Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Regeling der ademhaling bij insecten en spinnen

https://hdl.handle.net/1874/283892

Diss. Utrecht 1926
E. H. HAZELHOFF

REGELING DER ADEMHALING BIJ INSECTEN EN SPINNEN

Diss.
Utrecht
1926

E. H. HAZELHOFF

REGELING DER ADEMHALING BIJ INSECTEN EN SPINNEN

RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT
2377 680 4

Aqu 192, 1926

REGELING DER ADEMHALING BIJ INSECTEN EN SPINNEN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS MR. J. PH. SUYLING, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 5 JULI 1926, DES NAMIDDAGS VIJF UUR, DOOR

ENGEL HENDRIK HAZELHOFF
GEBOREN TE BLIJHAM (GRONINGEN)

DRUKKERIJ J. VAN BOEKHOVEN — UTRECHT

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN VROUW

VOORWOORD.

Bij het eind van mijn studietijd gekomen, betuig ik U allen, Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde aan de Rijksuniversiteit te Utrecht, mijn hartelijken dank.

Zeer in het bijzonder geldt mijn dank U, Hooggeleerde JORDAN, *hooggeachte Promotor. De groote mate van vrijheid, die Gij Uw leerlingen bij het onderzoek toestaat, heb ik altijd op hoogen prijs gesteld. Zeer aangename herinneringen zal ik blijven behouden aan den tijd, gedurende welken ik als Uw assistent werkzaam mocht zijn; het was mij een genot, het grootendeels nog onontgonnen gebied van de Vergelijkende Physiologie te leeren overzien onder de bezielende leiding van een leermeester, die vóór alles de groote lijnen van zijn wetenschap in het oog houdt. Hartelijk dank ik U en ook mevrouw* JORDAN *voor de groote vriendelijkheid, waarmee Gij mij altijd tegemoet zijt gekomen. — Ik wensch U geluk met de op dit oogenblik reeds aangevangen verbouwing en uitbreiding van Uw laboratorium.*

Hooggeleerde WENT, *ik acht het een bijzonder voorrecht tot Uw leerlingen te behooren en onder Uw voortreffelijke leiding mijn botanische opleiding te hebben ontvangen. Zeer veel dank zijn mijn vrouw en ik U ook verschuldigd voor Uw voortdurende belangstelling, en voor den steun en de waardevolle raadgevingen, die wij bij zooveel verschillende gelegenheden van U mochten ontvangen. De vriendelijke gastvrijheid, ons door U en mevrouw* WENT *betoond, zullen wij altijd met groote dankbaarheid gedenken.*

Hooggeleerde NIERSTRASZ, *hoewel ik mij in de eerste plaats aangetrokken voel tot de physiologische zijde van de zoölogie, heb ik toch met groote belangstelling Uw boeiende colleges gevolgd.*

Aangenaam is mij, hooggeleerde PULLE, *de herinnering aan Uw heldere colleges.*

Aan de Heeren H. F. C. BOS, *Directeur der H.B.S. met 5-j. c. te Woerden, en* H. C. VAN CAPPELLE, *Directeur der 4de H.B.S. met 5-j. c. te Rotterdam, betuig ik mijn hartelijken dank voor de groote welwillendheid, waarmee zij mijn lessen zoo geregeld hebben, dat er nog zooveel mogelijk tijd overbleef voor het bewerken van dit proefschrift.*

U, waarde PRIJS, *betuig ik mijn dank voor de zorgvuldige wijze, waarop Gij de afbeeldingen voor dit proefschrift hebt geteekend; en U, waarde* VAN NORDEN, *komt een woord van dank toe voor het construeeren van de voor dit onderzoek benoodigde toestellen.*

Aan de Heeren D. BOSKER *en* J. KREUGEL *ben ik veel dank verschuldigd voor de vriendelijkheid, waarmee zij mij van dienst zijn geweest bij het verzamelen van de verschillende proefdieren.*

INHOUD.

Pag.

HOOFDSTUK I. *Literatuur omtrent het voorkomen van ademhalingsbewegingen en ademhalingsregeling bij de Tracheaten* 1

A. Oudere literatuur (tot LAVOISIER en PRIESTLEY) 1
B. TREVIRANUS. De eerste ideeën omtrent diffusie 4
C. De auteurs, die de beteekenis van de diffusie weer grootendeels of geheel miskennen 11
1°. Insecten 11
2°. Spinnen 19
3°. Inwendige mechanismen bij de Insecten 26
D. KROGH 32
E. Samenvatting 37

HOOFDSTUK II. *Literatuur omtrent het voorkomen en de beteekenis van stigmabewegingen.* 38

A. Literatuur omtrent het voorkomen van stigmabewegingen bij Insecten en Spinnen 38
B. Literatuur omtrent de beteekenis der stigmabewegingen 48
1°. Eerste opvatting 49
2°. Tweede opvatting 49
3°. Derde opvatting 50
4°. Vierde opvatting 55
C. Samenvatting 58

HOOFDSTUK III. *Waarneming der stigmabewegingen bij Periplaneta americana* 59

A. Methodiek 59
B. Waarneming der verschillende stigmata in lucht, bij 28° C. 65
1°. Het voorste paar thoracale stigmata 65
2°. Het tweede paar thoracale stigmata 67
3°. Het voorste paar abdominale stigmata 68
4°. De overige abdominale stigmata 69
C. Waarneming der thoracale stigmata in lucht, bij verschillende temperaturen (12° C.—33° C.) 71
D. Onderzoek naar de *directe* oorzaak van het open gaan der stigmata. — De invloed van verschillende gasmengsels 74
1°. Gasmengsels met t. o. v. lucht verhoogd koolzuurgehalte 75
2°. Gasmengsels met t. o. v. lucht verlaagd zuurstofgehalte 81
E. Onderzoek naar de plaats, waar het koolzuur prikkelend inwerkt 82
F. Verdere proeven en waarnemingen tot steun van de opvatting, dat de diffusieregeling een perifere regeling is 92
De barospirator van THUNBERG 94
Narcotica 99
Proeven met een geïsoleerd stigma 101
G. Samenvatting 101

HOOFDSTUK IV. *Bewegingen der stigmata van andere Insecten en van Spinnen* 102

A. Insecten 102
1°. Periplaneta orientalis 102
2°. Gryllus domesticus 102
3°. Gryllotalpa vulgaris 103
4°. Dixippus morosus 104
5°. Agrion pulchellum 104
6°. Ischnura elegans 104
7°. Sialis lutaria 105
8°. Limnophilus rhombicus 105
9°. Limnophilus affinis 105
10°. Tipula sp. 105
B. Spinnen (Epeira diadematа, Meta segmentata, Tetragnatha obtusa, Tegenaria domestica en Cybaeus tetricus) 106

HOOFDSTUK V. *Slotbeschouwingen* 111

A. De invloed van het bijna gesloten zijn der stigmata op het naar binnen, resp. naar buiten diffundeeren van O_2, resp. CO_2 en waterdamp 111
B. Literatuur omtrent den invloed van de relatieve vochtigheid van de lucht op landdieren 114
C. Invloed van de relatieve vochtigheid van de lucht op het open en dicht staan van de longopening van Helix pomatia 124

SAMENVATTING 125

HOOFDSTUK I.

Literatuur omtrent het voorkomen van ademhalingsbewegingen en ademhalingsregeling bij de Tracheaten.

„Chacun sait que la respiration est ce *mouvement* [1]), par le moïen duquel l'air entre dans le corps des Animaux, et en sort sans aucune interruption.

On doit la regarder comme une des actions les plus importantes de la vie animale, et sans laquelle aucun Animal ne sauroit subsister ; aussi remarque-t-on que *tout ce qui vit respire*, ou a quelque chose de fort approchant de la respiration. C'est la nécessité de ce *mouvement continuel* . . . . . qui fait que l'on confond ordinairement la respiration avec la vie, et qu'on les envisage comme des choses si étroitement liées, que l'une ne va jamais sans l'autre. Ce n'est pas même seulement dans l'usage qu'on regarde ces termes comme synonimes, l'Ecriture les confond aussi très souvent. . . . . Un mouvement si nécessaire, et qui est en même tems *commun à tous les Animaux*, mérite bien que je m'arrête un moment à le considérer".

Met deze woorden vangt LESSER („Théologie des Insectes", Tome I, den Haag 1742, pag. 124) het hoofdstuk over de ademhaling der Insecten aan. Het is zeer typeerend, dat LESSER de ademhaling definieert als een *mouvement* (continuel) ; immers, zoolang men van de verbrandingsprocessen in het lichaam nog niets wist, moest ook de eigenlijke beteekenis van de ademhaling duister blijven, en het is dus niet te verwonderen, dat men vroeger bij het woord *ademhaling* eigenlijk alleen gedacht heeft aan wat wij tegenwoordig *ademhalingsbewegingen* noemen. Inderdaad wordt in alle oudere literatuur met „ademhaling" voortdurend niets anders bedoeld dan de ademhalings*bewegingen*. Enkele voorbeelden mogen deze bewering staven :

De beroemde LYONNET, die het bovengenoemde werk van LESSER

[1]) De cursiveering der karakteristieke passages is hier en ook elders van mij, tenzij het tegengestelde vermeld is.

van aanteekeningen heeft voorzien, merkt b.v. naar aanleiding van de woorden: „Tout ce qui vit respire" het volgende op:

„Pour ce qui est des chrysalides, je n'ôserois pas non plus affirmer qu'elles respirent; une expérience au moins m'a prouvé qu'il y en a qui ne respirent pas toujours. J'ai pris la Chrysalide de la Chenille du Trouënne, que Mr. DE RÉAUMUR appelle Sphinx, à cause de son attitude. Cette Chrysalide est des plus grandes, et par là plus propre que bien d'autres à faire des expériences sûres..... Tout cela me fit espérer que *si les Chrysalides respiroient*, celle-ci m'en pourroit donner des preuves certaines. Deux ou trois mois avant qu'il m'en naquît un Papillon, je la déterrai et lui couvris à diverses reprises, premièrement une, ensuite deux, et ainsi successivement tous les stygmates avec de l'eau de savon. Chaque fois j'observai à la loupe, pendant un assez long espace de tems, ces stygmates ainsi mouillés, pour voir s'il se formeroit quelque vessie, ou quelque bulle d'air au-dessus; *ce qui auroit naturellement dû arriver si ces stygmates avoient servi de conduits à la respiration*; mais quelque attention que je prêtasse, je n'y vis rien de pareil. Plusieurs jours après, je repetai la même expérience d'une manière qui me parut encore plus décisive. Au lieu de couvrir les stygmates d'eau savonnée, je les couvris chacun d'une petite bulle d'air, tirée de l'écume de cette même eau, afin que l'air pût y entrer et en sortir plus librement. Ma curiosité n'en fut pas plus satisfaite; ces bulles, qui auroient dû se gonfler, ou s'affaisser à la moindre expiration de la Chrysalide, conservèrent toutes constamment la même grosseur, jusqu'à ce que leur pellicule venant à se sécher, elles se crevèrent."

Uit deze woorden volgt wel zeer duidelijk, dat ook LYONNET bij „respiration" alleen denkt aan ademhalings*bewegingen* voor het opwekken van lucht*stroomingen*.

In zijn meest bekende werk: „Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule", den Haag 1762, zegt LYONNET met nadruk, dat ook de wilgenhoutrups niet „ademt". Hij meent dit te mogen afleiden uit de volgende feiten (pag. 77 en 78):

1°. Men ziet geen regelmatige, rhythmische samentrekkingen van het lichaam. — Soms kan men weliswaar kleine, plaatselijke bewegingen van de huid waarnemen; deze zijn evenwel volgens LYONNET het gevolg van den hartslag en hebben met de ademhaling niets te maken.

2°. Een verblijf van meer dan 2 uren in een luchtledige ruimte heeft geen schadelijke gevolgen.

3°. Bij een rups, die men onder water houdt, ziet men in of bij elk stigma een klein luchtbelletje, dat evenwel niet afwisselend grooter en kleiner wordt, „comme il sembleroit devoir arriver si la Chenille respiroit" (p. 78).

4°. Een rups wordt 's zomers door een verblijf van 18 dagen onder water niet gedood; „or, je ne crois pas qu'on aît vu, jusqu' ici, aucun Animal respirant, qui résiste, en Eté, à une submersion aussi longue".

Het is zeer kenmerkend, dat LYONNET's argumenten 1 en 3 betrekking hebben op 't ontbreken van ademhalingsbewegingen, terwijl 2 en 4 daarentegen betrekking hebben op de omstandigheid, dat het dier lang achterelkaar zonder zuurstof kan leven, of althans aan zeer weinig zuurstof genoeg heeft.

Op pag. 79 en ook op pag. XI en XII zegt LYONNET, dat wij eigenlijk niet weten, waar de tracheeën voor dienen. Uit het feit, dat afsluiting der tracheeën met olie verlamming van het dier ten gevolge heeft, besluit LYONNET dan, dat de tracheeën blijkbaar noodig zijn voor de contractie der spieren, evenals ook de zenuwen daarvoor noodig zijn!

