimenteren.

Dat echter bij deze en nóg lagere temperaturen het ganglion werkzaam kan zijn — en zelfs zeer intensief — blijkt uit figuur 5.

Een spier met ganglion werd gerekt bij 9° C. In 10 minuten bedroeg de verlenging 68 schaaldeelen. De omslag is nu zoo volkomen dat de spier langzaam korter wordt. Bij 27 minuten rekking is de verlenging nog slechts 25 schaaldeelen groot. Dan wordt het ganglion uitgeknipt en we zien de zéér snelle doorzakking — dus juist als in de proef van figuur 3. De sterke verkorting, welke de spier voor de ganglion-exstirpatie vertoonde, beschouw ik als een echte tonische verkorting. Deze treedt onder dezelfde omstandigheden niet geregeld — maar ook niet zeldzaam op; ik bezit een vijftal krommen, die onder dezelfde proefcondities gelijkvormig met deze verlopen. Ook het omgekeerde komt vóór, dat namelijk het ganglion bij lage temperatuur de weerstand tegen rekking blijft verlagen. De spier rekt dan vrij snel en gestadig door. Hierdoor komt het, dat bij lage temperaturen de rekkingskrommen met ganglion zeer groote gemiddelde afwijkingen vertoonen.

Tegen het bepalen van gemiddelde krommen is bijna steeds bezwaar in-te-brengen. Het gemiddelde is geen weergave van het normale in alle gevallen, waarbij de afwijkingen door verschillende omstandigheden veroorzaakt worden. Dat VAN DER FEEN gemiddelde krommen berekende, was waarschijnlijk correct: dáár was het alleen de temperatuur, die de viscositeit veranderde. Maar

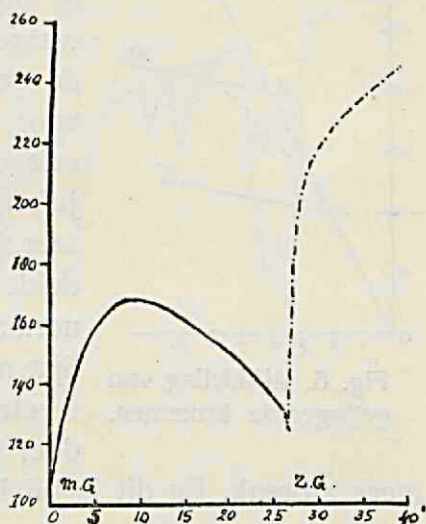


Fig. 5. Werkzaamheid van het ganglion bij lage temperatuur.

de gemiddelde krommen van HARDENBERG voor de rekking van spieren met ganglia zijn zeker onjuist. Mijn figuur 6 maakt dit duidelijk. Hier zijn drie hypothetische krommen geteekend $O A A'$, $O B B'$ en $O C C'$, die een omslag hebben in resp. A, B en C. Het

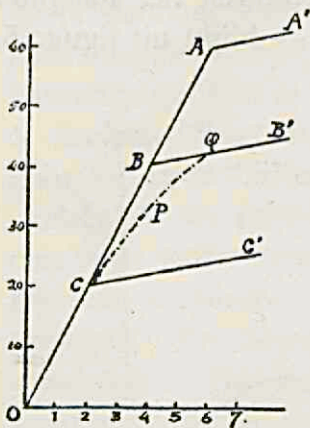


Fig. 6. Middeling van gefingeerde krommen.

gemiddelde van deze drie krommen is niet $O B B'$, maar $O C P Q B'$. In de resultante is dus het omslag verschijnsel afgerond, waardoor een wezenlijke eigenschap van de gegeven krommen verloren ging. Wat voor deze gefingeerde krommen geldt, is ook van kracht voor de echte krommen. Juist omdat hier het tijdstip van den omslag zeer verschillend kan zijn, wordt de gemiddelde kromme en verflauwd beeld van de normale. Als dus de onderzoeker met eerlijke nauwgezetheid alle verkregen krommen meetelt en het gemiddelde ervan bepaalt, doet hij aan zijn resultaten zeker steeds

meer afbreuk. En dit is bij het werk van HARDENBERG het geval geweest.

Hierin ligt tevens mijn verantwoording voor het feit, dat ik bij gecompliceerde verschijnselen de omgekeerde gedragslijn volg. Ik kies uit een aantal krommen steeds die, welke naar mijn oordeel het wezenlijke van het verschijnsel het beste weergeeft. Het blijft het goed recht van den onderzoeker in dergelijke gevallen zijn subjectief inzicht, dat op ervaring steunt, te stellen boven de objectieve blindheid van de gemiddelde-berekening.

Niet alle rekkingskrommen geven zulke mooie vloeiende lijnen als die, welke ik tevoren in beeld bracht. Vooral bij de rekking van spieren met ganglia kan het voorkomen, dat we contracties zien optreden. Soms blijft het bij één enkele contractie, dikwijls volgen een aantal elkander op. Technische moeilijkheden bij het registreeren van de kromme brengt dit niet mee. Met eenige oefening is het zeer wel mogelijk twee- of driemaal per minuut

de rekkingschaal, den thermometerstand en den tijd precies te noteeren. En dit is het uiterste, wat ooit voor de meest onrustige praeparaten vereischt wordt.

Maar deze contracties werken zeer storend op ons inzicht in het verloop van de proef. Hebben we echter het protocol volledig ge-

noteerd en zetten we dan de kromme nauwkeurig uit, dan blijkt in de meeste gevallen, dat contracties en rekkingskromme niets met elkander hebben uite-staan.

In figuur 7 geef ik een voorbeeld van de rekking van een vrij onrustige spier met ganglion.

Men ziet dan, dat de contracties telkens plotse-ling beginnen, maar dat in het maximumpunt onmid-dellijk de verslapping in-zet. Twee malen volgt een nieuwe contractie voor de

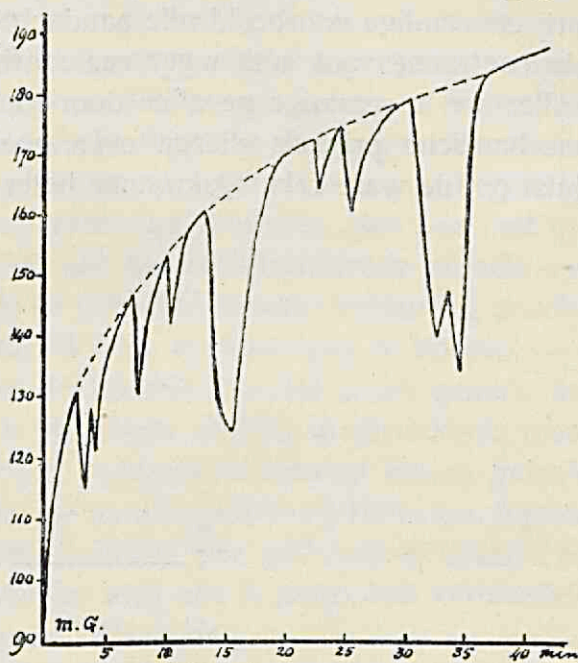


Fig. 7. Rekkingskromme met contracties.

vorige geheel is uitgewerkt, namelijk bij 5 min. en bij 33 min.

In alle andere gevallen heeft de spier na afloop van de contractie een grootere lengte verworven, dan waarvan die contractie uitging. Dit is zeer belangrijk, want het bewijst, dat gedurende den tijd van contractie de rekking normaal voortgaat. Met de meeste klaarheid blijkt hier nogmaals, hoe contractiliteit en tonusfunctie beide lengteveranderingen aan de spier doen ondergaan, maar dat deze volkomen ongelijksoortig en onafhankelijk van elkaar zijn: de uitingen van contractiliteit zijn steeds gesuperponeerd op de rekkingskromme.

Als we dan ook de toppen van de hoogste lengten in de kromme met een vloeiende lijn verbinden — in de figuur met een stippellijn

aangegeven — dan hebben we aldus de werkelijke rekkingskromme geteekend.

Een dergelijke onderscheiding van tonuskromme en contractiekromme zal vooral in het volgende hoofdstuk van belang blijken. Het is dan ook met het oog op die gevallen, dat ik hier voor dit vrij eenvoudige voorbeeld alle aandacht vraag. Dan hebben we in de contracties ook niet meer een storing te zien — integendeel zullen we in sommige gevallen door rook-prikkels (electrische- en mechanische prikkels dienen even goed) contracties opwekken, juist om de ware rekkingskromme beter te kunnen herkennen.

IV. DE TONISCHE VERKORTING.

Door een aantal verspreide waarnemingen was ik reeds lang tot de overtuiging gekomen, dat de tonische verkorting bestaan moest. Ook had ik naar mijn oordeel eenige krommen in handen, welke gevallen van tonische verkortingen te zien gaven. Een voorloopige theorie omtrent het wezen van de tonusfunctie begon bij mij gaandeweg een vasteren vorm aan-te-nemen. Het was met behulp van deze theorie, dat ik een aantal verschillende stelsels van proef-condities bedacht, die de gezochte tonische verkorting zouden kunnen brengen. Echter had ik vele mislukkingen te boeken vóór een dezer proeven naar het doel leidde. En niet alleen gelukte het hiermee nu strijk-en-zet de verlangde reactie te verwekken, maar tevens werd mij verklaarbaar, waarom ik tevoren steeds gefaald had. Het bleek namelijk, dat de tonusregulatie bij *Helix* een bijzondere complicatie bezit, welke achteraf zeer rationeel te noemen is, maar waarvan men het bestaan toch niet à priori kan vermoeden.

Ik ging uit van de volgende redeneering.

De spier biedt ten allen tijde een zekere weerstand tegen rekking dank zij de viscositeit van het physische stelsel. Deze weerstand is de *basale tonus*. Basale tonus vormt met de rekkingslast een langzaam verglijdend evenwicht.

Hieraan wordt door bemiddeling van het ganglion tonus toegevoerd of onttrokken, waardoor het verglijdend evenwicht òf zich handhaaft òf in versneld tempo verzakt.

Een tonische contractie zou ontstaan als de toegevoerde tonus grooter wordt dan de spier noodig heeft voor de handhaving van het evenwicht: hyper-tonusproductie! We weten en begrijpen, dat de tonusbehoefte voor de slak stijgt met de temperatuur; bij 20° C. heeft het ganglion dan ook opgehouden tonus te vernietigen. (HARDENBERG). De regulatie moet dus ingesteld zijn op de temperatuur van de omgeving: m. a. w. de perceptie-organen of de ver-

wekkers van den tonus zijn in de periferie te zoeken. Hiervoor komen in aanmerking de zintuigcellen, die bij *Helix* onder het epitheel liggen en waarvan vertakkingen met vrije zenuwuiteinden door het epitheel dringen en aan de oppervlakte komen. Vooral die gedeelten van de huid, die bij het kruipende dier buiten de schelp komen, zijn zeer rijk aan dergelijke cellen, welke binnenwaarts in verband staan met de zenuwnetten.

Deze zintuigcellen te beschouwen als de verwekkers van den tonus is niet nieuw. JORDAN heeft dit reeds gedaan in zijn eerste publicaties, hoewel alleen terloops bij wijze van onderstelling.