Een ander voorbeeld, dat eveneens duidelijk laat zien, hoe weinig inzicht men in dien tijd had in de werkelijke beteekenis van de ademhaling, is het volgende: in zijn in 1753 te Leiden verschenen „Dissertatio philosophica inauguralis de respiratione insectorum" bespreekt MARTINET het bekende feit, dat de meeste dieren in een luchtledige ruimte zeer spoedig sterven. MARTINET „verklaart" dit als volgt: in het luchtledige trekken de longen zich samen, de bloedvaten in de longen worden daardoor samengedrukt, het bloed kan dan niet meer van de rechter-harthelft naar de linker-harthelft komen, en tengevolge van deze storing van den bloedsomloop moet het dier sterven. Voor de meeste insecten geldt hetzelfde, „ofschoon die een ander soort longen hebben" (pag. 23) [1]).

[1]) „Aër admodum necessarius est plurimis animalibus, humano more respirantibus, idcirco animalia recipienti inclusa, ex quo aër eductus est, respirare non possunt; non enim explicantur pulmones, sed hi sibi commissi propria vi contractili se contingunt, sanguinea vasa comprimunt, ita ut sanguis non amplius pulmones permeet, nec ex corde dextro in sinistrum trajici possit; sublato idcirco sanguinis circulo, de vita actum est. Idem in insectis, quamvis aliis pulmonibus instructis, obtinet, sublato aëre, haec citius, illa tardius moriuntur".

MARTINET komt in deze dissertatie tot de conclusie, dat insecten-*poppen* zeer bestand zijn tegen allerlei vergiftige dampen, dat ze 24 uren achterelkaar kunnen blijven leven in een (nagenoeg) luchtledige ruimte, en dat ze dus in ieder geval uren achterelkaar kunnen leven zonder ademhaling.

Uiterst belangrijk voor het ontstaan van een beter inzicht in de beteekenis van de ademhaling zijn de ontdekking van de zuurstof door PRIESTLEY (1774) en zijn voorgangers, en de nieuwe opvattingen omtrent de verbrandingsverschijnselen van LAVOISIER. Zoo verschijnt b.v. in 1789 een belangrijk artikel van LAVOISIER en SEGUIN, in de Mémoires de l'académie des sciences de Paris, pag. 572, waarin wordt aangetoond, dat door de ademhaling van verschillende diersoorten aan de omringende lucht zuurstof wordt onttrokken en koolzuur wordt afgegeven. (Het feit, dat LAVOISIER de dierlijke verbranding ten onrechte localiseerde in de *longen*, doet in dit verband niet ter zake).

Reeds TREVIRANUS („Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur", Band IV, 1814) maakt onderscheid tusschen „Mechanismus des Athemholens" (= ademhalingsbewegingen) eenerzijds en de „chemische Erscheinungen des Athemholens" anderzijds. Met het inzicht in de eigenlijke beteekenis van de ademhaling komt dus ook het besef, dat men onderscheid moet maken tusschen ademhaling en ademhalingsbewegingen, m. a. w. dat de ademhalingsbewegingen, vroeger als identiek beschouwd met de ademhaling zelf, in werkelijkheid slechts een onderdeel zijn van het heele ademhalingsproces.

De gedachte, dat de ademhalingsbewegingen alleen dienst doen om zuurstoftoevoer naar en koolzuurafvoer uit de ademhalingsorganen te *bevorderen*, en dat er dus wellicht dieren zouden kunnen bestaan, waarbij *zonder* ademhalingsbewegingen toch „vanzelf" (n.l. door diffusie) voldoende zuurstof in 't lichaam binnen zou dringen, is, voorzoover mij bekend, voor het eerst te vinden bij TREVIRANUS (l. c. Band IV).

Op pag. 160 spreekt TREVIRANUS n.l. over de verversching der tracheelucht bij Insecten. „Ueber den Mechanismus, wodurch die Respiration bey den durch Luftröhren athmenden Insekten hervorgebracht wird, fehlt es ebenfalls noch an Untersuchungen. Bey den Bienen, Schmetterlingen und mehreren Käfern, deren Tracheen in häutige

Luftsäcke übergehen, läszt sich das Ein- und Ausathmen aus einem Wechsel von Ausdehnung und Zusammenziehung dieser Behälter erklären". — Bij de rupsen evenwel, waar de luchtzakken ontbreken, moet het volgens TREVIRANUS anders zijn; hij zegt hieromtrent (pag. 160): „Wenn man aber erwägt, dasz bei den Raupen die Luftröhren einen knörpelartigen, spiralförmigen Draht enthalten, der keine beträchtliche Ausdehnung und Zusammenziehung gestatten kann, so musz man fast vermuthen, dasz hier *kein Wechsel von Ein- und Ausathmen, sondern blos ein mechanisches Eindringen der Luft in die offenen Tracheen* statt findet. Hiermit harmonirt auch ein Versuch von LYONNET, welcher die Luftlöcher einer Schmetterlingslarve mit Seifenwasser bestrich, und dieses lange und aufmerksam beobachtete, ohne eine Spur von Luftblasen darin wahrnehmen zu können, die doch nothwendig hätten entstehen müssen, wenn hier ein Ausathmen statt gefunden hätte".

Het komt mij voor, dat TREVIRANUS met dit „mechanisches Eindringen" niets anders bedoeld kan hebben dan wat wij tegenwoordig diffusie noemen. In ieder geval acht hij het klaarblijkelijk heel goed mogelijk, dat een rups *zonder ademhalingsbewegingen*, van welken aard dan ook, tòch zuurstof zou kunnen krijgen. — Bij de bespreking van het werk van KROGH (pag. 32) zal de juistheid van TREVIRANUS' opvattingen blijken, ook wat betreft de beteekenis van de luchtzakken.

Uitvoeriger wijst GRAHAM („On the law of diffusion of gases". The Philosophical Magazine, Third Series, Vol. 2, 1833, pag. 175, 269 en 351) op de groote beteekenis van de diffusie voor de uitwisseling van koolzuur en zuurstof bij den mensch en bij de Insecten; het moet evenwel gezegd worden, dat de voorstelling, die hij zich van de zaak maakt, in zeker opzicht bepaald onjuist is. GRAHAM doet n.l. proeven omtrent de diffusie van *verschillende* gassen door de uiterst fijne poriën van ongeglazuurd aardewerk en van gips.

Bij dergelijke proeven treden, zooals bekend is, soms aanzienlijke drukverschillen op, daar de diffusiesnelheid van de verschillende gassen sterk uiteenloopt, en daar gas*strooming* hier in verband met de zeer geringe afmetingen van de poriën slechts een zeer ondergeschikte rol kan spelen.

GRAHAM stelt zich nu blijkbaar voor, dat de uiterste luchtpijpver-

takkingen van den mensch ongeveer even nauw zijn als de poriën in gips en ongeglazuurd aardewerk, en daar nu volgens zijn metingen de diffusiesnelheid van zuurstof iets grooter is dan de diffusiesnelheid van koolzuur (verhouding volgens GRAHAM als 95 : 81), moet het resultaat dus zijn, dat per tijdseenheid meer zuurstof door de luchtpijpvertakkingen naar de longblaasjes diffundeert, dan koolzuur uit de longblaasjes naar buiten. In de longblaasjes moet dus volgens GRAHAM een verhoogde druk ontstaan, en deze verhoogde druk zou dan de oorzaak zijn van het bekende verschijnsel, dat de longblaasjes in het intacte lichaam zoo mooi opgeblazen blijven.

Het behoeft wel geen betoog, dat dit verschijnsel op geheel andere wijze verklaard moet worden, en dat GRAHAM's voorstelling onjuist is ; immers, de luchtpijpvertakkingen zijn lang niet zoo nauw, als GRAHAM stilzwijgend aanneemt, en van een op bovengenoemde wijze tot stand komend drukverschil kan dus geen sprake zijn. (Bovendien heeft GRAHAM geen rekening gehouden met de mogelijkheid, dat het voorbijstroomende bloed meer zuurstof uit de longblaasjes zou kunnen opnemen dan koolzuur afgeven).

Omtrent de ademhaling der Insecten zegt GRAHAM (l. c. pag. 356) : „But it is in the respiration of insects that the operation of the law of diffusion will be most distinctly perceived. The minute air-tubes accompanying the blood-vessels to every organ, and like them ramifying till they cease to be visible under the most powerful microscope, *are kept distended* during the most lively movements of the little animals, and *the necessary gaseous circulation is maintained, wholly, we may presume, by the agency of diffusion*". Naar alle waarschijnlijkheid heeft GRAHAM dus het effect van de diffusie zelfs iets overschat, daar immers bij vele insectensoorten wel degelijk ademhalingsbewegingen voorkomen! In ieder geval is GRAHAM de eerste, die uitdrukkelijk het woord *diffusie* gebruikt en die deze diffusie beschouwt als toereikende oorzaak voor het uitwisselen der ademhalingsgassen in het tracheeënstelsel der Insecten. — Overigens maakt GRAHAM bij de insecten dezelfde fout, die hij ook bij de longen der zoogdieren maakt, zooals blijkt uit de reeds geciteerde woorden : „The air-tubes . . . . . are kept distended" enz. ; toch moet het gezegd worden, dat deze fout hier nog minder begrijpelijk is dan bij de zoogdieren, daar immers bij de tracheeën der insecten in 't geheel geen sprake kan zijn van afgesloten hoeveelheden gas, die slechts door zeer nauwe poriën in verbinding zouden staan met

de buitenwereld. Omtrent dit laatste, voor GRAHAM zeer hachelijke punt zegt LUBBOCK („On the distribution of the tracheae in Insects". Transactions of the Linnean Society, Vol. XXIII, 1862, pag. 28) het volgende: „The membrane of the spiracle well represents the plaster plug used by Prof. GRAHAM in his experiments". Het is mij ten eenen male raadselachtig, wat LUBBOCK met „the membrane of the spiracle" bedoeld kan hebben. In ieder geval is het een feit, dat bij gewone stigmata van in lucht ademhalende insecten in 't geheel geen membraan aanwezig is. Bij de larven der Lamellicornia komt een eigenaardige, zeefvormig doorboorde plaat voor, die de stigma-opening afsluit (men zie b.v. BABÁK, in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 476, fig. 61 en 62). Dergelijke zeefplaten komen evenwel bij de andere insecten in 't geheel niet voor; de geciteerde opmerking van LUBBOCK mist m. i. dan ook allen grond. — Overigens maakt ook LUBBOCK de opmerking dat bij vele insecten diffusie alleen toch niet toereikend schijnt te zijn: „Certainly, however, in many insects the respiratory movements are as well-marked as in any of the higher animals; and even in Caterpillars, where they are absent, still the interchange of gases must be assisted by the ordinary movements of the body. *Yet prof.* GRAHAM *is, no doubt, quite correct in denying the existence of any actual current of air in the smaller tracheae; and that under these circumstances the supply of oxygen should be sufficient shows well how rapidly and forcibly the diffusion of gases takes place*; but I am still doubtful whether the superior quantity of oxygen which enters, over the carbonic acid which escapes, is in all the cases so necessary to expand the tracheae as Dr. GRAHAM suggests, because I have found the small branchlets in a larva of Musca still full of air after it had been drowned by immersion for some hours in water".

Ook MIALL en DENNY („The cockroach", London 1886, pag. 158) nemen de voorstelling van GRAHAM zonder veel kritiek over; zij achten het evenwel onbeslist, of de ademhalingsgassen door druk, dus door strooming (volgens LANDOIS e. a.), of wel door diffusie (volgens GRAHAM) in en uit de nauwste tracheevertakkingen komen. Zij maken een berekening omtrent de kracht, die noodig is om lucht met een bepaalde snelheid door zeer nauwe buizen van 2.5 μ middellijn te drijven, en komen tot de conclusie, dat de kracht van insectenspieren daartoe vermoedelijk wel toereikend zal zijn. — Deze berekening heeft evenwel niet de minste waarde, daar MIALL en DENNY een belangrijke om-

standigheid geheel buiten beschouwing laten, n.l. dat de zeer nauwe tracheevertakkingen moeten worden *samengedrukt*, iets, waarvoor naar alle waarschijnlijkheid zeer aanzienlijke kracht noodig is, tenminste voor zoover het betreft tracheeën, waarvan de dwarse doorsnede rond is. Wij komen hierop terug bij de bespreking van het werk van KROGH, pag. 35 van dit proefschrift.

De literatuur omtrent de voorstelling van GRAHAM is hiermee afgehandeld; er zijn evenwel nog verschillende auteurs, die geheel onafhankelijk van GRAHAM, en dus ook zonder in diens fouten te vervallen, aan de diffusie een grootere of kleinere rol toekennen bij de ademhaling der Tracheaten. Zoo zegt b.v. RATHKE („Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Athmungsprozess der Insekten". Schriften der Königlichen Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. Band I, 1860, pag. 135), dat bij insectenpoppen in 't geheel geen ademhalingsbewegingen voorkomen, terwijl zij toch zonder zuurstof niet kunnen leven, zooals blijkt uit het sterven der poppen, wanneer de stigmata zijn afgesloten met olie. Zij hebben weliswaar weinig zuurstof noodig, maar toch altijd iets, en krijgen die zonder ademhalingsbewegingen. RATHKE acht twee verklaringen mogelijk (pag. 135): „Erstens nämlich ist es möglich und wohl denkbar, dass die athmosphärische Luft die Hülle der Puppen und Nymphen eben so gut durchdringt, wie die *Hülle der Vogeleier*, und dann mit den innern Theilen jener Geschöpfe in Wechselwirkung tritt. Auch spricht gerade zu für die Durchdringlichkeit jener Hüllen durch Luft und Dämpfe der Umstand, dass die Puppen und Larven der Insekten, wenn sie abgestorben und der freien Luft ausgesetzt sind, austrocknen und an Gewicht bedeutend verlieren. Zweitens muss nothwendiger Weise, da die Puppen und Nymphen an den Orten, wo sie gefunden werden, nicht für immer einer und derselben Temperatur ausgesetzt sind, sondern vielmehr einen Wechsel der Temperatur erleiden müssen, die in ihren Tracheen befindliche Luft mit diesem Temperaturwechsel ihrer Umgebung und ihres Körpers selbst auch Veränderungen in ihrer Dichtigkeit erleiden, und es müssen in Folge dieser Veränderungen die Tracheen bald einen Theil ihres Inhaltes an die äussere Luft abgeben, bald aber dagegen einen Theil der äussern Luft aufnehmen". De hoeveelheid zuurstof, die door diffusie binnendringt, acht RATHKE blijkbaar zeer gering. Wanneer hij zelfs temperatuurschommelingen van

beteekenis acht voor het opwekken van luchtstroomingen in de tracheeën, dan zou men ook, en wellicht met evenveel recht, *barometer*-schommelingen kunnen beschouwen als oorzaak van het optreden van luchtstroomingen in de tracheeën! — Al deze beschouwingen evenwel hebben geen beteekenis meer, sedert door KROGH is aangetoond, dat de diffusie meer dan toereikend is om bij larven en poppen van niet al te groote afmetingen de benoodigde hoeveelheid zuurstof in de tracheeën te doen dringen; men zie hieromtrent pag. 33 van dit proefschrift. — Wèl blijkt uit de aangehaalde woorden van RATHKE, dat deze onderzoeker de hoeveelheid zuurstof, die (door diffusie) in de poppen en ook in vogeleieren binnendringt, voor zeer gering houdt. Dat komt nog duidelijker uit bij de behandeling van de ademhalingsbewegingen van volwassen insecten en van larven (pag. 122):

„Sieht man bei einem ausgewachsenen Insekt, das man zur Untersuchung gewählt hat, keine Bewegung der Leibeswand, die man auf die Athmung beziehen könnte, so kann die Ursache davon verschieden sein:

1°. entweder ist das Insekt zu klein und die Bewegung zu geringe, als dass man sie noch deutlich wahrnehmen könnte;

2°. oder es ist zu sehr behaart und befiedert, als dass eine solche Bewegung sich dem Auge deutlich kund geben könnte;

3°. oder es hat schon lange gehungert und die Athmungsbewegungen gehen jetzt so sparsam und auch wohl so schwach vor, dass man, wenn man nicht lange genug darauf achtet, sie zu sehen verfehlt oder auch leichtlich übersieht;

4°. auch gehen sie sehr sparsam und schwach vor sich und können deshalb verfehlt übersehen werden, wenn das Insekt aus andern Ursachen schon matt und hinfällig geworden ist".

Wij zien dus, dat RATHKE het niet goed denkbaar acht, dat bij een flinke, normale imago geen ademhalingsbewegingen zouden voorkomen.

Omtrent de larven zegt hij (pag. 131—134), dat hier de verversching der ademhalingsgassen in de tracheeën het gevolg is van verschillende lichaamsbewegingen. Met name de locomotie zou flinke luchtstroomingen in en uit de tracheeën ten gevolge hebben. Wij komen hierop terug op pag. 30 en 34 van dit proefschrift.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat RATHKE aan de diffusie slechts een zeer geringe beteekenis toekent; volgens hem zou diffusie

eigenlijk alleen bij poppen met hun zeer geringe zuurstofbehoefte een zekere rol spelen.

Een grootere beteekenis wordt aan de diffusie toegekend door HAASE. In zijn werk „Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden". SCHNEIDER's Zoologische Beiträge, Band I, 1884, pag. 65) merkt deze auteur op, dat bij Scutigera, een Myriapode, geen ademhalingsbewegingen voorkomen; HAASE heeft n.l. een weinig water op de stigmata van dit dier gebracht, en kon niet de geringste beweging van het druppeltje waarnemen. Op pag. 75 concludeert HAASE volkomen terecht: „So musz die Athmung *nicht durch periodische Ausstossung und Einziehung der Luft, sondern durch stete, ruhige Diffusion* der aufzunehmenden und abzuscheidenden Athmungsgase vor sich gehen".

In dit verband kan ik verder nog noemen de opvatting van STOLLER, al hebben zijn onderzoekingen dan ook geen betrekking op Tracheaten in den eigenlijken zin, maar op de eigenaardige, tracheeachtige ademhalingsorganen („corpora alba") van de Oniscidae (landbewonende Isopoden). In het bedoelde artikel („On the organs of respiration of the Oniscidae. Bibliotheca Zoologica, Heft 25, Stuttgart 1899) zegt STOLLER, dat er geen mechanisme aanwezig is, om de lucht in de corpora alba te doen in- en uitstroomen (l. c. pag. 17). STOLLER is van meening, dat de lucht in het corpus album dan ook in samenstelling aanzienlijk afwijkt van versche lucht („It is to be understood that it is air altered in composition through the respiratory process. And inasmuch as there is no mechanism for renewing the supply of air, this alteration must be carried to a considerable degree". En even verder: „We have seen that the mass of air present in the tree (zoo noemt STOLLER het corpus album met z'n tracheeachtige vertakkingen) is changed very slowly, due to the shape of the tree (having only a single orifice) and *the lack of any mechanism for inspiration and expiration*". Wij zien dus, dat ook STOLLER van meening is, dat diffusie niet zeer veel vermag; toch is hij klaarblijkelijk overtuigd, dat bij deze dieren de diffusie toereikend is.

Ondanks al deze voor 't meerendeel toch zeer duidelijk geformuleerde verklaringen en uitspraken dringt de opvatting, dat ook *diffusie* een

rol kan spelen, en dat er dus heel goed dieren kunnen bestaan, die *zonder ademhalingsbewegingen* uit te voeren toch zuurstof verbruiken en koolzuur afgeven, slechts zeer weinig door tot de meeste zoölogen. De oude, voor de zoogdieren geldende ervaring, dat het ophouden van de „ademhaling" terstond den dood beteekent (waarbij met „ademhaling" natuurlijk weer „ademhalingsbewegingen" bedoeld wordt); de van oudsher gebruikelijke gewoonte om het al of niet opgehouden hebben van het leven af te leiden uit het al of niet opgehouden hebben van de „ademhaling"; en eindelijk het spraakgebruik, dat „ademhaling" en „leven" als identiek beschouwt; — dit alles doet nog steeds zijn machtigen invloed gelden. In de volgende bladzijden hoop ik door een aantal citaten duidelijk aan te toonen, dat in de zoölogische literatuur van de 19de eeuw en zelfs ook in enkele artikelen na 1900 steeds weer de oude overtuiging voor den dag komt, dat zonder ademhalingsbewegingen geen dierlijk leven mogelijk is. — Zeer eigenaardig is het, dat niemand ooit op het idee schijnt te zijn gekomen, naar ademhalingsbewegingen te zoeken bij *planten*, terwijl toch reeds in de jaren 1822—1837 door de onderzoekingen van DE SAUSSURE en DUTROCHET is bewezen, dat planten evenals dieren zuurstof verbruiken en koolzuur afgeven. (Het bestaan van de tegengestelde gaswisselingsprocessen bij de koolzuurassimilatie der groene planten was reeds eerder bekend: PRIESTLEY, INGENHOUSZ, SENEBIER, DE SAUSSURE). Juist de omstandigheid, dat het voorkomen van ademhalingsbewegingen bij alle dieren door de meeste onderzoekers stilzwijgend werd aangenomen, terwijl bij de planten niemand ooit eraan schijnt te hebben gedacht, bewijst, naar het mij voorkomt, dat allerlei niet-wetenschappelijke invloeden, als spraakgebruik en dgl. (zie boven), hier een belangrijke rol hebben gespeeld.

Hieronder volgt dus nu de bespreking van de talrijke auteurs, die ondanks alles wat in 't begin van de 19de eeuw bekend werd omtrent gasdiffusie en de gaswisseling der planten, als hun meening hebben uitgesproken, dat bij alle dieren ademhalingsbewegingen moesten zijn aan te toonen. Uit den aard der zaak beperk ik mij hier grootendeels tot die onderzoekers, die deze meening hebben uitgesproken met betrekking tot de Tracheaten.

Zoo verschijnt in 1836 een artikel van NEWPORT („On the respiration

of Insects". Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 126, Part II, pag. 529, 1836) en een jaar later nog een artikel van denzelfden schrijver („On the Temperature of Insects, and its connexion with the Functions of Respiration and Circulation in this Class of Invertebrated Animals". Ibidem, Vol. 127, Part II, pag. 259, 1837). Op pag. 529 van het artikel van 1836 zegt NEWPORT, sprekend over het popstadium van allerlei Insecten : „its respiration is greatly diminished in frequency and volume". Het is moeilijk om uit te maken, of NEWPORT hier met „respiration" gaswisseling dan wel ademhalingsbewegingen bedoelt ; de woorden „frequency" en „volume" zouden 't vermoeden kunnen doen ontstaan, dat hij hier hoofdzakelijk aan de ademhalingsbewegingen heeft gedacht. Later (1836, pag. 549, 550, enz.) gebruikt hij telkens de uitdrukking „quantity of respiration" en „amount of respiration" tegenover „number of respirations" (de „quantity" of „amount of respiration" wordt door NEWPORT bepaald door meting van de hoeveelheid afgegeven koolzuurgas). Zoo staat b.v. op pag. 311 van het artikel van 1837 het volgende te lezen : „In every condition of the insect the number of respirations is in accordance with the activity of the animal, and with the quantity of air it deteriorates in a given time, and they are also in accordance with the amount of heat developed. Thus in the pupa state I have not observed more than *three inspirations per minute*, and these only when the pupa has been disturbed ; and the number of these corresponds with the small amount of respiration, and the low power of generating heat in this condition". Blijkbaar denkt NEWPORT geen oogenblik aan de mogelijkheid, dat een dier zonder ademhalingsbewegingen tòch zuurstof zou kunnen opnemen en verbruiken. De „three inspirations per minute", die NEWPORT bij een pop beweert te hebben waargenomen, zijn in werkelijkheid volstrekt geen echte inspiratiebewegingen geweest. NEWPORT heeft het hier zonder twijfel over een waarneming, die gepubliceerd is in het artikel van 1836, pag. 550 : „It is in the pupa state that insects respire less frequently than in any other, and it is in this state that I have been able most distinctly to observe the action of the spiracles. When the insect has remained in the pupa state for a few weeks, in a low temperature, it passes into a complete state of hybernation, and its respiration, as I shall presently show, is almost entirely suspended ; but when the insect has been kept in a temperature of 60° Fahrenheit or upwards, it respires very freely, and the action of

the spiracles in the pupa of Sphinx ligustri may sometimes be observed by means of a microscope. There are in general about three contractions of the spiracles per minute, the intervals between which are very regular". — We zien dus, dat NEWPORT zonder verdere gronden het openen dichtgaan der spiracula of stigmata beschouwt als een „inspiration", dus als een ademhalingsbeweging. Het komt mij voor, dat de uitdrukking „ademhalingsbewegingen" liever beperkt moet blijven tot die bewegingen, die dienen voor het opwekken van lucht*stroomingen* (resp. water*stroomingen*) ter verversching van de lucht (resp. het water) in de buurt van het ademhalingsoppervlak. Het open- of dichtgaan van een stigma kan geen luchtstroomingen van noemenswaardige beteekenis opwekken; van een inspiratie- of exspiratiebeweging kan hier dus niet gesproken worden. Dat NEWPORT deze stigmabewegingen terstond heeft opgevat als ademhalingsbewegingen, bewijst m. i. wel, hoezeer hij ervan overtuigd was, dat ook bij poppen ademhalingsbewegingen moesten voorkomen. Op pag. 537 van zijn artikel van 1836 zegt NEWPORT dan ook, zonder eenige restrictie: „Every act of respiration ..... necessarily requires the consentaneous action of all the muscles of the parietes of the abdomen and trunk in vertebrated, and of all the muscles of a segment of the body in the invertebrated animals. This is really what takes place in respiration. *In Man all the muscles of the chest and abdomen are in constant action*; *so are all the muscles of the segments in insects*, whether the animal be awake or sleeping". — Duidelijker kan het niet!

Op pag. 555 van het artikel van 1836 bespreekt NEWPORT de reeds vermelde proef van LYONNET: „LYONNET has stated his belief that the respiration of pupae is *entirely* [1]) suspended for a very great length of time during winter; *but his experiments* with the pupae of Sphinx ligustri, which led him to this statement, and which were made by merely covering the spiracles with soap-water, and watching with a microscope for the rising of bubbles, *do not seem sufficiently precise and accurate* to warrant the conclusion. For the purpose of ascertaining this fact, I made a number of observations in the year 1829 upon the pupa of the Sphinx, and have since repeated them under different circumstances". Daarop volgt dan de beschrijving van proeven, waaruit blijkt, dat deze poppen wel degelijk koolzuur afgeven. Merkwaardig

[1]) Cursiveering van NEWPORT. Even te voren heeft N. n.l. gezegd, dat bij poppen de ademhaling „*almost* entirely suspended" is.

genoeg ziet NEWPORT nu heelemaal niet in, dat dit volstrekt niet in strijd is met de proef van LYONNET; immers, terwijl uit LYONNET's proef blijkt, dat een pop geen ademhalingsbewegingen heeft, volgt uit NEWPORT's proef alleen, dat het dier wèl CO_2 afgeeft.