Uit deze overwegingen volgt op eenvoudige wijze de gezochte proefvoorwaarde: We rekken een slak bij een temperatuur beneden 15° C. Als het geheele praeparaat deze temperatuur heeft, voeren we de temperatuur in de luchtkamer snel omhoog. De reactie van de periferie zou dan zijn méér tonus te produceeren, dan de spier noodig heeft. Immers de spiersubstantie heeft voorloopig nog de oude temperatuur behouden.

De eerste proef, waarbij ik op deze wijze er in slaagde een

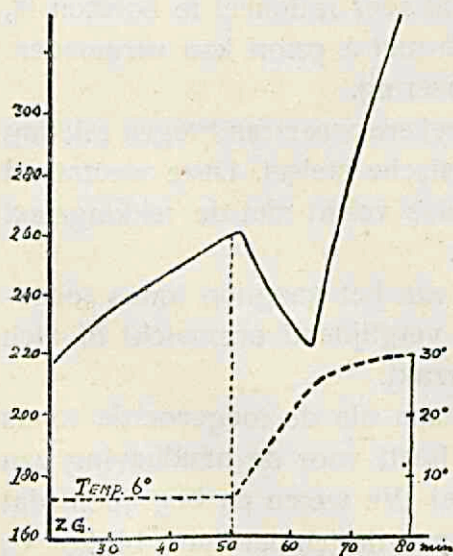


Fig. 8. Tonische verkorting.

tonische verkorting te verkrijgen, vindt men neergelegd in figuur 8. Om ruimte te sparen is slechts een deel van de kromme geteekend.

Na 20 minuten rekking is de lengte van de spier 218 schaaldeelen (1 m.M. = 5 scalae). De temperatuur is door een afzonderlijke curve geregistreerd; tot 50 minuten is deze 6° C., dan stijgt de curve snel tot 30° C. Welteverstaan is dit de temperatuurkromme voor de lucht in de luchtkamer en niet direct voor de spier! Indirect kunnen we deze laatste er uit afleiden. Met zeker-

heid gaat dit, als gedurende de laatste 20 minuten de temperatuur

in de luchtkamer constant gebleven is; maar slechts bij benadering kunnen we de temperatuur van de spiersubstantie gissen, als er geen constante periode voorafging. Zoo moet in de gegeven proef bij 80 minuten de temperatuur van de spier minstens 20° bedragen en dus ergens tusschen de 20 en 30° liggen. Wat volgens mij dan de tonische contractie is, begint 1 à $1\frac{1}{2}$ minuut na den aanvang van de temperatuurstijging in de luchtkamer.

Het verschijnsel eindigt na 13 minuten doordat plotseling een zeer snelle doorzakking begint. Deze is voorloopig voldoende te verklaren door het feit, dat het viscosoïde spiersysteem de hooge temperatuur aanneemt en dat het tonus-tekort niet meer gedekt wordt door basale tonus en tonus-productie samen.

Deze snelle doorzakking van de kromme bij een dergelijke temperatuur stijging was uit proeven van JORDAN reeds lang bekend. Maar de tonische contractie, die er aan vooraf behoort te gaan, bleef onopgemerkt, doordat JORDAN gedurende de periode van verwarming met de rem van zijn toestel de loopende draad vast zette. Men vergeet niet, dat het hem om de snelle doorzakking van de kromme te doen was en hiermee heeft het gebruik van de rem niets te maken.

Zonder het beginsel van deze proef aan-te-tasten kunnen we nu de voorwaarden schier onbeperkt varieeren:

- a. mèt- of zònder ganglion. De proef van figuur 8 was zònder!
- b. de uitgangstemperatuur kan men anders kiezen.
- c. de temperatuurstijging kan men langzaam of sneller doen geschieden.
- d. men kan de reactie op een vroeger tijdstip van de rekking opwekken — bij een spier mèt ganglion eventueel vóór den omslag.
- e. Men kan een andere rekkingslast nemen. Ik werkte als steeds met 10 gram; de vraag is gewettigd of de tonische contractie ook in staat is een gewicht van 20 gram te overwinnen.

Inderdaad geeft een verandering op elk van deze vijf voorwaarden een zekere eigenaardige wijziging in het resultaat van de proef. Merkwaardig is het vooral, dat de aanwezigheid of afwezigheid

van het ganglion van heel weinig invloed bleek te zijn. Met de opwekking van deze tonische verkortingen heeft het direct niets uit-te-staan; hoogstens kan het door gelijktijdige tonusvernietiging het effect van de verhoogde tonusproductie drukken.

Omgekeerd bleek de voorwaarde sub *b* bedoeld van het grootste belang voor deze proeven. Kiezen we de uitgangs-temperatuur steeds hooger, terwijl we de andere voorwaarden opgewijzigd laten, dan blijkt, dat de tonische verkorting zich allengs zwakker openbaart. Bij een uitgangs-temperatuur van 15° C. zien we nog een geringe verkorting, maar gaan we uit van 18° of méér, dan is het verschijnsel totaal verdwenen. De eenige reactie, die we dan bij de temperatuurstijging zien optreden is de snelle doorzakking.

Aan de hand van deze resultaten kan ik nu reeds de theorie scherper formuleeren, zoodat het gemakkelijk wordt de nu volgende voorbeelden van tonische verkortingen als ook de zin van de genomen proeven te verstaan:

Aangenomen, dat we hier werkelijk met tonische verkortingen en niet met tetanus-contracties te doen hebben — 't geen ik later bewijzen zal — dan is de zienswijze, dat de periferie de tonusverwekker is, juist gebleken. Althans geeft de periferie het sein tot verhoogde tonusproductie. Deze komt dan aan de spier ten goede onverschillig of het ganglion aanwezig is. De periferie reageert aldus op temperatuurstijgingen van de omgeving. Echter houdt deze wijze van reageeren geen stand meer als de uitgangstemperatuur reeds 18° of hooger was.

Eenmaal zoover gekomen ligt de vraag voor de hand of bij hooge temperaturen de periferie misschien op afkoeling reageert. Bij de beschouwingen, die ik ten beste gaf naar aanleiding van de bufferwerking van het ganglion, maakte ik opmerkzaam op het feit, dat bij groote warmte de slak zich heeft teruggetrokken in de schelp. Het is een dier, dat slechts bij gemiddelde temperaturen in beweging is. En als we de tonusfunctie onderzoeken, moeten we voortdurend aan de condities van het bewegende dier denken. Zeker kan de wijngaardslak een temperatuur van 28° C. verdragen zonder schade en eveneens doet een nachtvorst aan het

dier geen kwaad, maar in normale gevallen is dan de tonusfunctie een zinledig iets. Bij 28° C. is er geen tonusproductie, bij 20° is die wèl noodig; aldus kunnen we bij een afkoeling van 28° tot 20° een tonische contractie verwachten.

Dit is gebleken inderdaad juist te zijn. 't Gevolg is, dat het variatie programma van deze soort proeven weer verdubbeld wordt. En een zekere bekoring en tevens praktisch voordeel brengt het mede in één kromme, dus van één praeparaat, achtereenvolgens beide gevallen van tonische verkortingen te demonstereen. Figuur 9 geeft hiervan het eerste voorbeeld. De

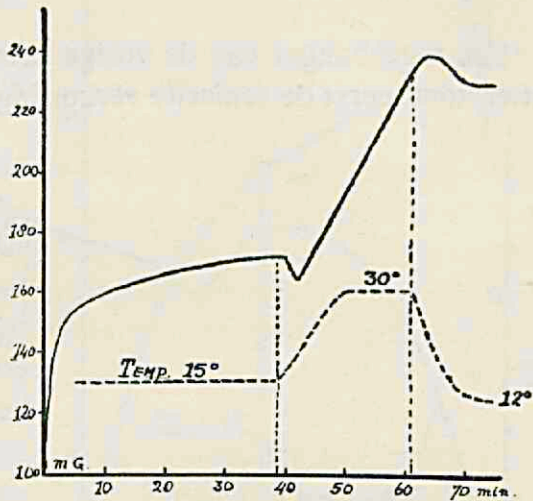


Fig. 9. Tonische verkortingen.

toelichting luidt aldus: object: mèt ganglion.

voorcurve: 0—38 minuten, temp. 15° C., typische omslagkromme.

temperatuurstijging: in den tijd 38—50 minuten tot 30° C.

eerste tonische contractie: 2 minuten na aanvang van de temp. stijging. (deze verkorting is veel geringer dan die van figuur 8, want de uitgangstemperatuur ligt nabij de 18° C.)

Het keerpunt van de tonische verkorting ligt op het moment, dat de temperatuur van de luchtkamer de 18° C. gepasseerd is.

Dit komt niet altijd zoo mooi uit.

De doorzakking: minder steil dan in figuur 8, misschien tengevolge van tegenwerking door het ganglion, houdt 20 minuten aan.

temperatuur-daling: bij 61 minuten. In 10 minuten daalt de temperatuur van 30° tot bijna 12° C.

spier temperatuur: bij 61 minuten onbekend. Moet zich bewegen in stijgende lijn ergens tusschen 20° en 30° C.

tweede tonische contractie vangt aan 2 minuten na 't begin der perifere temp.-daling. Gaat voort tot 70 min. verstijving: 70—75 minuten, nagenoeg horizontaal verloop van de kromme.

Een tegenhanger van de vorige proef is neergelegd in figuur 10. Hier komt eerst de tonische verkorting uit hoofde van temperatuur-

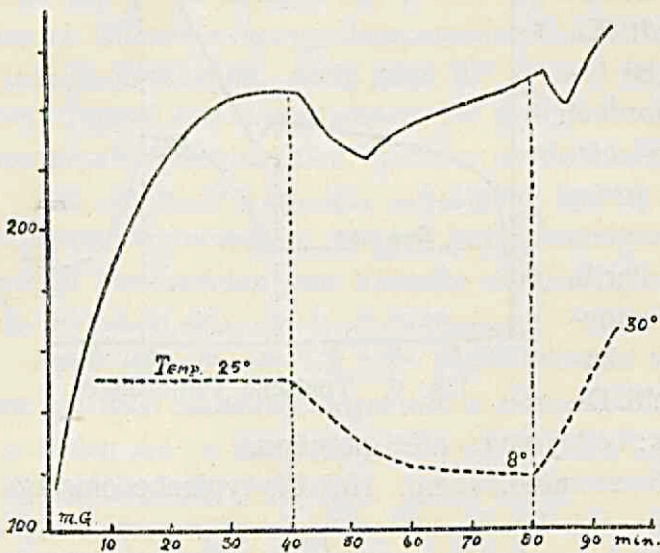


Fig. 10. Tonische verkortingen.

daling en later de verkorting door temperatuur-stijging. Object met ganglion. Men lette op het tijdstip, waarop de verkortingen beginnen — telkens 2 à 3 minuten na den aanvang van de temperatuursverandering. Deze tijd is veel te kort om eenige wijziging van consistentie in de spier

mogelijk te maken. Het keerpunt van de eerste verkorting ligt bij 15° luchtkamer, dat van de tweede bij 19° ; in beide gevallen dus juist na het passeeren van de 18° C. Van belang is ook de vorm van de kromme tusschen 42 en 82 minuten; deze vorm is karakteristiek voor de tonische verkorting en haar opheffing. Een tetanus-contractie met de verslappening ziet anders uit.