Ten onrechte meent NEWPORT, dat hier een tegenstrijdigheid bestaat, en nog meer ten onrechte meent hij deze vermeende tegenstrijdigheid uit den weg te moeten ruimen door te zeggen, dat LYONNET's proef „not sufficiently precise and accurate" is. De fout zit niet in de proeven, maar in de conclusies; de zaak is, dat NEWPORT niet gedacht heeft aan de mogelijkheid, dat een dier zonder ademhalingsbewegingen tòch zuurstof zou kunnen opnemen en koolzuur zou kunnen afgeven, of m. a. w.: de zaak is, dat NEWPORT niet gedacht heeft aan de mogelijkheid, dat diffusie hier een rol zou kunnen spelen.

Dezelfde fout maakt ook MENGE (Ueber die Lebensweise der Arachniden", in de „Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig", Band IV, Heft I, pag. 1, 1843). Op pag. 22 schrijft MENGE, sprekende van de tracheelongen van spinnen: „Ich habe weder mit freiem Auge noch unter dem Mikroskop eine Ausdehnung derselben wahrnehmen können. Ich habe bei Spinnen, die eine Zeitlang wie todt im Wasser lagen, und sich an der Luft allmälig erholten, unter der Loupe nie in diesen Organen eine Bewegung ..... wahrnehmen können, *eben so wenig sah ich Luft aus- oder eingehen, wenn ich bei gesunden Thieren die Spalt-Oeffnung mit Wasser befeuchtete*..... Ich habe auf den Blättchen (de tracheelonglamellen) keine Spur von Gefässen, und auch keine zu denselben verlaufen sehen..... *Alles dies liess mich an der Wahrheit der angeblichen Respiration der Spinnen zweifeln*, und ich habe seit vielen Jahren nach Tracheen bei denselben gesucht". Bij verschillende soorten vond MENGE inderdaad tracheeën, bij andere evenwel niet; hij gaat dan voort (l. c. pag. 24): „Wie reimt sich nun diese doppelte Einrichtung mit der sonstigen Sparsamkeit der Natur? Dass die Tracheen zur Respiration dienen, darüber kann kein Zweifel sein; will man aber an der Funktion der Luftsäckchen zweifeln, *weil Gründe dagegen zu sprechen scheinen*, so weiss ich nicht, wie die tracheenlosen Spinnen athmen sollen". Blijkbaar beschouwt MENGE dus o. a. het ontbreken van luchtstroomingen bij de tracheelongen als een argument tegen de opvatting, dat deze organen zouden dienen voor ademhaling.

Milne Edwards („Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux", Tome II, pag. 191, Paris 1857) schrijft het volgende omtrent de ademhalingsbewegingen der Insecten: „Le mécanisme de la respiration aérienne des Insectes est facile à comprendre. La cavité abdominale, qui loge la plus grande partie de l'appareil trachéen, est susceptible de se contracter et de se dilater alternativement, soit par le jeu des divers anneaux dont son squelette se compose, et dont la disposition est telle qu'ils peuvent rentrer plus ou moins profondément les uns dans les autres, soit par l'effet du rapprochement et de l'écartement alternatifs des deux anneaux supérieur et inférieur dont ces mêmes anneaux sont formés. ..... Les mouvements respiratoires des Insectes s'accélèrent ou se ralentissent suivant les besoins de l'Animal. En général, on en compte entre 30 et 50 par minute". Met geen woord wordt gerept over het feit, dat bij tal van insecten, met name bij bijna alle larven en poppen, in 't geheel geen ademhalingsbewegingen voorkomen!

Op pag. 198 schrijft Milne Edwards: „Quant au mécanisme des mouvements inspiratoires et expiratoires chez les Myriapodes, il ne doit différer que peu de ce que nous avons vu chez les Insectes. Chez les Scolopendres, la cavité viscérale est susceptible de se contracter ou de se dilater, comme l'abdomen de la plupart des Insectes, par le jeu des deux segments constitutifs de chaque anneau du squelette tégumentaire aussi bien que par les mouvements de ces anneaux l'un sur l'autre. Mais chez les Iules, où les pièces solides de ce squelette sont unies de façon à former partout des cercles complets, les changements de capacité de la chambre viscérale ne peuvent se produire que dans la direction de l'axe du corps. Du reste, les phénomènes de la respiration n'ont été que peu étudiés dans cette classe d'Animaux". — Naar alle waarschijnlijkheid heeft Milne Edwards nooit ademhalingsbewegingen bij Myriapoden waargenomen, en zijn de boven geciteerde beschouwingen niets anders dan bespiegelingen op grond van den anatomischen bouw. Al wordt dat niet met zooveel woorden gezegd, men krijgt toch zeer sterk den indruk, dat Milne Edwards eveneens bij *alle* Tracheaten ademhalingsbewegingen verwacht aan te treffen. Over diffusie wordt met geen woord gesproken.

Rathke („Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Athmungsprozess der Insekten", 1860) werd boven (pag. 8) reeds

besproken. Wij zagen reeds, dat RATHKE aan de diffusie slechts een zeer geringe beteekenis toekent, en b.v. van meening schijnt te zijn, dat volwassen insecten zonder ademhalingsbewegingen niet kunnen leven.

LANDOIS en THELEN (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 17, 1867, p. 187) bespreken de functie van de sluitapparaten bij de stigmata van insecten. Zij komen tot de conclusie, dat deze organen dienen om de lucht met kracht tot in de allerfijnste vertakkingen van het tracheeënstelsel te helpen persen. Eerst zouden de dieren inspireeren met open sluitapparaten, vervolgens zouden zij een exspiratiebeweging uitvoeren met gesloten sluitapparaten; hierdoor zou dan volgens de opvatting van LANDOIS en THELEN de lucht met kracht in de uiterste tracheevertakkingen worden geperst. Op p. 193 zeggen deze onderzoekers, dat bij alle insecten sluitapparaten in meer of minder volmaakten vorm voorkomen, en dat is dan ook bepaald noodzakelijk, want „ohne Tracheenverschluszapparate ist es den luftathmenden Insecten unmöglich zu respiriren". In dezen gedachtengang ligt klaarblijkelijk opgesloten, dat LANDOIS en THELEN van meening zijn, dat bij alle Insecten ademhalingsbewegingen moeten voorkomen. Over de mogelijkheid van diffusie wordt met geen woord gerept.

De opvatting van LANDOIS wordt onveranderd overgenomen en nog eens uitvoerig geformuleerd door KRANCHER (Zeitschr. f. wiss. Zool., Band 35, 1881, pag. 516). „Da nun aber die Tracheen vermöge ihrer Struktur durchaus nicht dazu geeignet sind, die Luft in sich selbst fortzubewegen, dieselbe aber bis in die letzten Endigungen der Trachee eintreten musz, um dort den Oxydationsprozess zu erfahren, so müssen Momente vorhanden sein, welche die Luft zwingen, bis dahin vorzudringen. Deren giebt es eine ganze Reihe, sei es die Körperbewegung, welche eine Verengung und Ausdehnung der Trachee veranlasst, sei es, dass Tracheen in Muskelfasern liegen und so bei deren Kontraktion verengt und erweitert werden, sei es sogar, wie LANDOIS angiebt, dass der Blutstrom oder die Bewegung von Muskeln, die den grösseren Tracheenstämmen aufliegen, dabei ins Spiel kommen. Aber alles dies vermag nicht in der Weise zu wirken, wie es der Tracheenverschlussapparat thut. *Fehlte dieser, so könnte das Thier überhaupt nicht athmen und wäre somit unfähig zu leben.* Ohne Tracheenverschluss würde das

Thier, wollte es athmen, die Luft, welche in den Körper eingesogen wird, stets wieder durch die entsprechende Gegenbewegung ausstoszen; nie würde dieselbe bis zu den feinsten Verästelungen vordringen. Tritt aber der Tracheenverschlussapparat in Wirkung, und die Tracheen sind mit Luft gefüllt, so wird die Luft durch Zusammenziehen des Körpers und der damit verbundenen Verengerung der Tracheen wohl oder übel bis in die feinsten Enden derselben gedrängt, wo der Gasaustausch in ausgiebigster Weise erfolgen kann. Beim Öffnen sämmtlicher Verschlussapparate wird dann die Luft durch Körperbewegung und Zusammenschiebung des Abdomens, durch Laufen oder Fliegen, grösztentheils wieder entfernt, bis die Operation von Neuem beginnt. Wir sehen also, welche grosze Wichtigkeit der Verschlussapparat für die Athmung hat".

Blijkbaar is dus ook KRANCHER van meening, dat bij alle Insecten op een of andere wijze lucht*stroomingen* moeten worden opgewekt ter verversching van de lucht in de tracheeën. Geen oogenblik heeft KRANCHER gedacht aan diffusie.

Een soortgelijke voorstelling, als door LANDOIS en KRANCHER is ontwikkeld voor de Insecten, is door SCHIMKEWITSCH ook toegepast op de Spinnen („Anatomie de l'Épeire". Annales des sciences naturelles, Zoölogie, 6-ième Série, Tome 17, 1884, pag. 63). Na de beschrijving van enkele spieren in de buurt van de tracheelongen komt SCHIMKEWITSCH tot de conclusie : „Je suppose que les poumons soient ouverts pendant l'inspiration et que l'air s'y introduise naturellement ; puis que par la rétraction des muscles m 9 et m 14 la paroi antérieure de la cavité pulmonaire se relève et se redresse vers la paroi postérieure *pour fermer les ouvertures pulmonaires.* Après quoi, par l'action des muscles de l'abdomen, et peut-être aussi par l'action des muscles m 8, *la cavité pulmonaire se trouve comprimée ; l'air, ne pouvant sortir au dehors, coule dans les intervalles entre les feuillets.* L'expiration peut se faire par la rétraction des muscles dorso-ventraux de l'abdomen, pendant quoi les stigmates doivent être ouverts". — Deze voorstelling, die dus geheel overeenkomt met die van LANDOIS en KRANCHER voor de insecten, berust evenals deze niet op waarneming van de werkelijke toedracht, maar uitsluitend op veronderstellingen. Men zie verder pag. 55 en 71.

Zeer uitvoerige onderzoekingen omtrent de ademhalingsbewegingen

der Tracheaten zijn verricht door F. PLATEAU. („Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes". Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 3-ième Série, 1882, Tome 3, pag. 727 (voorloopige mededeeling); „Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes". Mémoires de l'Académie royale de Belgique, Tome XLV, 1884; het hoofdstuk over ademhalingsbewegingen bij Insecten in MIALL and DENNY, „The Cockroach", London 1886, pag. 164; en ten slotte „De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides". Archives de Biologie, Tome VII, 1887, pag. 331).

PLATEAU heeft eerst een aantal volwassen Insecten onderzocht (1882, 1884), en, naar het schijnt, bij alle onderzochte soorten ademhalingsbewegingen aangetroffen. Zijn meest gebruikte methode (n.l. de projectiemethode) was evenwel van dien aard, dat de proefdieren daarbij vermoedelijk vrij sterk verwarmd werden, wat, zooals bekend is, het optreden van ademhalingsbewegingen zeer bevordert. PLATEAU zelf zegt hieromtrent slechts (l. c. 1884, pag. 19): „Dans la lanterne magique que j'ai à ma disposition, l'animal est placé entre la source lumineuse (une bonne lampe à pétrole) et le jeu des lentilles, de sorte qu'il n'est soumis qu'à une température peu élevée". Hoe hoog deze temperatuur is, wordt niet vermeld.

Bij verschillende gelegenheden (l. c. 1882, pag. 729; 1884, pag. 1; 1886 (in MIALL and DENNY, „The Cockroach") pag. 159; en 1887, pag. 331) merkt PLATEAU uitdrukkelijk op, dat hij, wat Insecten betreft, alléén imagines heeft onderzocht, geen larven of poppen.

Ook PLATEAU is overtuigd, dat bij alle Tracheaten ademhalingsbewegingen moeten voorkomen. Dit komt pas duidelijk aan het licht, wanneer hij tot de verrassende ontdekking komt, dat bij Scorpioniden en Spinnen geen spoor van uitwendig zichtbare ademhalingsbewegingen te vinden is. In de monographie van „The Cockroach" door MIALL and DENNY (London 1886), waarvan PLATEAU het hoofdstuk over de ademhalingsbewegingen heeft geschreven, staat te lezen (pag. 164): „The writer (dat is dus PLATEAU zelf) has made similar observations upon the respiration of Spiders and Scorpions; but *to his great surprise* he has been unable either by direct observation, or by the graphic method, or by projection, to discover the slightest respiratory movement of the exterior of the body. *This can only be explained by supposing that inspiration and expiration in Pulmonate Arachnida are*

intra-pulmonary, and effect only the proper respiratory organs. The fact is less surprising because of the wide zoological separation between Arachnida and Insects".