Een volgende proef, in figuur 11 weergegeven, betreft weer een object zonder ganglion. De temperatuur van de vóórcurve is 18° C. Bij 30° daalt de temperatuur snel: er volgt niet de geringste reactie. Mijn toestel stelt mij in staat elke 20 seconden de temperatuur en de rekkingschaal nauwkeurig af-te-lezen. Ik zou dus deze kromme in 10-voudige vergrooting kunnen tekenen zonder af-

breuk te doen aan de nauwkeurigheid. Als gewoonte teekende ik steeds eerst de kromme op veel grootere schaal, dan ik in deze publicatie kan doen. Mijn verantwoording bij de toelichtingen, die ik hier geef, is dus ook beter gefundeerd, dan ik hier kan doen uitkomen.

Nadat gedurende 15 min. de temperatuur van de luchtkamer op 7° werd gehouden, kan men aannemen dat de spier-temperatuur tusschen 12 en 7° C. ligt. Hier wordt dan een zeer sterke temperatuurstijging ingezet; binnen 10 minuten wijst de luchtkamerthermometer 40° aan. Het resultaat is een zeer geringe tonische contractie. Wanneer we deze verkorting even

vergelijken met die van figuur 8, zien we het groote verschil. We constateeren daarbij, dat de absolute lengte van de spier in geen verband staat tot de grootte van de tonische verkorting: in beide gevallen was deze lengte op het oogenblik, dat de reactie begint nagenoeg 260 schaaldeelen of 52 m.M.

Dat in figuur 11 de tonische verkorting zoo gering is, komt enkel en alleen doordat de temperatuur hier zoo snel steeg. Het critieke punt van 18° wordt hier in 3 minuten gepasseerd, dit is $1\frac{1}{2}$ minuut, nadat de verkorting begon.

We kunnen hieruit tevens iets anders concludeeren. Ik heb reeds gezegd, dat ik nog bewijzen zou, dat de verkortingen op deze wijze opgewekt, van tonischen aard waren en niet van tetanus-oorsprong. Hier is nu de eerste proefneming, welke dit bewijs nastreeft. Immers als de temperatuur-stijging hier direct of zelfs indirect als prikkel

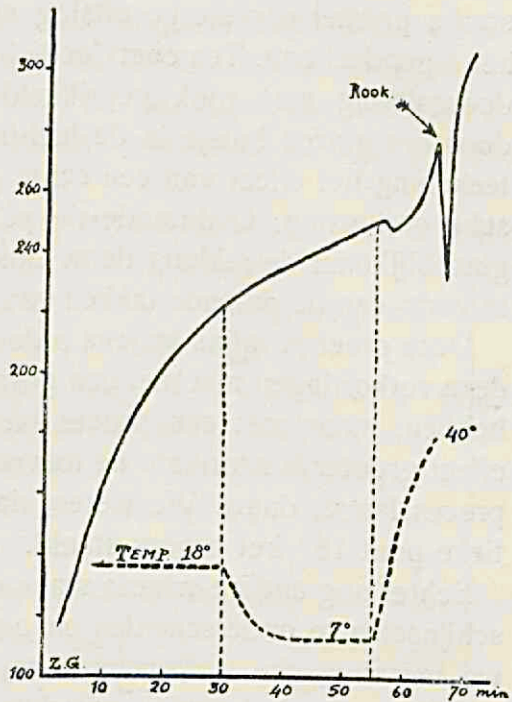


Fig. 11. Tonische verkorting, ter vergelijking een rookprikkel.

werkte en zoo een contractie veroorzaakte, dan mochten we bij een sterke prikkel een sterke uitslag verwachten. Ons resultaat wijst het tegendeel aan. Ten overvloede heb ik de spier in de periode van doorzakking met rook geprikkeld — tabaksrook wordt hiertoe door het glazen buisje in de luchtkamer geblazen. We zien in de teekening het effect van een echte prikkelcontractie naast de tonische verkorting. Gedurende de periode van de laatste contractie ging blijkbaar de rekking door. Ook lette men weer op het verschil in vorm van de dalende takken van de beide verkortingen.

Deze proef is mijns inziens afdoende om te bewijzen, dat we bij deze verkortingen niet met een geval van prikkelcontractie te doen hebben, maar met een proces van energie-toevoer, waarvan het effect grooter is naarmate de toevoer intensiever is en naarmate het proces langer duurt. We weten, dat bij het passeeren van het critieke punt 18° het proces staakt.

Echter nog andere criteria staan ons ten dienste om de beide verschijnselen te onderscheiden en om in dit geval uit-te-maken, dat we met tonische verkortingen te doen hebben. Een direct, eenvoudig maar belangrijk criterium is dit: een prikkelcontractie zien we aan het praeparaat: dit beweegt; de zoomen van de vlak uitgespreide voet laten hier-en-daar los van de glasplaat en trekken samen in plooien. De rug- en flankspieren contraheeren sterker dan de voet, zoodat het kopgedeelte wordt opgeheven.

Bij de tonische contracties wordt het geheele praeparaat zonder vormverandering te ondergaan kleiner: dus geen plooien, geen plaatselijke verschillen.

Een verder argument is, dat de niet-gerekte spier bij plotselinge temperatuur-stijgingen niet verkort — tenzij we werken met extreme warmte, waarbij we pijnprikkels opwekken. Hetzelfde geldt voor temperatuur-dalingen.

De spontane gewone contracties bij de rekking treden vooral op bij de spier met ganglion. Bij spieren zonder ganglia zijn ze zeldzaam. De tonische verkortingen treden op, onverschillig of 't ganglion aanwezig is of niet; hoogstens kan het ganglion deze verkortingen verzwakken.

Het optimum van prikkelbaarheid ligt volgens DILLEWIJN en 's JACOB (1924) bij 22° C. Ik persoonlijk geloof, dat op dat onderzoek een aanmerking te maken is en dat het optimum lager ligt. In ieder geval ligt het hooger dan 15° en lager dan 22° . Dit nu is juist de zône, waarin de tonische contracties in mijn proeven uitblijven of althans gering zijn.

Ten slotte zou het een ondenkbare vorm van prikkelbaarheid zijn, die beneden 18° alleen gevoelig is voor temperatuur-stijging en boven 18° voor temperatuur-daling.

Een voorwaarde voor het slagen van mijn proeven is, dat er temperatuur-verschil bestaat tusschen periferie en spier-substantie en dat de basale-tonus in verglijdend evenwicht met de rekkingslast is.

Slechts dan is een tonus-hyperproductie in staat dit evenwicht te doen terugloopen. Welnu, indien we de temperatuur-verandering heel langzaam doen plaats vinden, zien we geen spoor van tonische verkorting. Ik geef een voorbeeld in figuur 12 voor een object zonder ganglion — het ganglion kan dus niet het verschijnsel onderdrukt hebben. Een toelichting behoeft deze kromme overigens niet.

Tenslotte geef ik een geval van een onrustige spier, waarbij dus op de tonische contractie de prikkelcontractie gesuperponeerd is. Want het is geenszins mijn bedoeling te ontkennen, dat ook tijdens deze temperatuursveranderingen echte prikkelcontracties kunnen optreden. Zelfs is bij onrustige praeparaten op-te-merken, dat de contracties tijdens de tonische verkorting meer frequent worden. In figuur 13 kunnen we — door de lengte-toppen van de totale

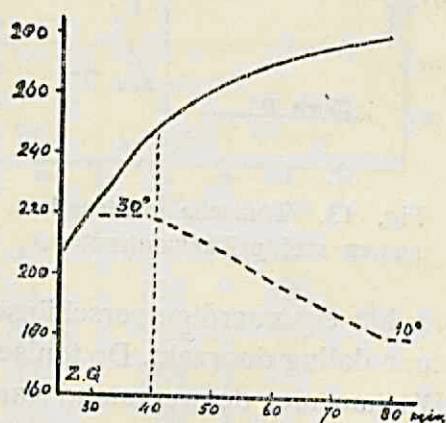


Fig. 12. Langzame temperatuurverandering.

kromme met een vloeiende lijn te verbinden — de rekkingskromme van de contracties onderscheiden, juist zooals we dat in figuur 7 gedaan hebben. Met de meeste klaarheid komt dan de tonische verkorting tot haar recht.

Een zeer merkwaardige proef, die onmiddellijk berust op de

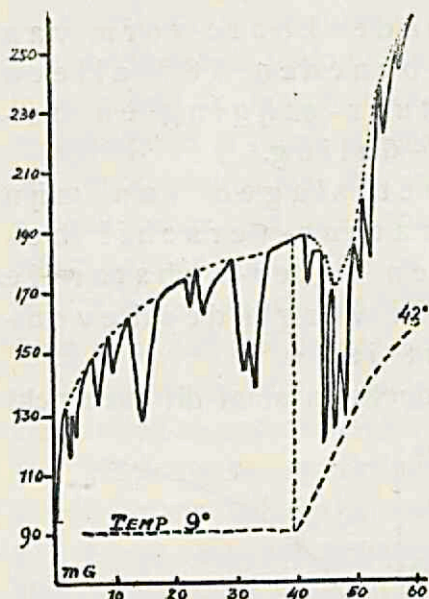


Fig. 13. Tonische contractie samen met prikkelcontracties.

theorie, zooals ik deze tot nu toe gesteld heb, is de volgende. Uitgaande van de overweging, dat bij 18° een tonus-productie bestaat, die zoowel door temperatuurstijgingen als temperatuursdalingen ‚gremd’ wordt, moet deze ‚remming’ direct te demonstreeren zijn. Voor een temperatuur-stijging is deze proef van geen overtuigend gewicht — immers de warmte doet de substantie van de spier verslappen en de doorzakking van de kromme kan reeds hierdoor verklaard worden. Maar bij temperatuur-daling wordt de consistentie van de spier vaster; de kromme zou diensgevolge minder steil worden. Figuur 14 vertoont

nu het eigenaardige verschijnsel, dat de kromme door de temperatuur-daling doorzakt. De tonische weerstand wordt dus verminderd. Dit kan niet de weerstand van den basalen tonus zijn; ten eerste wordt deze door temperatuur-daling verhoogd en ten tweede zet de doorzakking reeds na 1 minuut in. In dezen tijd is de consistentie van de spier nog niet veranderd. Het steiler worden van de kromme is dus een direct bewijs voor de theorie, dat hier bij 18° de rekingslast gedragen werd door den basalen tonus vermeerderd met een perifere tonusfunctie. De temperatuur-daling heft deze laatste op, tengevolge waarvan het evenwicht gedurende 4 minuten in versneld tempo verglijdt. Deze proefneming werd door JORDAN de paradox genoemd.

Ik bezit een vijftal krommen, waarin deze paradox duidelijk is. Maar ik moet erkennen, dat de proef ook wel eens mislukt. Zoo wil het mij voorkomen dat bij afwezigheid van het ganglion de proef niet slaagt en dat een voorwaarde bij deze proef is, dat de rekking reeds vrij lang bezig was. Beide beperkingen zijn wel rationeel te verklaren, maar ik zie hiervan af om niet in te verre beschouwingen te verdwalen.

Het zou mij gemakkelijk vallen nog een veertigtal krommen over-teleggen, die op geheel dezelfde wijze kunnen worden toegelicht als de reeds gegevene en die in geen enkel opzicht minder duidelijk zijn.

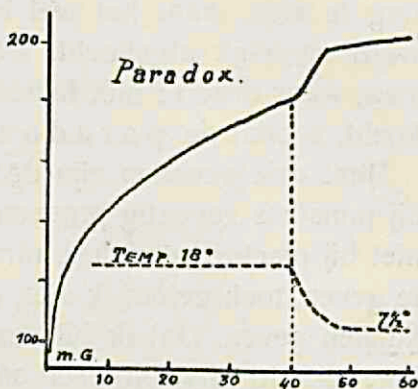


Fig. 14. Paradox.

VÓÓRCURVE			PARADOX		
Tijd	Lengte	Temp.	Tijd	Lengte	Temp.
0'	95	18°	40'	182	18°
1'	110	"	40 1/2'	182	16°
2'	121	"	41'	184	15°
3'	126	"	41 1/2'	186	14°
4'	128	"	42'	188	13°
5'	132	"	42 1/2'	189	12°
7'	136	"	43'	191	11°
10'	144	"	44'	195	10°
15'	153	"	45'	198	9°
20'	161	"	46'	199	8 1/2°
25'	167	"	48'	200	8°
30'	172	"	50'	200	7 1/2°
35'	177	"	55'	201	"
40'	182	"	60'	202	"

Daarentegen bezit ik een drietal krommen, die niet in het kader van de theorie passen. Twee hiervan geven geen tonische verkorting te zien, waar het wel behoorde; na een vóórcurve van 24° werd namelijk afgekoeld. De derde geeft wèl een verkorting te zien, waar deze er niet behoorde te zijn; hier werd van 18° afgekoeld, zoodat de *p a r a d o x* had kunnen verschijnen.

Deze drie gevallen zijn de eenige werkelijke uitzonderingen die bij minstens zeventig proeven voor den dag kwamen. En al ben ik niet bij machte voor deze uitzonderingen een plausibele verklaring te geven, toch geloof ik niet, dat zij mij tot ongerustheid aanleiding kunnen geven. Dat ik bij deze proeven, die op een buitengewoon ingewikkeld physiologisch stelsel betrekking hebben, in meer dan 90 % van de gevallen ondubbelzinnige resultaten verkrijg, stemt mij tot volkomen tevredenheid.

Maar zijn deze resultaten werkelijk ondubbelzinnig? Dat de verkregen verkortingen geen prikkel-contracties zijn, staat wel volkomen vast. Maar kan er geen andere oorzaak voor te vinden zijn, dan juist die welke ik er voor gaf?

Het spreekt wel van zelf, dat ik hierover herhaaldelijk mijn gedachten heb laten gaan, maar het is mij niet mogelijk gebleken een andere verklaring te vinden of zelfs maar te construeeren, die eenigszins aannemelijk klinkt.

Dit is maar goed ook! Want de tonische contractie moet bestaan en moet voor den physioloog ook experimenteel toegankelijk zijn. En als we dus hier nog niet met èchte tonische verkortingen te maken hadden, dan zou de vraag niet zijn: „Wat zijn deze verkortingen dan wèl?” Maar we moesten dan opnieuw vragen. „Waar zijn de tonische verkortingen dan wèl?”

Op het eind van een volgend hoofdstuk hoop ik antwoord te geven op een andere, zéér gemotiveerde vraag. Namelijk deze: „Waarom zijn dergelijke wel-overlegde en doorgevoerde proefnemingen noodig om een verschijnsel te demonstreeren, dat in de normale biologie van het dier tot de gewone locomotie-functie behoort?”

Ik sluit dit hoofdstuk met een overzichts-teekening van de ver-

schillende gevallen van tonische verkortingen, zooals deze eventueel bij afkoeling of verwarming der periferie ontstaan. (Figuur 15).

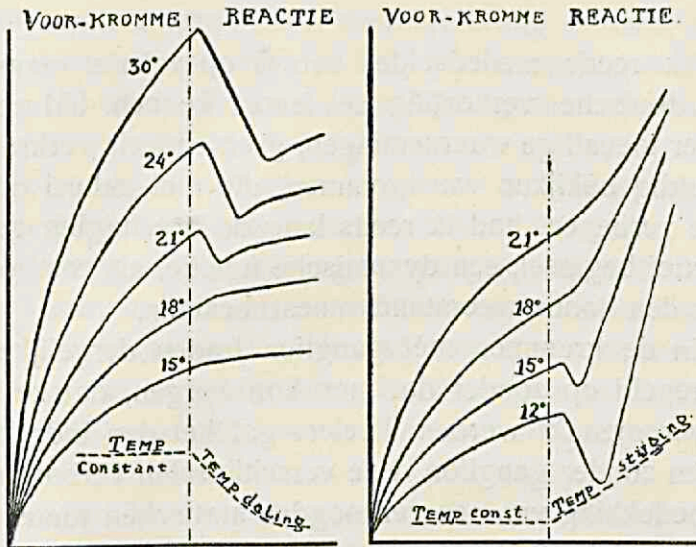


Fig. 15. Overzicht van de verschillende tonische verkortingen.

V. ANDERE PROEFNEMINGEN.

Zoals ik reeds mededeelde, heb ik op velerlei manieren getracht de tonische verkorting te leeren kennen. Uit een aantal min-of-meer toevallige waarnemingen, grootendeels verkregen door het zorgvuldig bekijken van krommen, die niet geheel op stereotiepe wijze verliepen, had ik reeds lang de overtuiging gewonnen, dat een actief beginsel, een dynamische functie, als component van de viscosoiden tonus-weerstand moest bestaan.

Vooraf in de krommen met ganglion traden dergelijke aanwijzingen geregeld op zonder dat men kon zeggen, dat ze door het ganglion veroorzaakt werden. Veeleer gaf het den indruk, dat bij de krommen zonder ganglion deze verschijnselen verborgen bleven onder de bedekking van een verhoogden statischen tonus.

Ik mocht niet tevreden zijn met dergelijke vage gegevens, noch met enkele duidelijke verkortingen, die misschien van tonischen aard waren — zooals ik bijvoorbeeld in figuur 5, bladzijde 39 heb weergegeven — maar die alsnog ook wel van anderen oorsprong konden zijn. Het was noodig een techniek te ontwikkelen, zóódanig dat men door telkens varieerende voorwaarden de resultaten kon leeren beheerschen.

Ik wil hier eenige van die mislukte pogingen beschrijven, omdat het zeker van belang is te weten, waarom ze niet slaagden.

We zullen zien, dat het steeds dezelfde omstandigheid was, die mij den weg tot succes afsloot, namelijk de eigen regulatie van de perifere tonus-opwekking.

Uit het werk van JORDAN was bekend, dat *Aplysia* en *Ciona* zich langzaam, maar gestadig inkrimpen en zelfs verschrompelen, wanneer zij van het specifieke tonus-centrum beroofd zijn. Bij *Ciona* begint dit proces eerst na uren en is pas na dagen tot een opvallend verschijnsel geworden. Voor deze dieren mag dus wel het bestaan van een continue tonus-productie als bewezen gesteld

worden. Maar de verkortingen, die hierbij de spieren vertoonen, behoeven nog niet van tonischen aard te zijn; de mogelijkheid blijft bestaan, dat de tonus-toevoer niet anders doet, dan de resultaten van prikkel-contracties handhaven.

Voor mijn object was het nu eerst de vraag, of deze tonus-productie ook hier bestond, dan, of ook een verkorting er het gevolg van was en ten slotte of deze verkorting van direct tonische natuur was.

In eenige series van proeven vergeleek ik de rekkingskrommen van spieren zonder ganglia, waarvan telkens één groep 5 minuten voor den aanvang van de rekking het ganglion verloren had, terwijl de andere 1 uur, 2, 3, 5 uur, tot zelfs 24 uur te voren aldus geopereerd was. Bij dergelijke proeven van zoo langen duur is het noodig het praeparaat voor uitdroging te behoeden; dit geschiedt door vochtig houden met Ringers-vloeistof en door zorgvuldige afsluiting in vochtige ruimte.

Zooals men uit het resultaat van mijn proeven over de nawerking van het ganglion (figuur 4, bladzijde 35) begrijpt, kwam ik op deze wijze tot geen gevolg. Op den langen duur is de weerstand van de spier tegen rekking niet grooter dan 10 minuten na exstirpatie, onverschillig of de voorbehandeling 1 uur of 24 uur duurt.

Onder deze omstandigheden is er van een optreden van eenige contractie, welke van tonische aard zou zijn, dan ook geen sprake.

Een andere proefreeks vergeleek de krommen van spieren met en zonder ganglion, belast met zeer kleine gewichten ($1\frac{1}{2}$ gram; en $2\frac{1}{2}$ gram bij latere proeven). De rekking geschiedde continu gedurende 2×24 uur in de hoop, dat het praeparaat zonder ganglion op den duur weer langzaam verkorten zou. Dit was niet het geval. Beide krommen verschillen in geen principieel opzicht van de gewone rekkingskrommen, die ik in figuur 2 gaf, behalve dan, dat ze veel vlakker verlopen. De tonus-productie moge ook in dit geval aan de spier zonder ganglion een verhoogden weerstand geven, toch gaat dan deze productie niet in den blinde dóór, zoodanig, dat de geringe rekkingslast overwonnen wordt. Een tonische contractie treedt niet op.

BIEDERMANN heeft — naar aanleiding van JORDAN'S vermelding van het inkrimpingsverschijnsel bij *Aplysia* na exstirpatie van het tonus-centrum — bij een wijngaardslak de afvoerende banen van de ganglia-pedalia doorsneden. En hij zag dan inderdaad een verschrompeling van het distale deel van den voet.

Ik heb getracht deze waarneming te reproduceeren. Daartoe ging ik eerst aldus te werk. Bij een slak wordt, zonder de schelp te verwijderen, onder toediening van een cocaïne-pelleterine injectie, het ganglion geëxstirpeerd. Ik gebruikte voor een injectie 1 c.M.³ van het narcoticum in een oplossing van 1 % voor elk der bestanddeelen. Het dier is hierdoor zoo snel en zoo volledig verdoofd, dat het zich niet meer in de schelp kan terugtrekken; althans indien men de injectie in de lichaamsholte en niet in de ademholte spuit. Opereert men de slak na zulk een inspuiting niet, dan herstelt zij na een halven dag volkomen. Daarentegen bleek mij, dat exstirpatie van het pedaal-ganglion steeds doodelijk is. Dit is bij dieren als *Aplysia* en *Ciona* anders; maar stellig ligt dat hieraan, dat exstirpatie van het pedaal-ganglion bij *Helix* steeds wil zeggen exstirpatie van de geheele onderslokdarmknoop. Ook de ganglia-visceralia worden hierdoor weggenomen, zoodat de enervatie van de ingewanden en het hart vernietigd is.

Later heb ik dan ook anders gewerkt. Van een slak wordt de schelp weggebroken zonder levende weefsels te kwetsen. Een diepe narcose is dan niet meer noodig om de volgende operatie te verrichten. In de flank van het dier maakt men een kleine snede ter hoogte van het pedaal-ganglion. Hierdoor grijpt men met een pincet eenige van de distaal afvoerende zenuwbanen, welke dan doorsneden worden. Meer doet men niet dadelijk. Later, nadat we de gevolgen van de operatie hebben waargenomen, controleert men bij verdere sectie, welke banen men doorsneden heeft. Aldus stelde ik vast in gevallen, dat de operatie zeer geslaagd was verlopen, dat alle gedeelten van de spier, die niet meer in verbinding zijn met de ganglia na eenige uren hard geworden waren. Van een verschrompeling of een voortschrijdende verkorting was het mij niet mogelijk iets te zien. De waarneming

van BIEDERMANN kan ik dan ook niet ten volle bevestigen.