In het eigenlijke artikel over Spinnen en Scorpioniden (1887) komen de volgende kenmerkende zinsneden voor (pag. 339): „La manière dont s'effectuent *l'appel et l'expulsion de l'air* dans l'appareil respiratoire des Scorpionides est donc, pour le moment, une énigme". En op pag. 344: „Il résulte de ce qui précède, qu'aucun des méthodes d'investigation connues ne permet de déterminer en quoi consistent réellement les *mouvements* respiratoires des Araignées".

PLATEAU redeneert dus nu: een uitwendig zichtbaar mechanisme komt bij Spinnen en Scorpioniden niet voor; dan moet er dus een inwendig mechanisme zijn, of, om zijn eigen woorden (1886, pag. 164; 1887, pag. 347) te gebruiken: inspiratie en exspiratie moeten intrapulmonair zijn. PLATEAU veronderstelt nu, dat de plaatjes, waaruit de tracheelongen [1]) bestaan, beurtelings dikker en dunner worden door het verslappen en zich samentrekken van bepaalde spiertjes, die zich binnen in deze plaatjes bevinden, en die een loodrechte verbinding vormen tusschen de beide wanden van het plaatje. Deze spiervezeltjes zijn het eerst beschreven door MAC LEOD (Archives de Biologie, Tome V, 1884, pag. 1), die ook al het vermoeden uitspreekt, dat hun functie is: het ventileeren van de lucht tusschen de plaatjes. PLATEAU neemt dus deze voorstelling over, hoewel hij opmerkt, dat LOCY („Observations on the development of Angelena naevia", Bulletin of the museum of comparative Zoology at Harvard College, Vol. XII, No. 3, 1886) geen spiervezels heeft kunnen ontdekken in de dwarszuiltjes der tracheelongplaatjes, en dat ook RAY LANKESTER („Notes on certain points in the Anatomy and Genetic Characters of Scorpions". Transactions of the Zoological Society of London, Vol. XI, Part. 10, pag. 383, 1885) in 't geheel niet spreekt over spieren in de tracheelongplaatjes. — Duidelijk en herhaaldelijk blijkt weer, dat ook PLATEAU bij *alle* Tracheaten ademhalingsbewegingen verwacht.

[1]) In overeenstemming met de gebruikelijke nomenclatuur spreek ik van tracheelongen, hoewel de hier bedoelde organen, wat hun functie aangaat, volstrekt niet vergelijkbaar zijn met tracheeën, maar alleen met longen; immers evengoed als bij de zoogdieren b.v. heeft ook bij de spinnen het bloed te zorgen voor het transport van zuurstof van de longen naar de rest van het lichaam. Bij beide diergroepen kan men spreken van een *gelocaliseerde* zuurstofopname, in tegenstelling met de Insecten, waar de zuurstofopname door het geheele lichaam plaats vindt, en waar de bloedsomloop dus niets te maken heeft met het zuurstoftransport.

BERTEAUX („Le poumon des Arachnides", in La Cellule, Tome 5, pag. 301, 1890) spreekt over dezelfde dwarse zuiltjes, die volgens hem weliswaar niet uit spiervezeltjes bestaan, maar daarom toch heel goed contractiel zouden kunnen zijn; volgens BERTEAUX zijn zij dat ook werkelijk (pag. 300, 301, 308), want men ziet op coupes, dat sommige lamellen dun (gecontraheerd) zijn en andere dik; ook komt het wel voor, dat een lamel plaatselijk dun is en op andere plaatsen dik. Hieruit blijkt evenwel, dat de samentrekking der dwarsbalkjes *niet* in alle lamellen *gelijktijdig* plaats heeft, maar nu eens hier, en dan weer daar; BERTEAUX concludeert hieruit, dat de samentrekking der dwarsbalkjes hoogstens zeer zwakke luchtstroompjes binnen in de tracheelong kan veroorzaken, maar in geen geval belangrijke luchtstroomingen in en uit het tracheelongstigma tot stand kan brengen, zooals PLATEAU vermoedde. Voor het ventileeren van de tracheelonglucht kunnen deze dwarsbalkjes dus niet veel te beteekenen hebben.

BERTEAUX neemt van PLATEAU aan, dat er bij spinnen van uitwendige ademhalingsbewegingen niets te vinden is. Hij vraagt zich evenwel af, of het niet denkbaar is, dat er toch bepaalde spiersamentrekkingen ter verversching van de tracheelonglucht voorkomen, zonder dat dit van buitenaf waargenomen kan worden. BERTEAUX herinnert er aan, dat PLATEAU ook bij Spinnen met *tracheeën* (Dipneumones) geen uitwendig zichtbare ademhalingsbewegingen heeft kunnen waarnemen. Bij de tracheeën bestaat volstrekt niet iets, wat vergeleken kan worden met de dwarsbalkjes in de tracheelongen. Hier gaat dus volgens BERTEAUX de hypothese van PLATEAU in elk geval *niet* op. Hij acht het waarschijnlijk, dat hier een ander inwendig mechanisme voorkomt voor de verversching der ademhalingslucht, zonder dat hij kan zeggen, wat dat voor een mechanisme is. [1]) (BERTEAUX denkt nog even aan de vlugge schommelingen van het heele abdomen, waargenomen door PLATEAU; deze schommelingen komen evenwel bij Schorpioenen niet voor).

Op pag. 306 komt heel even de diffusie ter sprake. BERTEAUX zegt hier n.l., dat het niet onmogelijk is, dat het zuurstofverbruik van de Spinnen uiterst gering is; in dat geval zou „la diffusion naturelle des gaz intrapulmonaires et extrapulmonaires, légèrement activée par

[1]) „Il n'y a chez les Dipneumones ni contractions siégeant dans l'organe lui-même, ni mouvements perceptibles à l'extérieur. Le renouvellement de l'atmosphère interne des trachées y résulte donc de causes différentes, et qui, vraisemblablement, produisent sur les sacs pulmonaires le même effet que sur le système trachéen; ces causes sont internes." (l. c. pag. 305).

les faibles variations de volume des lames" misschien toereikend kunnen zijn. — Deze gedachtengang wordt evenwel niet verder vervolgd, vermoedelijk omdat BERTEAUX deze veronderstelling niet zeer waarschijnlijk acht. In ieder geval kent BERTEAUX aan de diffusie nauwelijks eenige beteekenis; hij verwerpt de voorstelling van PLATEAU en MAC LEOD, en spreekt het vermoeden uit, dat er een ander inwendig mechanisme voorkomt, zonder te kunnen zeggen, van welken aard dat mechanisme dan is.

Het probleem der ademhalingsbewegingen bij Spinnen wordt vervolgens aangeroerd door BÖRNER („Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen". Zoologica, Heft 42, 1904). Op pag. 100 van zijn artikel beschrijft BÖRNER enkele spieren in de buurt van de tracheelongen van verschillende Spinnen. Bij sommige soorten komen spiertjes voor, die van den voorwand van de tracheelong (dus van den wand, waaraan de lamellen bevestigd zitten; het tracheelongstigma bevindt zich altijd aan den achterkant van de tracheelong) loopen naar een nog meer proximaal gelegen aanhechtingspunt (fig. 50 mll; Plaat V, fig. 58, No. 170 en 171); bij de Tarantuliden komen weer andere spieren voor, „welche von der Körperseitenwand an die *Hinterwand* der äuszeren Luftkammer ziehen, *und eine Erweiterung derselben ermöglichen dürften*" (Plaat V, fig. 63, No. 135*a*, 136*a*, 149). Ook bij de Thelyphoniden komt vermoedelijk iets dergelijks voor (Plaat V, fig. 57, No. 138). Op pag. 104 verklaart BÖRNER, dat hij, zonder de opvattingen van MAC LEOD en PLATEAU als onjuist te willen bestempelen, toch even wil wijzen op de beteekenis, die sommige van deze spieren zouden kunnen hebben voor de ademhaling. (BÖRNER spreekt van „Erweiterungsmuskeln der Atemräume"; hij bedoelt daarmee blijkbaar eenvoudig: inspiratiespieren). Men zie hieromtrent verder pag. 109 van dit proefschrift.

De tracheelonglamellen zijn, zooals bekend is, dicht bezet met meestal vertakte haartjes van chitine. BERTEAUX (l. c. pag. 306) en VOGT und YUNG (Lehrb. der praktischen vergleichenden Anatomie, Band 2, 1889—1894) zijn van oordeel dat deze haartjes een belangrijke beteekenis hebben, doordat zij het aan elkaar kleven van de lamellen verhinderen. BÖRNER (l. c. pag. 103) kent aan deze haartjes bovendien nog een heel andere rol toe: „*Ihr Hauptzweck ist zweifellos, die für die Respiration notwendige Luftverdichtung herbeizuführen*[1]). Ich ver-

[1]) Cursiveering van BÖRNER.

weise auf die sehr interessante Abhandlung ENDERLEIN's (diss. Leipzig 1899) über die Respirationsorgane der Gastriden (Diptera), wo dieser Forscher den sogenannten „Chitinschwamm" des hinteren Stigmas der im Darmkanal verschiedener Säugetiere lebenden Gastridenlarven als einen solchen *Luftverdichtungsapparat* [1]) erkannt hat. Da das Chitin in hohem Masze die Fähigkeit besitzt, Gase auf seiner Oberfläche zu verdichten, wovon man sich bekanntlich durch sehr einfache Versuche leicht überzeugen kann, so müssen wir die gesamten Haarbildungen der Arachnidenlungen als eine Einrichtung auffassen, die *luftverdichtende Oberfläche der chitinisierten Wände zu vergröszern* [1]), und dazu ist wahrlich nichts geeigneter als eben die fraglichen Haargebilde.

So verstehen wir es auch, warum dieselben zwischen den Lungenblättern in so enorm groszer Zahl und auf der ganzen Fläche der einen Lamelle vorkommen. Da das Chitin das Bestreben hat, die Luft auf seiner Oberfläche zu konzentrieren, andererseits die Luft jederzeit das gleiche Mischungsverhältnis ihrer Gemengteile zu erhalten bemüht ist, so entsteht infolge der Oxydation des Blutes während der Atmung, dem damit verbundenen Sauerstoffverlust der in den inneren Luftkammern befindliche Luft und der Kohlensäureausatmung des Tieres ein fortwährender Luftstrom innerhalb der Luftkammern der Lungen, der in toto aufgefasst, ein Ein- und Ausatmen bedeutet. Unterstützt wird dieser Strom dann noch durch die oben beschriebenen Erweiterungsmuskeln der Atemräume". Het komt mij voor, dat deze voorstelling van BÖRNER ten eenenmale onjuist is. Hoogstens zou men kunnen toegeven, dat het *niet ondenkbaar* is, dat dit adsorptieverschijnsel een zekere beteekenis heeft voor de in 't darmkanaal van allerlei zoogdieren parasiteerende Gastridenlarven, daar deze dieren leven in een milieu, waar zij slechts af en toe in de gelegenheid zijn, zuurstof op te nemen ; immers voor dergelijke dieren zou het vermogen om (door adsorptie of op andere wijze, b.v. door het bezit van zeer ruime ademhalingsorganen) een zekeren *voorraad* zuurstof mee te nemen, wel eenige beteekenis kunnen hebben [2]). Het is evenwel gemakkelijk in te zien, dat dit volstrekt *niet* geldt voor dieren, die zooals gewone spinnen

[1]) Cursiveering van BÖRNER.

[2]) Het heeft weliswaar weinig zin dergelijke veronderstellingen uit te spreken, zonder ze door proeven aan de werkelijkheid te toetsen. Terecht noemt WINTERSTEIN dus deze hypothese van ENDERLEIN „wertlos, solange sie jeder experimentellen Begründung entbehrt". (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 108).

leven in een milieu *met constanten zuurstofdruk*. Immers, wanneer de chitinehaartjes in quaestie werkelijk veel zuurstof adsorbeeren, dan zullen ze deze zuurstof ook met kracht vasthouden, en alleen dan weer loslaten, wanneer de zuurstofdruk in hun omgeving lager wordt. BÖRNER is blijkbaar zeer ten onrechte van meening, dat het naar binnen diffundeeren van zuurstof (en ook het naar buiten diffundeeren van koolzuur!) bevorderd wordt door de aanwezigheid van het adsorbeerend oppervlak der haartjes. Precies dezelfde fout zou iemand begaan, die van meening zou zijn, dat het transporteeren van ijzer van *A* naar *B* vergemakkelijkt zou kunnen worden door het aanbrengen van een magneet ergens tusschen *A* en *B*. — Het is mij niet duidelijk geworden, hoe BÖRNER zich precies de zaak heeft voorgesteld; dit alleen staat vast, dat zijn voorstelling in ieder geval onjuist moet zijn. Des te meer verbaast het mij, dat WINTERSTEIN (in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 111) den gedachtengang van BÖRNER vermeldt, zonder er eenige kritiek op uit te oefenen. Ook BABÁK (Ibidem, pag. 515) schijnt de fundamenteele onjuistheid van BÖRNER's opvatting niet in te zien.