Maar dit *hard* worden van de spier is wel zeer karakteristiek. Meer dan 24 uur bleven deze gedeelten van den voet scherp te onderscheiden van de andere, die wèl in verbinding met de ge-centraliseerde ganglia gebleven waren. Deze laatste spiergroepen hadden alle soepelheid behouden en vermochten zich nog vlak te vlijen op den bodem van de glazen doos, waarin ik mijn praeparaten bewaarde. Hierdoor maken ze misschien wel den indruk langer en breder te zijn, dan het hardgeworden spierdeel en dit zou dan de waarneming van BIEDERMANN verklaren kunnen.

Het merkwaardige van dit *hard*-worden van de spier is vooral hierin gelegen, dat het niet aldus optreedt, als we de voet geheel losknippen van ingewandszak en van de ganglia.

Totale extirpatie van de ganglia veroorzaakt deze hardheid niet in zoo opvallende mate.

Ik kan van deze tegenstelling een redelijke verklaring geven aan de hand van de theorie, zooals ik die tot nu toe gaf, vermeerderd met een nieuwe hypothese, die ik dan in een volgende proef nog nader kan toetsen. Deze hypothese luidt: „de perifere tonus-opwekking regelt zich naar de plaatsen in de spier met het laagste tonusniveau.”

In de proef van BIEDERMANN zijn dit de plaatsen, die met het ganglion in verbinding zijn gebleven; hier wordt door het ganglion de tonus voortdurend verlaagd. De tonus-opwekking is diffuus — overal aan de periferie even sterk — en, doordat de regulatie is ingesteld op de plaatsen met verlaagd niveau, worden de andere plaatsen met tonus oververzadigd, zoodat ze verstijven.

Ik zou deze verklaring zeker niet hebben durven stellen, als niet een aansluitende proef tot een dergelijke opvatting voerde.

In figuur 16 ziet men de kromme, die betrekking heeft op een spier met ganglia. De rekking geschiedde bij 17° C. Gedurende de eerste 15 minuten is de kromme een behoorlijke omslagkromme.

Dáár, bij punt *a* in de kromme, doorsneed ik nabij het ganglion de distaal afvoerende banen, alsook de verbindingen van het ganglion met de rechter flankspieren. Een groot deel van de voet was

dus niet meer in verbinding met de ganglia en zou dus nu aan de rekking kunnen meegeven, gelijk dat in de proeven van figuur 3 en figuur 5 geschiedde.

Ter vergelijking teeken ik hier in figuur 16 nogmaals de kromme

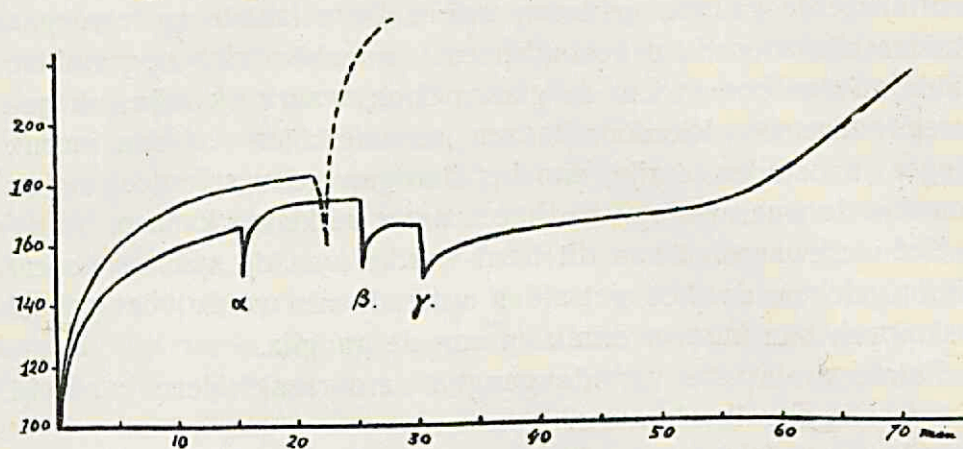


Fig. 16. Partieele extirpatie tijdens de rekking.

van figuur 3 naast de nieuwe.

Men ziet, dat de aldus te verwachten doorzakking bij 15 min. uitblijft. Na de uitwerking van de operatie-prikkel gaat de rekking onder denzelfden weerstand door.

Na nogmaals 10 min. gewacht te hebben, knipte ik de geheele slokdarmring los van het praeparaat met dit voorbehoud, dat ik één afvoerende zenuw tusschen onderslokdarmknoop en linker flankspier intact liet. Het geheele gecentraliseerde zenuwapparaat lag nu buiten het lichaam op de huid van de linkerflank nog slechts met die laatste intacte baan verbonden met het spierweefsel.

Ook nu volgde na de uitwerking van de operatieprikkel geen doorzakking (punt β van de kromme).

Opnieuw wachtte ik 5 minuten en doorsneed toen deze laatste zenuwbaan in de verwachting, dat nu de doorzakking moest volgen — immers het praeparaat was thans geheel zonder gangliapedalia. (punt γ).

Echter ook nu kwam die doorzakking niet direct. Eerst na 20 minuten trad het eerste begin van versnelde doorzakking in en

nòg 10 minuten later was de rekkingsnelheid pas maximaal geworden.

Deze proef wordt bij aanvaarding van bovengenoemde hypothese geheel op dezelfde wijze verklaarbaar als de proef van BIEDERMANN.

Zoolang een deel van de spier, dank zij de ganglionwerking, verlaagden tonus heeft, regelt zich de tonusproductie der geheele periferie naar deze plaats. Voor de andere spierdeelen is deze productie te groot; zij worden van tonus als het ware oververzadigd. In punt γ van de kromme geldt voor deze spierdeelen dan ook niet, dat het ganglion zoo juist verwijderd is, maar het ganglion is sedert 15 minuten wèg. We weten uit de proef van figuur 4 over de ganglion-nawerking, dat in dit geval een verhoogde tonus moet bestaan. Dat hier de weerstand nòg hooger is, dan die van de kromme E en F in figuur 4, wordt verklaard, doordat de tonusproductie der periferie hier verder is gegaan, dank zij de aanwezigheid van deelen met verlaagden tonus. Na 20 minuten begint deze tonus-voorraad te verminderen en vangt de doorzakking aan.

Het is hierbij opmerkelijk, dat deze proefcondities geen aanleiding geven tot een positieve tonische-verkorting. De invloed van één plaats met verlaagden tonus op de perifere tonusproductie is hier (gelijk in de proef van BIEDERMANN) toch niet heel groot; blijktbaar is de invloed van de plotselinge verwarmingen en afkoelingen veel sterker.

Weer een andere serie van proeven, die ik nam, gaat uit van een gedachte, die JORDAN reeds in zijn oudste publicaties gegeven heeft.

Indien tijdens de rekking na den omslag de rekkingslast gedragen wordt door een tonisch verschijnsel, dat dynamische componenten bevat, dan kunnen we verwachten deze componenten te zien ageeren bij een plotselinge opheffing van de rekkingslast.

In ons laboratorium zijn deze soort van proeven bekend als „herverkortingsproeven.” Voor zoover ik weet hebben ze aan niemand eenige werkelijke voldoening gebracht — wat zeker niet ligt

aan de gedachte, welke aan deze proeven ten grondslag ligt. Maar reeds de techniek heeft enkele zeer onaangename moeilijkheden.

Ik ging als volgt te werk: De spier werd gerekt met- en zonder ganglion bij temperaturen van 15—18° C. Het gewicht bedroeg 12 gram over twee gewichtjes verdeeld van resp. 10 en 2 gram. Op verschillende punten van de kromme wordt het gewicht van 10 gram losgehaakt en na 5 seconden weer terug-gehangen. Men noteert nu de hoogte, waartoe de rekkingschaal in deze 5 seconden terugliep.

Echter veroorzaakt de gewichtsophoeffing zeer gemakkelijk een prikkel-contractie, welke steeds langer dan 5 seconden noodig heeft om uit te werken of zelfs maar tot het maximum te sijgen. Als dus na 5 seconden bij het herstellen van de last de spier niet weer onmiddellijk dóórzakt of ten minste tot rust komt, dan weten we, dat een prikkel-contractie het verkregen cijfer waardeloos gemaakt heeft.

Ook de andere cijfers zijn nog niet dadelijk bruikbaar. Zij moeten gecorrigeerd worden: ten eerste door in mindering te brengen het verschil in lengte van den draad bij 12 gram en bij 2 gram belasting; ten tweede door rekening te houden met de elasticiteit van het praeparaat. Ik heb aangenomen, dat de elastische rekking van het praeparaat toeneemt met de lengte, niet enkel absoluut, maar ook relatief. En ik had reden dit aldus aan te nemen, daar ik bij overeenkomstige proefnemingen met een keten van elastiek ringen een dergelijke toename vond.

Al deze correcties en dit geschipper met cijfers, die toch al niet heel veel verschillen, maken, dat ik niet veel hecht aan bijzonderheden van het resultaat.

Daarom geef ik als subjectief ervarings-document hier slechts mijn eindresultaat aldus:

De afstand, waarover de rekkingschaal terugloopt bij gedeeltelijke gewichtsophoeffing, hangt af van de snelheid, waarmee de spier bezig was te rekken. De cijfers van de herverkorting zijn vrijwel omgekeerd evenredig met die van de rekkingsnelheid.

Deze regel, die voor mij volkomen vast staat, doet het vermoeden rijzen of deze cijfers van de herverkorting misschien niets anders weergeven, dan de werkelijke weerstand in elk van de punten van de kromme. Ik acht dit niet onmogelijk. Maar 't kan ook zijn, dat ze een maatstaf vormen voor de intensiteit van het dynamische beginsel, dat bezig is de rekking tegen te gaan.

Dat ik hier deze resultaten heb neergelegd in dit proefschrift is grootendeels bedoeld ten profijte van degenen, die deze herverkortingsproeven nog eens willen opnemen, wat in het laboratorium

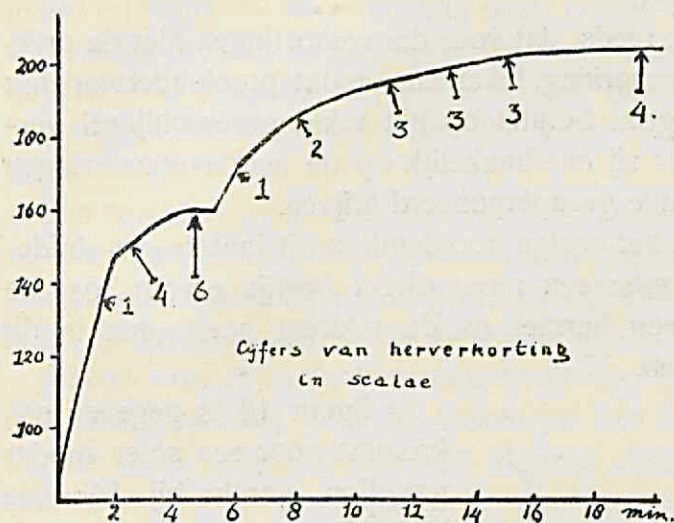


Fig. 17. Herverkorting.

van JORDAN zeker nog wel eens voorkomt. Ik geef daarom een figuur weer

(17.) van een kromme met ganglion, waarvoor in 9 punten de herverkorting bepaald werd. De temperatuur was 16° C.;

de plotselinge doorzakking na 5 min. rekking is geen bijzonder ver-

schijnsel voor dergelijke krommen. Het ganglion geeft daar nog ééns de weerstandsverhooging op. Ik bezit krommen, die dit verschijnsel een aantal malen achtereen vertoonen. Men ziet in figuur 17 duidelijk, dat de herverkorting geringer is naarmate de rekkingssnelheid grooter is en omgekeerd.

Van veel meer belang dan deze herverkortingen is het onderzoek naar 't herstel van consistentie na de rekking. Ik had hieraan gaarne een afzonderlijk hoofdstuk willen geven, indien mijn resultaten dit gemotiveerd hadden. Dit is echter niet het geval geweest.

Wel meen ik den weg gevonden te hebben, waarop de oplossing

van deze zijde van het vraagstuk ligt — doch deze oplossing werkelijk te geven moet de taak zijn van een later, speciaal hiervoor ondernomen onderzoek.

In het derde hoofdstuk van dit proefschrift wees ik er op, dat we moesten vinden een physiologische factor, die na de rekking

- 1° de verkorting van de spier teweeg bracht.
- 2° het proces van 't herstel van consistentie zoodanig verhaast, dat de spier zoo snel mogelijk — praktisch onmiddellijk — weer aan alle eischen van de tonusfunctie beantwoordt.

Bovendien zeide ik reeds, dat voor die verkortingen niet de prikkel-contracties in aanmerking kwamen, omdat proefondervindelijk zou blijken, dat zij geen herstel op het rekkingsverschijnsel vermogen te geven, daar zij onafhankelijk op de lengteveranderingen van de rekkingskromme gesuperponeerd blijven.

Uit de proeven uit het vorige hoofdstuk is dit laatste wel duidelijk geworden. Wil men een meer direct bewijs ervoor, dat de prikkel-contractie geen herstel na de rekking geeft, dan is dit gemakkelijk te leveren.

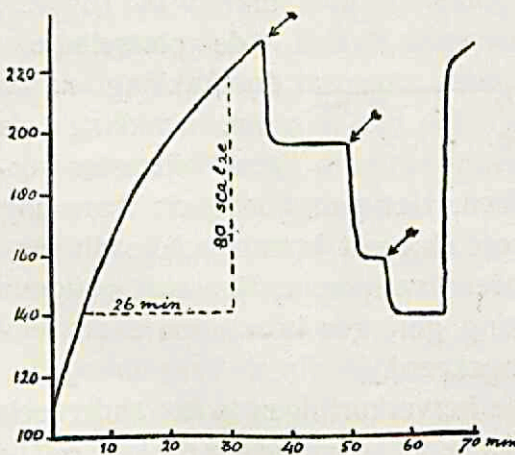


Fig. 18. Contractie en Herstel van consistentie.

In figuur 18 is gegeven een kromme voor een spier zonder ganglion, gerekt bij 16° . Na 35 minuten wordt de spier volkomen ontlast en met rook geprikkeld. Deze prikkel wordt in de volgende 25 minuten nog tweemaal herhaald. De ver-slapping na het prikkel-maximum openbaart zich in de kromme natuurlijk niet, want „de antagonist” van de contractie is bij de blaasvormige dieren in de turgor gelegen.

En deze is hier niet gerepresenteerd door een rekkingslast.

In de 25 minuten rust is, dank zij de contracties, de verlenging

van de spier over meer dan 90 scalae teruggelopen. Dan wordt de belasting hersteld en in 2 minuten neemt de verlenging weer met 80 schaaldeelen toe. Hetzelfde traject werd bij de eerste rekking in 26 minuten doorlopen.

Hieruit volgt dat de prikkelcontractie zeker niet de physiologische factor is, waarnaar we zoeken, immers zij geeft in deze proef geen spoor van herstel.

Uit het vorige hoofdstuk moet wel gebleken zijn, dat een *tonus-productie* — al dan niet perifeer opgewekt en geregeld, gelijk bij *Helix* — de verkorting moet geven, die we als herstel op de rekking kunnen beschouwen. Bij andere blaasvormige dieren is het zeer wel mogelijk, dat een dergelijke tonus-productie niet perifeer opgewekt wordt en misschien zelfs alle eigen regeling ontbeert.

Zoo toonde JORDAN aan, dat bij de *Holothurien*, (die zeer sterke volumeveranderingen ondergaan tengevolge van het volpompen en ledigen der waterlongen) de gerekte huid door de echte, overlangsche- en kringspieren wordt inééngeschoven.

JORDAN kon dit nabootsen door de gerekte huid op het rektoestel eenvoudig tusschen duim en wijsvinger van beide handen te vatten en aldus samen-te-schuiven. Daarna opnieuw belast, rekt de huid slechts zeer weinig sneller dan de eerste keer, ook wanneer die tweede rekking onmiddellijk volgt op het inéenschuiven van het praeparaat.

De overeenkomstige proef heb ik bij *Helix* vele malen gedaan, echter met zeer wisselvallig en belangwekkend resultaat.

Het komt voor, dat *Helix* zich hier precies gedraagt als de *Holothurien* in zooverre, dat een onmiddellijke 2de rekking inderdaad precies verloopt als de 1e deed.

Maar in den regel blijkt, dat het resultaat afhankelijk is van den tijd, die tusschen beide rekkingen ligt. Als men geen zeer groote verlengingen van de spier veroorzaakt kan men aan eenzelfde object desnoods tien malen deze verschijnselen demonstreeren. Telkens rekt men tot een bepaalde grens, schuift de spier weer inéén en varieert dan alleen de rustperiode voor de volgende rekking.

Op deze wijze rekte ik een spier met ganglion telkens tot de totale lengte van 180 scalae bereikt werd:

- De eerste rekking vóórcurve, bereikte dat punt in 10 minuten.
- De tweede rekking, na 15 minuten rustperiode, in 9 minuten.
- De derde rekking, na 3 minuten rustperiode, in $1\frac{1}{2}$ minuut.
- De vierde rekking, na 6 minuten rusperiode, in 4 minuten.
- De vijfde rekking, na 3 minuten rust, in $2\frac{1}{2}$ minuut.

Dit resultaat, waarvan ik vele malen de bevestiging vond, bewijst, dat niet het ineenschuiven voldoende is voor 't gewenschte herstel, maar dat er een andere factor moet bestaan, die met t e r t i j d het herstel geeft.

Deze andere factor is stellig de tonusproductie. We zagen vroeger reeds, dat de tonische verkorting, behalve afhankelijk van de intensiteit van de tonus-toevoer, ook afhankelijk is van den duur van deze toevoer.

Intusschen — hoe begrijpelijk dit ook klinkt, het kan niet de geheele waarheid zijn. Helix ondergaat niet zulke groote volume veranderingen als de Holothurien. Maar een kruipende slak rekt de voetspier toch zeker tot de dubbele lengte van de spier-in-rust. Voor de biologie van het dier is het noodzakelijk, dat na zulk een rekking eventueel de spier geheel verkorten kan en t e g e l i j k de volledige tonische paraatheid herwinnen.

Ik was dan ook niet verbaasd in deze proefreeks plotseling resultaten te verkrijgen, die geheel anders zijn als de vorige.

Onder volkomen identieke proefomstandigheden rekte ik een spier met ganglion in de vóórcurve tot 180 scalae. Dit duurde 24 minuten. Inééngeschoven rustte het praeparaat $2\frac{1}{2}$ minuut.

Bij de tweede rekking bereikte de spier in 25 minuten slechts 150 scalae. De weerstand in de tweede rekking is dus belangrijk grooter

geweest.

De derde rekking, na 10 minuten rust, bereikte in 5 minuten een lengte van 160 scalae.

Hier is dus na een langeren rusttijd een geringe weerstand verschenen.

Een vierde rekking, na 5 minuten rust, bereikt hetzelfde punt 160 in 7 minuten.

Een vijfde rekking, na een veel langere rust van 20 minuten, bereikt in 3 minuten het cijfer 180!

De weerstand na deze lange rust is dus uitermate gering geworden, want in de vóórcurve werd deze lengte eerst na 24 minuten bereikt.

Dat we hier niet met een beschadiging van de spier te maken hebben, maar met een normaal physiologisch verschijnsel, bewijst een zesde rekking. Deze vond plaats na een zeer korte rust van 1 minuut: de weerstand was weer veel grooter, dan bij de vijfde rekking. Het cijfer 180 werd hier na 8 minuten bereikt.

In deze proef werd dus telkens de weerstand bij een rekking, vergeleken met die van de voorafgaande rekking, kleiner naarmate de rust langer duurde.

Werd bij dit praeparaat de rust kort genomen, dan was met het ineenschuiven een volkomen tonische paraatheid voor de spier hersteld — juist gelijk de Holothurienhuid dit onafhankelijk van den tijd vertoont.

Heel merkwaardig is hierbij, dat de protocollen, die ik hierover bezit, het verschijnsel òf op de eene manier, òf op de andere manier te zien geven.

Of de weerstand bij een volgende rekking neemt toe evenredig met de rustperiode —

òf de weerstand neemt af met het langer worden van de rust. In het weliswaar beperkte materiaal, dat ik van deze proeven bezit, komen geen gevallen voor, die niet duidelijk òf in de ééne richting òf in de andere richting wijzen.

Ik geloof niet, dat deze merkwaardige tegenstelling in strijd is met de opvattingen, die ik van de tonusfunctie heb. Het resultaat van de proef hangt hier eenvoudig af van de vraag of de periferie bij de samenschuiving van het praeparaat doorgaat met tonus-productie òf dat deze reeds tevoren gestaakt was. We weten uit de proeven van de verwarming, resp. afkoeling dóór het critieke punt van 18° C., hoe plotseling een sterke tonische contractie overgaat in een doorzakking. Welnu de proeven, die ik hierboven beschreef zijn alle genomen bij temperaturen in de nabijheid van dit critieke punt gelegen — 16 à 17° ! Het is dus zeer wel mogelijk, dat in deze zône bij overigens gelijke proefomstandigheden verschillende slakken geheel anders reageeren. Is er een sterke tonus-productie dan is de paraatheid van de spier met het ineenschuiven dadelijk hersteld. Is er geen tonus-productie van belang, dan gaat het zeer langzaam.

Ik geef deze verklaring, niet, omdat ik hiermee het vraagstuk bevredigend opgelost zou willen noemen, maar uitsluitend om te doen zien, dat het zeer wisselvallige resultaat van deze proeven niet strijdig behoeft te zijn met mijn vroegere ervaringen.

Een bijzondere complicatie van deze proefreeks is nog deze waarneming: het gelukt niet steeds de spier inéén te schuiven tot de oorspronkelijke lengte.

Soms gaat dit zeer gemakkelijk en verkrijgen we zelfs een verkortingsgraad, die de origineele overtreft. In andere gevallen bereiken we dit op verre na niet. Ik heb reden te vermoeden, dat dit verschijnsel nauw verband houdt met het vorige.

Het spreekt van zelf, dat deze proefnemingen over het herstel van consistentie bijna onbeperkt te varieeren zijn. En zij moeten nog op velerlei manieren herhaald worden voor we een betrouwbaar inzicht verkrijgen. Een programma, dat ik hiertoe had opgesteld, zag uit als volgt.