Een andere opvatting omtrent de ademhalingsbewegingen in de tracheelongen van Spinnen, die sterk doet denken aan de meening van MAC LEOD en PLATEAU, is verdedigd door WILLEM. (Voorloopige mededeeling in de „Verslagen van de Koninklijke Akademie van Wetenschappen", Amsterdam, 1916, pag. 129; „Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées", in Archives Néerlandaises de Physiologie de l'homme et des animaux, Tome I, 2-ième livraison, pag. 226, 1917). Volgens dezen auteur zouden de tracheelongplaatjes *passieve* dikteveranderingen ondergaan, die het gevolg zouden zijn van bloeddrukschommelingen (ook andere organen: pooten, tasters, enz. vertoonen dezelfde snelle trillingen, synchroon met den hartslag). De dikteschommelingen van het heele *complex* longplaatjes zijn door WILLEM rechtstreeks waargenomen bij een doorzichtige soort (Pholcus); volgens de voorloopige publicatie van 1916 (pag. 134) bedraagt de amplitudo van deze dikteschommelingen $\pm$ $^1/_{25}$ deel van de dikte van het heele complex. Respiratiegrootte en ventilatiequotiënt zijn door WILLEM niet berekend of getaxeerd; naar alle waarschijnlijkheid zal het ventilatiequotiënt wel zeer klein zijn. — Het optreden van luchtstroomingen kon niet overtuigend

worden aangetoond (l. c. 1917, pag. 253). WILLEM heeft n.l. geprobeerd luchtstroomingen zichtbaar te maken door met een druppeltje water het tracheelongstigma af te sluiten; hij verwachtte nu bewegingen van dit waterdruppeltje, synchroon met den hartslag. Zeer hinderlijk waren hierbij de *eigen* bewegingen van het tracheelongstigma, die natuurlijk eveneens bewegingen van het waterdruppeltje veroorzaakten. „Or, après bien des tentatives, où je m'évertuais d'éviter toute excitation de l'araignée par un choc du porte-objet ou par le souffle de l'haleine, j'ai réussi, chez *un* exemplaire amputé de toutes ses pattes par autotomie (cet exemplaire apode, maintenu dans une chambre humide, est encore très vivant trois mois après l'autotomie) à apercevoir *pendant quelques instants* des oscillations du ménisque de l'index indépendantes, *je pense*, des trémulations du muscle dilatateur (n.l. van het stigma) et de rythme concordant avec celui du coeur".

Zooals op pag. 14 reeds vermeld is, heeft ook MENGE („Ueber die Lebensweise der Arachniden". Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Band 4, 1843, pag. 22) reeds tevergeefs getracht, met dezelfde methode (n.l. een druppeltje water op het stigma) luchtstroomingen bij de tracheelongen aan te toonen. Het komt mij voor, dat het vooralsnog zeer problematisch is, welke beteekenis deze bewegingen van de tracheelongplaatjes voor de ventilatie hebben. — Een bepaald spiertje („muscle dilatateur") bij het stigma van Pholcus (l. c. 1917, fig. 15, pag. 252), dat door WILLEM wordt opgevat als inspiratiespier (l. c. 1917, pag. 253), heeft m. i. een heel andere functie. Men zie hieromtrent pag. 109 van dit proefschrift.

Ook SIMON WEISS („Die Lunge und die Atmung der Spinnen". Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allg. Zoologie und Physiologie der Tiere, Band 39, 1923, pag. 535) heeft nog eens geprobeerd te bewijzen, dat er werkelijk luchtstroomingen bij de tracheelongen voorkomen. Hij komt tot de conclusie, „dasz an den Stigmen eine Luftströmung vorhanden sein musz", op grond van de volgende proeven:

1°. Wanneer men de stigmata met een zuurvrije, onschadelijke pasta of lijm dichtkleeft, gaan de dieren binnen een minuut dood (pag. 538).

2°. Wanneer men een druppeltje water op het stigma brengt, dan kan soms na enkele secunden het ontwijken van een klein luchtbelletje uit het stigma worden waargenomen (pag. 538).

3°. Wanneer men een fijn wolhaartje vlak voor het stigma van een

vastgebonden spin aanbrengt, en vervolgens het proefdier onder een glazen klok brengt ten einde luchtstroomingen van buitenaf ver te houden, dan kan men met de loupe „einen deutlichen Ausschlag des Wollhaares erkennen. Die Bewegung war ziemlich schwach und unregelmäszig. Es war nicht möglich Exspiration und Inspiration zu unterscheiden und eine Atemzahl festzustellen. Die Luftströmung an den Stigmen ist anscheinend so gering, dasz nur ausnahmsweise kräftige Atmung einen Ausschlag herbeizuführen vermag". — De verschillende spieren, die in de buurt van de tracheelongen voorkomen, worden door WEISS uitvoerig beschreven ; volgens dezen auteur zijn het bijna allemaal exspiratiespieren (l. c. pag. 542).

Wanneer wij de drie proeven van WEISS even nader in oogenschouw nemen, dan is het onmiddellijk duidelijk, dat het eerste argument alleen bewijst, dat WEISS geen oogenblik aan diffusie gedacht heeft. In dit verband mag wel even vermeld worden, dat het hierna (op pag. 32) besproken werk van KROGH, waarin bewezen wordt, welk een uiterst belangrijke rol de diffusie speelt bij de ademhaling der Tracheaten, reeds in 1920 is verschenen, dus drie jaren vóór deze publicatie van WEISS.

Het tweede argument is niet veel beter dan het eerste ; immers, het ontsnappen van een luchtbelletje uit het tracheelongstigma kan even-goed veroorzaakt zijn, doordat het water capillair binnendrong in de tracheelong. Het voorkomen van luchtstroomingen, veroorzaakt door werkelijke ademhalingsbewegingen, zou alleen dan bewezen zijn, wanneer WEISS regelmatige heen en weergaande bewegingen van den watermeniscus had waargenomen.

Het derde argument van WEISS lijkt op 't eerste gezicht van meer belang. Toch komt het mij voor, dat, gegeven het feit, dat er ook andere factoren denkbaar zijn, die onregelmatige trillingen van het wolhaartje zouden kunnen veroorzaken [1]), de bewijskracht van deze proeven vooralsnog moet worden ontkend, te meer omdat, zooals WEISS zelf toegeeft, van een regelmatige afwisseling van inspiratie en exspiratie niets te bespeuren viel.

Samenvattend meen ik te mogen zeggen, dat het vooralsnog zeer problematisch is, of bij de tracheelongen der spinnen luchtstroomingen, dus inspiratie- en exspiratiebewegingen, voorkomen. Men vergelijke verder pag. 109 van dit proefschrift.

[1]) Zoo zou men b.v. kunnen denken aan trillingen van de tafel, waarop de proef werd uitgevoerd.

Evenals PLATEAU en WILLEM bij de Spinnen, hebben andere auteurs ook bij de Insecten gedacht aan *inwendige*, van buitenaf niet waarneembare ademhalingsbewegingen. Vooral kwam men tot deze voorstelling, nadat gebleken was, dat bij de meeste larven en alle poppen van eigenlijke, uitwendig zichtbare ademhalingsbewegingen geen spoor te vinden was.

Zoo heeft men b.v. gedacht aan een samentrekbaarheid der tracheeën zelf; verder aan passieve bewegingen van de tracheeën ten gevolge van darmperistaltiek en hartwerking en ten gevolge van de bewegingen der buizen van Malpighi. Eindelijk hebben vele auteurs zich voorgesteld, dat door *elke* spiersamentrekking bepaalde tracheeën zouden worden samengedrukt of uitgerekt, waardoor dus met name de locomotie een groote beteekenis zou krijgen voor de verversching der tracheelucht.

a) Eigen contractiliteit van den tracheewand. — COMPARETTI („Observationes anatomicae de aure interna comparatae", Pavia 1789, pag. 290) beweert gezien te hebben, dat de tracheeën van levend geopende Orthopteren zich samentrokken. TREVIRANUS („Biologie", Band IV, pag. 160—161, 1814) zegt hieromtrent, dat het hem niet gelukt is, dergelijke samentrekkingen waar te nemen (bij een levend geopende neushoornkever); „allein die Stigmate waren bey diesem Thier ebenfalls in Ruhe, und das Athemholen schien also aufgehoben zu sein" (?). Toch acht TREVIRANUS het, mede op grond van de waarneming van COMPARETTI, waarschijnlijk dat dergelijke samentrekkingen van de tracheeën werkelijk voorkomen, ten minste bij „Bijen, Vlinders en Kevers", die in 't bezit zijn van luchtzakken. De tracheeën zelf met hun elastische spiraal acht TREVIRANUS niet in staat om dergelijke samentrekkingen uit te voeren. (Men vergelijke verder pag. 35 van dit proefschrift).

Uitvoeriger wordt dit vraagstuk behandeld door WILLIAMS, „On the mechanism of aquatic respiration in Invertebrate Animals". The Annals and Magazine of Natural History, Vol. XIII, Second Series, 1854. Op pag. 135 zegt WILLIAMS: „But the simple distribution of patulous tracheae through all the structures of the body, by which air is rather brought to the blood than blood to the air, would most imperfectly accomplish the great function of breathing. It was not enough to provide an elastic inimitable spiral, by which the passive patency of each tube is maintained. Such property as that of physical

elasticity in a structure so singularly beautiful answers *another* [1]) end: it *recoils* [1]) on the *contracting* [1]) of the tube. The *contracting* [1]) of the tracheae is in the insect the act of exspiration; by this act the diameter of the tubes of the universal tracheary system is diminished, and the air is driven out through the spiracular orifices: this act is rythmically followed by that of inspiration, in which the physical elasticity of the spiral, by rebound, restores the tube to its former diameter". — In een voetnoot verklaart WILLIAMS nog: „I have diligently sought for the announcement of this fact amongst the varied and excellent writings of Mr. NEWPORT, M. E. BLANCHARD and M. LÉON DUFOUR. No allusion whatever is anywhere made to this property of *rythmic* [1]) contraction and dilatation, which I have proved, by *repeated* [1]) observations, on larvae and adult insects and Myriapods, the tracheae to possess. The omission is the more surprising, since, *without such a property, the tracheary system would be mechanically imperfect as an apparatus of respiration..... The working of the general muscles of thebody external to the system would obviously prove a most imperfect substitute.* What is denied indeed to the vessels (bloedvaten) is conferred on the tracheae. I cannot *prove* [1]) that the parietes of the tracheae are capable of *originating* [1]) this movement. I cannot demonstrate them to be muscular".

Ik heb deze weinig belangrijke en niet zeer heldere bespiegelingen van WILLIAMS zoo uitvoerig geciteerd, omdat BABÁK (in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 378), ten onrechte van meening is, „dasz WILLIAMS ..... nur *passive* Beeinflussungen des Tracheen*lumens* (sic !) meint". Het komt mij voor, dat uit bovenstaande citaten met voldoende duidelijkheid blijkt, dat WILLIAMS wel degelijk heeft gedacht aan een contractiliteit van de tracheewanden zelf, al geeft hij toe, dat hij niet in staat is het bestaan van die contractiliteit te *bewijzen*. Op pag. 136 spreekt WILLIAMS zelfs over „the rythmic contractility possessed by the *parietes* of the tracheae"!

Het is niet heelemaal duidelijk, wat wij moeten gelooven van WILLIAM's vage bewering, dat hij herhaaldelijk deze tracheesamentrekkingen heeft waargenomen bij insecten (larven en imagines) en bij Myriapoden. De zaak is n.l., dat een zeer betrouwbaar, nauwgezet en scherpzinnig onderzoeker als RATHKE herhaaldelijk en nadrukkelijk precies 't tegenovergestelde verzekert: hij heeft zeer talrijke insecten levend

[1]) Cursiveering van WILLIAMS.

geopend en *nooit* samentrekkingen der tracheeën waargenomen, zelfs niet na prikkeling. In zijn „Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Athmungsprozess der Insekten". Schriften der Königl. Physik.-ökon. Ges. zu Königsberg, Band I, 1860, pag. 121, lezen wij : „*Eine organische Kontraktilität scheint allen diesen Theilen (n.l. den tracheeën) ganz abzugehen.* ..... Mehreren erwachsenen und lebenden Insekten, namentlich Gryllen, Acridien, Scarabaeus stercorarius, Carabus granulatus habe ich den Hinterleib geöffnet, und einzelne Theile ihres Respirationssystems, indem ich auf sie nicht blos die äussere Luft, sondern auch kaltes Wasser, oder konzentrirtes Sonnenlicht, oder mechanische Reize einwirken liess, bald unter einer sehr stark vergrössernden Loupe, bald unter einem zusammengesetzten Mikroskope, und *fast stundenlang beobachtet, niemals aber an ihnen eine Zusammenziehung bemerkt*, die auf einen Tonus (= samentrekbaarheid) jener Theile hingedeutet hätte. Eben so wenig konnte ich aber auch solche Zusammenziehungen an den Tracheen von Tenebrio molitor wahrnehmen, als ich diese Gebilde durch die durchsichtigen Hautstellen des genannten Insektes beobachtete. Ich halte mich deshalb zu der Angabe berechtigt, dass wahrscheinlich bei keinem Insekte die Tracheen und Luftsäcke die Athmung und namentlich die Exspiration, nur durch eigne Kräfte vermitteln, sondern dass dazu noch ein Druck gehört, den andere und sie umgebende Gebilde auf sie ausüben" (n.l. de wand van het abdomen). Op pag. 130 schrijft RATHKE nog : „Auch die Tracheen der Larven und Raupen habe ich, gleich nachdem ich den Rücken dieser Wesen aufgeschnitten hatte, und während ich sie unter einfachen Loupen, dann aber auch unter einem zusammengesetzten Mikroskope betrachtete, sowohl mechanisch, als auch durch Weingeist gereizt, aber niemals die mindeste Kontraction in ihnen wahrgenommen". Op pag. 134 vermeldt RATHKE ten slotte nog hetzelfde negatieve resultaat ten aanzien van poppen van verschillende Lepidoptera, Hymenoptera en Coleoptera.

In één geval slechts meende RATHKE bewegingen van de tracheeën waar te nemen ; hier werd evenwel deze beweging veroorzaakt door parasitische Nematoden, die in de tracheeën en luchtzakken van het levend geopende dier (Scarabaeus stercorarius) heen en weer kronkelden (l. c. pag. 104). — Het is misschien niet geheel ongerijmd om te veronderstellen, dat vroegere onderzoekers door soortgelijke verschijnselen op een dwaalspoor gebracht zijn.

Na RATHKE wordt over de veronderstelde samentrekbaarheid niet veel meer gesproken. De microscopische structuur van den tracheewand pleit al te zeer tegen het bestaan van een eigen contractiliteit. LANDOIS (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Band 17, 1867, pag. 192) zegt b.v.: „die Tracheen sind wegen dieser Zusammensetzung durchaus nicht geeignet, die Luft, welche in sie von aussen einströmt, selbständig nach allen Seiten in den Körper herumzuführen". Precies dezelfde opvatting heeft ook KRANCHER (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Band 35, 1881, pag. 516); men zie den eersten zin van het citaat op pag. 16 van dit proefschrift. — Ook BABÁK (in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 378) is van oordeel, dat de tracheewanden „kaum irgendwelche Eigenbewegung" kunnen hebben, daar ze niet voorzien zijn van spieren.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat de veronderstelling, dat de tracheewand een eigen contractiliteit zou bezitten, nòch door waarnemingen aan het levende dier, nòch door de microscopische structuur van de tracheewanden gesteund wordt, en dat deze veronderstelling dus terecht door de latere onderzoekers is verlaten.

b) Passieve bewegingen der tracheeën ten gevolge van darmperistaltiek, hartslag en bewegingen der buizen van Malpighi.

Verschillende onderzoekers hebben bij doorzichtige objecten de op deze wijze veroorzaakte tracheebewegingen waargenomen; de meeste van hen zijn van meening, dat deze passieve tracheebewegingen luchtstroomingen in de tracheeën moeten teweegbrengen, en dat hier dus sprake is van een soort ademhalingsbewegingen. Een aantal literatuuropgaven omtrent deze quaestie zijn te vinden in BABÁK (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 378 en 379). BABÁK zelf b.v. beschouwt de door hem waargenomen, door den hartslag veroorzaakte tracheebewegingen bij de larve van Culex als van belang voor de ventilatie der tracheelucht: „Es war besonders das Auseinanderweichen der beiden parallel verlaufenden Stämme auffällig; aber auch die Verzweigungen derselben in den einzelnen Segmenten wurden dadurch stark gezerrt, *so dasz man ohne Zweifel den Herzpulsationen eine grosze Bedeutung bei der Luftverschiebung in den Tracheen zusprechen musz*" (l. c. pag. 379).

Dat deze passieve tracheebewegingen werkelijk voorkomen, is natuurlijk buiten twijfel; daarentegen staat het volstrekt niet vast, dat

door deze passieve tracheebewegingen *luchtstroomingen* van eenige beteekenis tot stand worden gebracht. Het moet zelfs gezegd worden, dat dit laatste à priori eigenlijk in het geheel niet waarschijnlijk is, daar de tracheeën vermoedelijk alleen heen en weer worden bewogen, zonder dat daarbij hun *volume* verandert. In ieder geval is het bestaan van deze luchtstroomingen nooit aangetoond; ja, er zijn zelfs aanwijzingen, dat er *geen* luchtstroomingen optreden (LYONNET, KROGH). Wij komen hierop terug bij de bespreking van het werk van KROGH (pag. 34 van dit proefschrift).

c) Vele auteurs zijn verder van meening, dat alle spiersamentrekkingen, speciaal dus ook bewegingen voor de locomotie, luchtstroomingen in de tracheeën ten gevolge moeten hebben. Verschillende literatuuropgaven vindt men weer bij BABÁK (l. c., pag. 378 tot 380). Het is niet te ontkennen, dat samentrekking van het geheele lichaam wel eens een exspiratie ten gevolge kan hebben, zooals b.v. duidelijk blijkt, wanneer men een of andere insectenlarve in alcohol of in water werpt (uit sommige stigmata komen dan n.l. grootere of kleinere luchtbelletjes te voorschijn). Een andere vraag is evenwel, of *gewone* locomotiebewegingen werkelijk noemenswaardige luchtstroomingen in de tracheeën ten gevolge hebben. Vroegere onderzoekers hebben dikwijls stilzwijgend en zonder nader onderzoek aangenomen, dat dit wèl het geval is; zoo zegt BABÁK b.v. (l. c., pag. 380): „Die Lokomotion sorgt gleichzeitig für die Ventilation der Tracheen". Het komt mij voor, dat het effect van de locomotiebewegingen door BABÁK (en anderen) sterk is overschat; dit blijkt b.v. ook uit de hierna nog te behandelen onderzoekingen van KROGH (pag. 34 van dit proefschrift).

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij dus zeggen, dat men vroeger bij alle Tracheaten ademhalingsbewegingen meende te moeten aantreffen, of althans bewegingen, waardoor de lucht in de tracheeën (of in de tracheelongen) beurtelings naar buiten wordt gedreven en weer naar binnen wordt gezogen. Waar uitwendig zichtbare ademhalingsbewegingen op geen enkele wijze te ontdekken waren, veronderstelde men de aanwezigheid van een *inwendig* mechanisme: PLATEAU, WILLEM en anderen bij de tracheelongen der spinnen, een aantal verschillende auteurs bij de tracheeën der Insecten. In geen van al deze gevallen werd het werkelijk bestaan van luchtstroomingen proefonder-

vindelijk aangetoond, en in sommige gevallen hebben proeven zelfs geleerd, dat er geen luchtstroomingen optreden (LYONNET voor poppen en rupsen, MENGE voor spinnen).

Aan de mogelijkheid, dat diffusie een rol zou kunnen spelen, werd door de meesten der tot nog toe genoemde onderzoekers niet gedacht. Bijna allen zijn van meening, dat een dier zonder ademhalingsbewegingen ook geen zuurstof kan opnemen en geen koolzuur kan afgeven. Ook door het bekend worden van de wetten der gasdiffusie en van de gaswisselingsprocessen der planten kwam hierin weinig of geen verandering. Voor zoover de onderzoekers spreken over diffusie, verklaren zij bijna zonder uitzondering, dat diffusie alléén niet toereikend kan zijn. Dit is ook het standpunt van WINTERSTEIN en BABÁK in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2. Op pag. 111 b.v. verklaart WINTERSTEIN: „Bei der groszen Mehrzahl der Tracheaten wird die Erneuerung der Atemluft durch besondere Atembewegungen bewirkt. . . . . Hier sei blosz auf die Schwierigkeit hingewiesen, die auch dort, wo solche Atembewegungen festgestellt sind (Insekten), dem Verständnis des Mechanismus einer ausreichenden Lufterneuerung entgegenstehen. Wenn man bedenkt, dasz trotz einer relativ volkommenen Atmungsmechanik in einem Organ von leicht und ausgiebig veränderlichem Volumen, wie es die Säugetierlunge ist, die Alveolarluft sich sowohl in ihrem Sauerstoff- wie in ihrem Kohlensäuregehalt um mehrere Prozent von der äuszeren Luft unterscheidet, dann erscheint es kaum faszbar, wie auch durch sehr ausgiebige Atembewegungen in einem System dünner und ziemlich starrer Röhren, deren feinste Ausläufer an die Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen, eine genügende Erneuerung des Gasinhaltes bewirkt werden kann. — Hierzu kommt noch, dasz solche Atembewegungen keineswegs bei allen Tracheaten vorhanden sind". — En op pag. 113: „Das gesagte wird hinreichen, um zu zeigen, wie weit wir (selbst) bei der Respiration der (luftatmenden) Tracheaten von einem Verständnis des Mechanismus ihres Gaswechsels in Wahrheit entfernt sind".

BABÁK (ibidem, pag. 378) zegt, dat de gaswisseling bij de Tracheaten niet alleen door diffusie, maar ook door „oft ausgiebige Massenverschiebungen" van de tracheelucht tot stand komt. Als oorzaak van deze luchtstroomingen bespreekt hij eerst de werking van hartslag, darmperistaltiek, enz., en daarna de „spezifische rhythmisch zustande kommende" ademhalingsbewegingen (pag. 382). Verder (pag. 385) is

BABÁK 't met WINTERSTEIN eens, dat men zich nauwelijks kan voorstellen, hoe zelfs door flinke ademhalingsbewegingen een voldoende verversching van de tracheelucht tot stand kan komen.

Wij zien dus, dat eenerzijds enkele auteurs aan de gasdiffusie een grootere of kleinere beteekenis toekennen, en dat anderzijds verreweg de meeste onderzoekers van meening zijn, dat bij alle Tracheaten op een of andere wijze luchtstroomingen moeten optreden [1]). Van de laatste groep denken sommigen in 't geheel niet aan de mogelijkheid van diffusie; anderen meenen, dat diffusie ten eenenmale ontoereikend is.

In dezen weinig bevredigenden stand van het probleem komt een aanzienlijke verbetering door de onderzoekingen van KROGH („Studien über Tracheenrespiration. II. Ueber Gasdiffusion in den Tracheen". Pflügers Archiv, Band 179, 1920, pag. 95. — „Studien über Tracheenrespiration. III. Die Kombination von mechanischer Ventilation mit Gasdiffusion nach Versuchen an Dytiscuslarven". Ibidem pag. 113). De groote verdienste van deze onderzoekingen ligt in de omstandigheid, dat KROGH door *quantitatieve* methoden probeert uit te vinden, *in hoeverre de gasdiffusie in de zuurstofvoorziening der weefsels kan voorzien.* Hij moet daarvoor dus kennen de zuurstofbehoefte van de onderzochte soort (dus de hoeveelheid zuurstof, die per tijdseenheid uit de buitenlucht naar de fijnste vertakkingen van het tracheeënsysteem moet diffundeeren), verder de gemiddelde afstand, dien elk diffundeerend zuurstofmolecuul moet afleggen (dus de gemiddelde lengte van de tracheeën [1])), verder de wijdte der diffusiewegen (dus de gemiddelde wijdte der tracheeën [2])) en ten slotte de diffusieconstante voor zuurstof bij normale temperatuur. Op grond van de formule

$$S = k\frac{(p-p_1)\ a}{l}$$

[1]) Ik zou hier, hoewel deze opgave eigenlijk geen betrekking heeft op Tracheaten s.s., ook nog de opvatting van HEROLD kunnen noemen, volgens welke opvatting bepaalde spiertjes in de exopodieten van Syspastus dienst zouden doen als exspiratiespieren ter verversching van de lucht in het corpus album („Beiträge zur Anatomie und Physiologie einiger Land-Isopoden". Zool. Jahrbücher 1913, pag. 519). HEROLD vermoedt verder, dat bij andere Isopoden, waar deze spiertjes ontbreken, het corpus album toch kan worden geventileerd, doordat de exopodiet af en toe tegen het lichaam wordt aangedrukt. — VERHOEFF (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Band 118, 1921, pag. 367 en 408—409) neemt deze voorstelling over en zegt alleen nog, dat het aandrukken der exopodieten niet veel te beteekenen kan hebben (pag. 409; men zie ook pag. 422 en 429).

[2]) Wijdte en lengte der tracheeën werden o. a. gemeten aan injectiepraeparaten.

(waarin S = de per secunde naar binnen diffundeerende hoeveelheid zuurstof, uitgedrukt in c.M³. ; k = de diffusieconstante voor zuurstof, bij gewone temperatuur en bij de gebruikte maateenheden gelijk 0.18 ; $p—p_1$ = het diffusieverval, uitgedrukt in percenten van een atmosfeer ; a = de wijdte, l = de lengte der diffusiewegen, uitgedrukt in c.M². resp. c.M.) kan men dan uitrekenen, hoeveel $p—p_1$ moet bedragen, m. a. w. men kan berekenen, welk diffusieverval noodig is, om de benoodigde hoeveelheid zuurstof naar binnen te doen *diffundeeren*. Wanneer het volgens deze berekening benoodigde diffusieverval klein is (b.v. 5 % van een atmosfeer), dan mag men hieruit de gevolgtrekking maken, dat het dier onder normale omstandigheden een zuurstofdruk van $\pm$ 20.9 — 5 = $\pm$ 15.9 % van een atmosfeer in zijn fijnste tracheevertakkingen heeft ; en hieruit volgt dan weer, dat voor een dergelijk insect onder normale omstandigheden ademhalingsbewegingen ten eenenmale overbodig zijn.