- I. De spier niet ineenschuiven, maar enkel de rusttijd varieeren.
- II. Het ineenschuiven vervangen door prikkel-contractie.
- III. Ganglion invloed vaststellen:

- A: vóórkromme èn volgekrommen mèt ganglion.
 B: vóórkromme èn volgekrommen zònder ganglion.
 C: vóórkromme mèt ganglion, volgekromme zònder.
 1°. exstirpatie bij 't begin van de rust.
 2°. exstirpatie op 't eind van de rust.
- IV. Alle voorgaande resultaten controleeren bij andere temperaturen.
- V. Vóórcurve bij lage temperatuur; tijdens de rust verwarming tot 18°; tweede rekking bij 18° C. Vóórcurve bij 18° — tijdens de rust afkoelen; tweede curve bij lage temperatuur.

Met de uitvoering van dit programma was ik reeds begonnen, toen het mij duidelijk werd, dat hierin voldoende werk is voor een geheel nieuw opgezet onderzoek; vooral ook in aanmerking genomen, dat de ervaring leert, dat zulk een programma een minimum zal blijken te zijn.

Het is misschien niet overbodig te zeggen, dat het geenszins mijn bedoeling is, dit veld van onderzoek voor mijzelf te reserveren: integendeel zou ik mij ten zeerste verheugen als andere onderzoekers er op mochten aanvallen.

Ten slotte nog dit. Ik heb gezegd nog antwoord te zullen geven op de vraag, waarom de tonische verkorting zoo moeizaam te demonstreeren is, terwijl voor het levende, intacte dier dit verschijnsel een onmisbaar onderdeel van de locomotie- en bewegingsfunctie moet zijn:

Omdat de rekkings-techniek, hoe logisch ook in beginsel, toch bij eenige doorvoering geen volkomen weêrgave meer is van, wat er werkelijk bij het dier gebeurt. Ten eerste zijn onze praeparaten op het rektoestel geen dieren meer: bloedsomloop en ademhaling zijn met de geheele ingewandszak afgesneden. En dan als tweede, zouden wij voor proefnemingen, die de bestudeering van de tonische verkorting beoogen, een deel van de spieren moeten rekken, zonder aan de andere deelen iets te veranderen.

Als de hypothese juist is, die ik gaf naar aanleiding van de proef van BIEDERMANN, dat de tonusproductie zich regelt naar de plaatsen van verlaagd tonusniveau, dan mogen we bij het dier in beweging zeker aannemen, dat er een levendige tonusproductie is. Is dus een deel van de huidspierzak gerekt tengevolge van een contractie elders, dan zal bij de opheffing van die contractie de tonusproductie in de eerste plaats aan die gerekte spier ten goede komen. Het spreekt vanzelf, dat ik bij het opstellen van deze hypothese onmiddellijk aan de wet van v. UEXKÜLL gedacht heb: „de opwekking stroomt naar de gerekte spier!” Mocht mijn hypothese ook langs anderen weg nader bevestigd worden, dan is er zeker alle reden om te onderzoeken of er misschien iets meer dan toeval in het spel is, dat een zoo sterke overeenkomst tusschen de formuleringen van beide wetmatigheden toelaat.

JORDAN heeft in 1905 I bladz. 211 voor het eerst zijn zoogenaamde halfdier-proef gepubliceerd. Deze werd toen niet genomen om tonische verkortingen te demonstreeren, maar om de regulatie van den tonus door het ganglion te begrijpen. In 1918 komt JORDAN op de vroeger verkregen resultaten van deze proeven terug en nu, omdat hij hier het eenige geval heeft van een experimenteel verkregen tonische contractie. Op het eerste gezicht lijkt het, alsof hier dan ook de ideale proefconditie voor het bereiken van de tonische verkorting aanwezig is.

Immers hier is de slakkevoet in de lengte in twee helften gesneden, die met elkaar in verbinding blijven uitsluitend door het gecentraliseerde zenuwstelsel. Geen invloed van de rechterhelft kan zich op de linkerhelft doen gelden dan via de ganglia-pedalia. Een helft wordt eerst gerekt tot voorbij den omslag; dit is een absolute voorwaarde voor het slagen van de proef. Deze helft is nu verder uitsluitend de registreerende helft; dat wil zeggen, zij wordt juist voldoende belast, om de verkregen rekking te handhaven.

Wordt nu de andere helft gerekt, dan zinkt ook de tonische weerstand in de registreerende helft. Hier zakt dan de wijzer van JORDAN'S toestel. Maar ontlast men daarna de proefhelft, dan ver-

kort de registreerende zijde. Dit is dan de bedoelde tonische verkorting.

Inderdaad, een tonische verkorting is het, maar het is toch alweer niet de tonische verkorting, die voor het bewegende dier normaal moet zijn.

De registreerende helft bevindt zich in den toestand van nà den omslag. Hier wordt de rekkingslast gedragen door de centrale tonusopwekking van het ganglion en bovendien door de perifere tonusproductie. De sterke rekking van de proefhelft beïnvloedt nu het ganglion zóódanig, dat het volgens JORDAN niet meer in staat is de vereischte tonusverhooging voor de registreerende helft te geven: deze zakt dan ook door!

Indien in het normale dier het ganglion aldus werkte, dat een tonusverlaging in bijvoorbeeld de linkerflank een gelijktijdige tonusverlaging in de rechterflank ten gevolge had, dan zou het antagonisme niet meer functioneeren. Juist andersom moet tonusverlaging hier gepaard gaan met tonusverzadiging elders om er de bestaande verkorting te kunnen handhaven.

Als in JORDAN's proef de belasting van de proefhelft wordt weggenomen is het ganglion wederom in staat de tonusverhooging te geven voor de registreerende helft en deze verkort zich. Het verschijnsel is dus geheel te verklaren zonder dat het noodig is de perifere tonus-productie te kennen. Toch is deze proef voor mijn opvattingen van belang, omdat hierbij dezelfde onafhankelijkheid van perifere tonusopwekking en de ganglia voor den dag komt, die ik ook bij mijn tonische-verkortingen constateerde.

Immers, de perifere tonus-productie, zich regelende naar de plaatsen met verlaagden tonus, dus naar de spieren die gerekt zijn of bezig zijn te rekken, zou hier bij de rekking van de proefhelft in de registreerende helft een gelijktijdige verkorting moeten geven, als de verhoogde tonusproductie tenminste van de ééne helft op de andere helft van het dier kon overgaan via de ganglia. Het tegendeel bleek in JORDAN's proef.

Het was niet zonder aarzeling, dat ik de halfdierproef in mijn besprekingen heb opgenomen. Toen JORDAN deze proeven voor het

eerst ondernam, was dit een rationeele, hoewel stoutmoedige conceptie. Want de operatie, die hiervoor noodig is, bleek buitengewoon moeilijk te zijn en vereischte een groote vóroefening.

Dat was de proef echter alleszins waard: JORDAN wilde het beslissende experiment geven om den invloed van het ganglion op den spiertonus duidelijk te maken. Daarin slaagde hij volkomen.

Bij de groote complicatie, die voor mij de regulatie van den tonus bij *Helix* verkregen heeft, is het echter noodzakelijk geworden, dat ik alle ingewikkelde proefnemingen vermijd. Slechts eenvoudige proeven, die willekeurig vaak herhaald en gevarieerd kunnen worden, geven in dit stadium van het onderzoek nog bruikbare resultaten.

JORDAN's halfdierproef heb ik dan ook vooral besproken, omdat het een klassieke proef is, die op ons laboratorium een welverdiende vermaardheid geniet.

VI. SAMENVATTING VAN DE RESULTATEN.

De locomotie- en andere bewegingen alsook de handhaving van de lichaamshouding worden bij de wijngaardslak beheerscht door de twee systemen:

- a. contractiliteit,
- b. tonus-functie.

Elk van deze systemen vermag aan de spieren lengteveranderingen geven of een bepaalde lengte te handhaven. De wijze, waarop dit geschiedt is voor beide systemen principieel verschillend, dermate, dat eenzelfde spier uit hoofde van het ééne systeem kan verkorten en tegelijkertijd uit hoofde van het andere kan rekken. Ik stel mij voor, dat de contractiliteit iets verandert aan den vorm van de spierelementen, terwijl de tonus-functie deze elementen ten opzichte van elkaar verplaatst.

De wêerstand, die de spier tegen deze laatste structuurverandering biedt, is de viscosoide tonus; (afgezien dus van het feit, dat ook het systeem der contractiliteit in staat is, zij het slechts enkele oogenblikken, een spierverskorting te handhaven, maar dit is dan als tetano-tonus te defineeren).

Wij bestudeeren hier alleen den viscosoïden tonus.

De wêerstand, die de lichaamswandspieren van *Helix* aan eventuele rekking op eenig oogenblik vermogen te bieden, resulteert uit de algebraïsche som van drie termen:

- 1°. statische of basale tonus.
- 2°. dynamische, centrale tonus.
- 3p. dynamische, perifere tonus.

Van deze drie termen is de eerste steeds positief, maar in grootte zeer afhankelijk van de temperatuur. Indien de slak uitsluitend

deze basale tonusfunctie had, zou de spier bij warmte te slap, bij koude te stijf zijn, om eenige beweging mogelijk te maken. Het dier zou alleen bij optimale omstandigheden kunnen leven.

De tweede term, de dynamische-centrale tonus, is positief of negatief. De specifieke tonuscentra, de ganglia-pedalia, bezitten het vermogen den tonus te verhoogen of te verlagen. Hoe dit gebeurt, weten we niet, maar we moeten ons voorstellen, dat het centrum langs de banen zoodanige opwekkingen geeft, dat hierdoor de spiertonus gewijzigd wordt. Wij bezitten geen middel om deze tonusopwekkingen na-te-bootsen; prikkelen we de ganglia pedalia of de afgesneden zenuwbanen electricisch, dan verkrijgen we nooit iets anders dan contracties. Wijzigingen in den tonus zijn aldus nimmer vastgesteld.

De centrale tonus is op-te-vatten als een bufferfunctie, welke het Helix mogelijk maakt bij hógere zoowel als lagere temperaturen dan de optimale te leven.

Bij mijn onderzoek bleek, dat de tonusverlaging door het ganglion-pedale een nawerking kan vertoonen gedurende eenige minuten. Daarentegen heeft de centrale tonusverhoging, die na den omslag de rekkingslast draagt, (figuur 3) zulk een nawerking niet. Dit is een belangrijk punt van uitgang voor later onderzoek.

De derde term is de dynamische perifere tonus.

Ik heb deze gevonden en bestudeerd door middel van de tonische verkortingen, welke bij verwarming of afkoeling kunnen optreden. Maar het is mijn overtuiging, dat deze perifere tonusopwekking — behalve bij temperatuurswisseling — vooral bij de locomotie van invloed is. De grootte van deze tonusproductie is zeer verschillend en kan plotseling van maximaal tot bijkans nul omslaan. We zagen dit bij de tonische verkortingen bij het punt 18° gebeuren. Het is opmerkelijk, hoe scherp dit critieke punt te localiseeren is. Slechts bij uitzondering vond ik gevallen, waarin dit omkeerpunt bij Helix blijkbaar iets hooger of iets lager lag. Mijn slakken waren alle afkomstig uit Zwitserland; zou het kunnen zijn, dat voor méér noordelijke dieren het critieke punt lager ligt?

Men vatte de perifere tonusopwekking vooral niet op als een physiologisch procédé, dat bij 18° optimaal produceert! Ik beschouw het als een echte reflex, die in bepaalde gevallen werkzaam wordt of staakt; één van die gevallen is de temperatuurstijging of daling.

De drie bovengenoemde termen, die te samen den viscosoiden tonus vormen, mogen verschillen in oorsprong, (resp. myogeen, centraal en perifeer) maar eenmaal in de spier aanwezig zijn ze ongetwijfeld indentiek.

Bij belasting rekt de spier in ieder tijdsdeel over een lengte, welke gelijk is aan de algebraïsche som van de rekkingen, die elk van deze soorten tonus — indien alleen aanwezig — zou toelaten. Zóó althans kunnen we ons het voorstellen. Maar in werkelijkheid zien we slechts ééne rekking, waaraan slechts één wêerstand beantwoordt. En de techniek van deze proefnemingen stelt ons niet in staat direct te onderscheiden, wat het aandeel is van de basale — van de centrale — en van de perifere tonusfunctie in deze totale wêerstand. Dientengevolge zijn wij alsnog niet bij machte vast-te-stellen of er niet een onderlinge afhankelijkheid bestaat tusschen de drie termen, zoodanig dat de totale regulatie méér is dan enkel de som van de drie.

Aldus geef ik de samenvatting van de resultaten van mijn onderzoek. Ik heb opzettelijk vermeden een opsomming te geven van het feitelijke nieuws, dat er bij voor den dag kwam. Veleer heb ik getracht te komen tot en beknopte synthese, om te doen zien, op welk theoretisch standpunt dit onderzoek mij bracht. Ik ben mij volkomen bewust dat dit schema geen gaaf geheel is. De lezer moge er leemten in ontdekt hebben — zelf weet ik er waarschijnlijk méér. In het voorafgaande heb ik dan ook herhaaldelijk op open vragen attent gemaakt: de kwestie van het herstel van consistentie; de wisselwerking van prikkelbaarheid en tonischen toestand; het ontbreken van de nawerking van de centrale tonusverhooging! Dan, of er een samenhang bestaat tusschen de werkzaamheid van het tonuscentrum en van de perifere tonusproductie!

Ten slotte wil ik nog noemen een vraagstuk, dat mij bijzonder belangrijk voorkomt: de golfbeweging, welke bij het kruipen van de slak aan de voetzool optreedt, is wellicht van tonischen aard. Ik heb met zekerheid gezien, dat deze golvingen volkomen normaal kunnen voorkomen bij een praeparaat zonder ganglia-cerebralia. Exstirpatie van de pedale ganglia maakt er echter een einde aan. Dit wijst er op, dat deze golfbeweging tot de tonusfunctie behoort.

Is er aldus voor den physioloog menig punt van uitgang voor nadere onderzoekingen bij dit object — ook voor den histoloog zijn hier belangrijke vragen te beantwoorden. Zoo is het misschien mogelijk de spieren van de slak in verschillende stadia van rekking te fixeeren en te onderzoeken.

LITERATUUR-LIJST.

- ARISZ, L. —: *Sol- en geltoestand van gelatine oplossingen*. Acad. Proefschrift. Utrecht. 1914.
- BETHE, A. —: *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems*. Leipzig. 1903.
- idem. *Die Dauerverkürzung der Muskeln*. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 142. 1911.
- BIEDERMANN, W. —: *Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen II. Die Lokomotorischen Wellen der Schneckensohle*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 107. 1905.
- DILLEWIJN, C. VAN — UND S'JACOB: *Temperatur und Erregbarkeit bei Helix pomatia*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 205. 1924.
- HARDENBERG, J. D. F. —: *De viscosoide tonus bij Helix pomatia*. Nederl. Tijdschr. v. Geneeskunde. 70ste Jaargang 1926.
- JORDAN, H. —: *Die Physiologie der Locomotion bei Aplysia limacina*. Acad. Proefschrift. Bonn. 1901.
- Ook verschenen in: Zeitsch. f. Biologie. Bd. 41. 1901.
- idem. *Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten I*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 106. 1905.
- idem. *Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten II*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 110. 1905.
- idem. *Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken*. Biol. Zentralblatt. Bd. 26. 1906.
- idem. *Ueber reflexarme Tiere. (Ciona intestinalis und Oktopoden)*. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. 7. 1907.
- idem. *Beitrag zur physiologischen Technik für „Tonusmuskeln“ vornemlich bei wirbellosen Tieren, nebst Beschreibung eines Mess- und Registrier apparatus für die Reaktionen solcher Muskeln*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 121. 1908.

- idem. *Ueber reflexarme Tiere II (Actinoloba dianthus)*. Zeitschr. f. allg. Physiologie Bd. 8. 1908.
- idem. *Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 131. 1910.
- idem. *Eine Vorrichtung um die Registrierung des Verkürzungsgrades von Tonusmuskeln bei bestimmten Temperaturen vornehmen zu können*. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 149. 1912.
- idem. *Ueber reflexarme Tiere III. (Die acraspeden Medusen)*. Zeitsch. f. wissensch. Zoologie. Bd. 101. 1912.
- idem. *Eine neue Art von Muskeln*. IX ième Congrès international des Physiologistes Groningue, le 2—6 Septembre. 1913.
- idem. *Ueber „reflexarme“ Tiere. IV Die Holothurien. Erste Mitteilung*. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zoologie und Physiologie und Physiologie. Bd. 34. 1914.
- idem. *Ueber „reflexarme“ Tiere. IV Die Holothurien. Zweite Mitteilung*. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zoologie und Physiologie. Bd. 36. 1916.
- idem. *Können gesteigerter Widerstand gegen Ausdehnung, sowie Tonzunahme nach Exstirpation der Pedalganglien bei Aplysia durch „scheinbare Erregbarkeitssteigerung“ erklärt werden?* Zeitschrift f. allgem. Physiologie. Bd. 17. 1916.
- idem. *Ueber besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch*. Biol. Zentralblatt. Bd. 37. 1917.
- idem. *Ueber die Physiologie der Muskulatur und des Zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen; insbesondere bei Schnecken*. Ergebnisse der Physiologie. XVI Jahrgang. 1918.
- idem. *De phylogenese van de functie van het centrale zenuwstelsel bij lagere dieren*. Handelingen XVIIe Nederl. Natuur- en Geneesk. Congres. Leiden. 1919.
- idem. *Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems*. Biol. Zentralblatt. Bd. 39. 1919.
- idem. *Der Tonus glatter Muskeln bei Wirbellosen (Hohlorganartigen) Tieren*. Archives Néerland. de Physiologie de l' Homme et des Animaux tome VII. 1922.

- idem. *Die Physiologie des Nerven-Muskelsystems bei den niederen Wirbellosen.* Verhandlg. der D. Zoolog. Gesellsch. 31 Jahresversammlg. zu Kiel. 1926.
- JORDAN, H. UND J. D. F. HARDENBERG: *Die dynamischen Erscheinungen des Tonus bei den Muskeln hohlorganartiger Tiere.* Zeitschr. f. vergleichende Physiologie. Bd. 4. 1926.
- MEISENHEIMER, JOH. —: *Die Weinbergschnecke.* Monographien einheimischer Tiere. Bd. 4. Verlag Klinkhardt. Leipzig. 1912.
- UEXKÜLL, J. VON —: *Die Physiologie des Seeigelstachels.* Zeitschr. f. Biologie. Bd. 39. 1900.
- idem. *Umwelt und Innenwelt der Tiere.* Zweite Auflage. Julius Springer. Berlin. 1921. (Dit boek omvat talrijke publicaties van den schrijver in de tijdschriften verschenen.)
- idem. *Die Sperrmuskulatur der Holothurien.* Pflüger Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. 212. 1926.
-

INHOUD:

	Blz.
VOORWOORD	1
I. ONTWIKKELING VAN HET VRAAGSTUK EN HET UITGANGSPUNT VOOR VERDER ONDERZOEK . .	3
II. METHODE EN TECHNIEK	17
III. DE REKKINGSKROMME	27
IV. DE TONISCHE VERKORTING	43
V. ANDERE PROEFNEMINGEN.	56
VI. SAMENVATTING VAN DE RESULTATEN	73
LITERATUUR-LIJST	77



h. 0410.

STELLINGEN.

- I. De nuteerende stengel is een zelf-reguleerende klinostaat, die bewerkt, dat het gestrekte deel van den stengeltop niet nuteert.
- II. Het winden van planten ontstaat niet door de verhindering der nutatie.
- III. Er is geen absoluut verschil tusschen slingerplanten en andere planten; ook de eigenschap der cyclonastie is niet zulk een criterium.
- IV. De kern-deeling moet beschouwd worden als de ontknooping van de kern-ontwikkeling, welke tijdens de zoogenaamde „rust” plaats heeft — juist gelijk de partus de ontknooping is van een embryonale ontwikkeling.
- V. Bij de reptiliën (zonder de krokodillen) passeert al het bloed — dus zoowel het arterieele als het veneuse — over het zoogenaamde onvolledige septum ventriculorum.
- VI. Vergelijkend-anatomisch is het niet juist te spreken van linker- en rechter ventrikel van het hart van de krokodillen, vogels en zoogdieren.
- VII. Bij de Amniota is de arteria-coronarius homoloog met de vijfde kieuwarterie.
- VIII. Het woord *neotenie*, door KOLLMANN ingevoerd voor de bekende verschijnselen bij Batrachiërs is te verwerpen. Beter is het te spreken van *aanpassingsbreedte* gelijk CAMERANO reeds vroeger deed.

-
- IX. Wat BOLK retardatie- of foetalisatiekenmerken noemt, is hetzelfde, wat BOAS neotenische kenmerken noemde.
- X. De wetenschappelijke dier-psychologie stelle zich ten doel te onderzoeken de bewustzijnsverschijnselen van het dier; de methode der introspectie is hierbij onontbeerlijk.
- XI. Daar, alwaar wij beginnen het voorledene aan ons te vertegenwoordigen als voorleden en buiten het tegenwoordige en dus als iet, dat daar van geheel onderscheiden is, daar zijn de grenspalen tusschen menschen en beesten. REIMARUS 1760; vertaling VAN HAAR 1774.
- XII. De proeven van BUYTENDIJK (proefschrift Utrecht 1918) inzake het leervermogen van padden, vogels en honden experimenteren niet op de intelligentie, maar op de belangstelling, de opmerkzaamheid, het bewustzijn van deze dieren.
- XIII. De onderzoekingen van VERLAINE 1924 over het orientatievermogen van enkele Hymenoptera bewijzen, dat dáár de opmerkzaamheid en het proces van onthouden-en-vergeten op dezelfde grondslag berust als bij den mensch.
Hoogstens kunnen we als verschilpunt vaststellen, dat bij deze insecten dit prompter verloopt.
- XIV. Het begrip complex-kwaliteit van VOLKELT als kenmerkend voor de voorstellingen van dieren is reeds fout voor de spin, waarmee bij experimenteerde. De generalisatie voor andere dieren is dan ook onverdedigbaar.
- XV. Reeds op zuiver wetenschappelijke gronden — dus afgescheiden van een aantal andere — behoort een proefschrift te worden geschreven in de moedertaal van den auteur.
-

D
Ut
19