Krogh heeft de metingen en berekeningen uitgevoerd voor vier verschillende Tracheaten, n.l. voor Scutigera (een Myriapode), de larve van Tenebrio, de larve van Cossus ligniperda, en de larve van Lasiocampa, en vond, dat een zuurstofdrukverval van resp. 0.13, 2.2, 2 en 1.7 % van een atmosfeer toereikend moet zijn om bij deze dieren de normaliter benoodigde hoeveelheid zuurstof naar binnen te doen diffundeeren. Krogh concludeert : „Die Resultate der angeführten Untersuchungen sprechen unzweideutig dafür, dass die Lufterneuerung im ganzen Tracheensystem bei den untersuchten Formen *nur durch Diffusion stattfindet*".

Krogh vermeldt o. a. de volgende contrôleproeven : wanneer men het zuurstofverbruik van een normale en een genarcotiseerde Cossuslarve onderzoekt, dan blijkt het zuurstofverbruik in beide gevallen nagenoeg gelijk te zijn. Het genarcotiseerde dier is volkomen slap, alle spierbewegingen hebben opgehouden, van ademhalingsbewegingen kan dus in 't geheel geen sprake zijn. Dit bewijst dus, dat de benoodigde hoeveelheid zuurstof werkelijk door diffusie alleen, zonder pompbewegingen, naar binnen kan komen. Dat ook bij 't niet-genarcotiseerde dier gewoonlijk geen of bijna geen luchtstroomingen optreden, heeft Krogh bewezen door een der stigmata van een onder water gedompeld dier in verbinding te stellen met een horizontaal gehouden glazen buisje, waarin zich een petroleumdruppeltje bevond als volume-index. Zoolang het dier zich rustig hield, stond het petroleumdruppeltje vol-

komen stil; door „allgemeine Körperbewegungen" kon een ventilatie van ± 2 m.M³. tot stand komen, en bij zeer krachtige lichaamsbewegingen kon KROGH een iets grootere ventilatie waarnemen, zoo b.v. eens gedurende 3 minuten ± 10 bewegingen, elk ongeveer 5 à 9 m.M³. — In de samenvatting zegt KROGH (pag. 111), dat Cossuslarven geen eigenlijke ademhalingsbewegingen hebben; dit is misschien wel iets te sterk uitgedrukt, zooals blijkt, wanneer wij bedenken, dat volgens KROGH's eigen berekeningen het totale volume van het tracheeënstelsel van een Cossuslarve ± 45 m.M³. bedraagt (l. c. pag. 102); immers, een ventilatiequotiënt van ± $^1/_9$ $\left(\text{n.l. } \frac{45 \text{ m.M.}^3}{5 \text{ m.M}^3.}\right)$ of zelfs van ± $^1/_5$ $\left(\text{n.l. } \frac{45 \text{ m.M.}^3}{9 \text{ m.M.}^3}\right)$ is volstrekt niet zoo onbeduidend. Dit neemt evenwel niet weg, dat uit KROGH's proeven en berekeningen duidelijk blijkt, dat bij een stil liggende of rustig kruipende Cossuslarve geen eigenlijke ademhalingsbewegingen voorkomen, hetgeen dan ook niet verder hoeft te verwonderen, daar pompbewegingen voor een dergelijk dier ten eenenmale overbodig zijn.

Op pag. 110 zegt KROGH, dat de diffusie voldoende is bij Arachniden, Myriapoden, de meeste Insectenlarven, alle poppen, en waarschijnlijk ook bij kleine insectenimagines. Bij groote dieren worden de diffusievoorwaarden terstond zooveel ongunstiger, dat hier altijd ademhalingsbewegingen noodig zullen zijn. (Dit geldt b.v. voor insectenlarven boven 5 gram, en voor insectenimagines boven 0.1 gram).

In het volgende artikel (Studien über Tracheenrespiration III) beschrijft KROGH verschillende ingenieus gevonden methoden, met behulp waarvan hij bij Dytiscuslarven de totale capaciteit van het tracheeënsysteem, de vitale capaciteit en de respiratiegrootte heeft bepaald. De normale respiratiegrootte bleek ongeveer het $^2/_3$ deel te bedragen van de vitale capaciteit, en de vitale capaciteit weer $^2/_3$ deel van de totale capaciteit; een ventilatiequotiënt dus van $^4/_9$! Op grond van deze proeven komt KROGH tot de conclusie, dat door de ademhalingsbewegingen alléén bepaalde wijde, gemakkelijk samendrukbare tracheegedeelten samengedrukt worden: bij Dytiscuslarven met name de twee overlangsche tracheestammen met hun *ovale* dwarse doorsnede, bij andere insecten vooral de *luchtzakken* (l. c. pag. 110). In de nauwere tracheevertakkingen, die door hun geringe afmetingen en hun cylin-

drischen vorm (*ronde* dwarse doorsnede !) lang niet zoo gemakkelijk samendrukbaar zijn, heeft de gasuitwisseling uitsluitend plaats door *diffusie*. — Het komt mij voor, dat dit onderzoek een uiterst belangrijk nieuw gezichtspunt oplevert voor ons inzicht in de functie der luchtzakken. Vroegere auteurs (b.v. JOHN HUNTER, NEWPORT, MILNE EDWARDS, KRANCHER, OUDEMANS en anderen) hebben altijd aangenomen, dat de luchtzakken, die, zooals bekend is, vooral voorkomen bij goed vliegende insecten (zoo komen zij b.v. wel voor bij de mannelijke exemplaren van Lampyris splendidula en Geometra brumaria, *niet* evenwel bij de niet-vliegende wijfjes !), zouden dienen voor de vermindering van het soortelijk gewicht der dieren. Stilzwijgend werd daarbij aangenomen, dat het voor een vliegend dier een voordeel beteekent, wanneer het s. g. van zijn lichaam gering is. — Dàt het s. g. door de aanwezigheid van luchtzakken verminderd moet worden, spreekt vanzelf en dit zal dan ook wel door niemand bestreden worden. De opvatting, dat een vliegend dier daarvan eenig voordeel zou hebben, is evenwel ten eenenmale onjuist. Immers, de opwaartsche druk, dien een voorwerp ondervindt, bedraagt precies evenveel als het *gewicht* van de door dit voorwerp verplaatste hoeveelheid medium bedraagt, m. a. w., de opwaartsche druk kan alleen van beteekenis zijn bij lichamen, die zich in een medium van niet al te gering s. g. bevinden (b.v. in water of in kwik), en nooit bij lichamen, die zich in lucht bevinden (tenzij het s. g. van het lichaam in quaestie geringer is dan het s. g. van lucht : luchtballon !). In ieder geval is het duidelijk, dat een vliegend insect van het bezit van luchtzakken, *die immers gevuld zijn met hetzelfde medium als waarin het dier leeft*, geen enkel aërostatisch voordeel heeft : want precies evenveel, als de *opwaartsche druk* door het bezit van luchtzakken toeneemt, neemt ook het *totale gewicht* van het dier toe ! Even onzinnig zou het zijn, wanneer iemand zou willen probeeren den opwaartschen druk van een schip te vergrooten door het bijbouwen van groote, met *water* gevulde tanks ! — Ook het absolute gewicht wordt door het bezit van luchtzakken niet verminderd, omdat de luchtzakken uit den aard der zaak geen soortelijk zwaardere organen kunnen vervangen [1]). — Wat de mogelijke werking van een hoogere temperatuur betreft (waardoor dus de lucht in de luchtzakken een geringer s. g. krijgt dan de koudere buitenlucht), ook dit kan bij de

[1]) Dit geldt natuurlijk *niet* voor de lucht, die zich bevindt in het holle „gewei" van het vliegend hert (Lucanus cervus).

insecten zeker niet van eenige beteekenis zijn ; ik verwijs hiervoor naar de berekeningen van VICTOROW (Pflügers Archiv, Band 126, 1909, pag. 300), waaruit gebleken is, dat de totale gewichtsvermindering door het bezit van een hoeveelheid *warme* lucht in de luchtzakken zelfs bij de vogels met hun zeer hooge lichaamstemperatuur hoegenaamd niets te beteekenen heeft (bij een duif slechts 0.005 gram !). Ook BABÁK (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 403—405 en pag. 918) en DU BOIS-REYMOND (ibidem, Band III, 1, 1, pag. 202 en 216) hebben zich reeds nadrukkelijk uitgesproken tegen deze geheel onjuiste opvatting omtrent de beteekenis der luchtzakken. Des te meer moeten wij ons verbazen over het feit, dat VON BUDDENBROCK in zijn „Grundrisz der vergleichenden Physiologie", Band II (Atmung) nog eens weer in dezelfde fout vervalt. Op pag. 320 lezen wij n.l. : „Die Luftsäcke bewirken sicherlich eine nicht unbedeutende Verringerung des spezifischen Gewichtes und *erhöhen daher die Schwebefähigkeit des Tieres.* ..... Vielleicht erschöpft sich in dieser aerostatischen Funktion die Bedeutung der Luftsäcke". — Even later zegt VON BUDDENBROCK, dat de luchtzakken toch wellicht ook eenige beteekenis hebben voor het ventileeren van het tracheeënstelsel, zooals KROGH wil. — Het komt mij voor, dat de opvatting van KROGH de eenige juiste is. Ook is het volgens deze opvatting volstrekt niet verwonderlijk, dat de luchtzakken alleen voorkomen bij vliegende insecten ; immers, juist bij deze dieren komen (tijdens het vliegen) perioden van zeer intense stofwisseling voor, die een sterke ventilatie van het tracheeënstelsel noodzakelijk maken. In dit verband mag wel even de opvatting van verschillende onderzoekers (b.v. BAER, BRANDES en vele anderen ; 't laatst b.v. BETHE, „Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie", Band II, Atmung, 1925, pag. 20—27) genoemd worden, dat ook de luchtzakken der *vogels* dienst doen voor het ventileeren van de longlucht. — Toch zou het wellicht nog wel de moeite waard zijn, eens bij een omvangrijk insectenmateriaal na te gaan, of luchtzakken werkelijk alléén voorkomen bij insecten met ademhalingsbewegingen, en omgekeerd of ademhalingsbewegingen alleen voorkomen bij insecten met luchtzakken of met bepaalde, gemakkelijk samendrukbare tracheeën met ovale dwarse doorsnede. RATHKE (Schriften der Königlichen Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg, Band I, 1860, pag. 103) vermeldt reeds, dat de ademhalingsbewegingen het grootst zijn bij die

kevers, „deren Tracheen viele blasige Erweiterungen besitzen" (b.v. Cetonia en Scarabaeus).

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij zeggen, dat KROGH door berekeningen en proeven heeft bewezen, dat bij vele Tracheaten de diffusie volmaakt toereikend is om in de zuurstofvoorziening der weefsels te voorzien. De vooral vroeger zoo verspreide opvatting, dat bij al deze dieren ademhalingsbewegingen moesten voorkomen, is dus volmaakt onjuist gebleken.

HOOFDSTUK II.

Literatuur omtrent het voorkomen en de beteekenis van stigmabewegingen.

Aan het slot van het vorige hoofdstuk (pag. 33) werd reeds uiteengezet, dat volgens de op stevigen experimenteelen grondslag steunende opvatting van KROGH bij tal van insecten de uitwisseling der ademhalingsgassen *alleen door diffusie* plaats heeft. Bij zijn berekeningen heeft KROGH evenwel geen rekening gehouden met het bestaan van sluitapparaten bij de stigmata van bijna alle insecten. Het leek mij daarom zeer wenschelijk eens te onderzoeken, of de bewegingen van deze sluitapparaten bij het intacte dier van buitenaf waarneembaar zijn; en nadat mij uit de literatuur en uit eigen ervaring gebleken was, dat dit inderdaad bij sommige insecten het geval is, besloot ik de stigmabewegingen van enkele insectensoorten uitvoeriger te bestudeeren, te meer omdat mij al spoedig bleek, dat bepaalde stigmata bij een rustig liggend dier zonder pompbewegingen soms voortdurend bijna gesloten zijn, hetgeen de diffusie der ademhalingsgassen natuurlijk in ieder geval in meerdere of mindere mate moet belemmeren. — Ook uit het hoofdstuk: „Literatuur omtrent de beteekenis der stigmabewegingen" zal de wenschelijkheid van een uitvoerig onderzoek van de stigmabewegingen duidelijk blijken; men zie hieromtrent pag. 48 en 58.

A. *Literatuur omtrent het voorkomen van stigmabewegingen bij Insecten en Spinnen.*

In de literatuur komen zeer verspreid enkele opgaven voor omtrent het waarnemen van stigmabewegingen bij verschillende Tracheaten. Gewoonlijk komen deze waarnemingen slechts geheel terloops ter sprake; een eenigszins uitvoerig onderzoek over dit onderwerp is mij

niet bekend. — Ook die onderzoekers, die zich uitvoerig hebben bezig-gehouden met den *bouw* der sluitapparaten (LANDOIS, KRANCHER en anderen) hebben meestal geen of bijna geen moeite gedaan om de *bewegingen* van die sluitapparaten aan het levende dier waar te nemen, ofschoon zij zich wel een vrij gedetailleerde voorstelling maken over de functie van deze organen. Blijkbaar hebben deze onderzoekers het niet noodig of misschien ook wel niet mogelijk geacht om de juistheid van deze voorstelling te toetsen aan waarnemingen bij het levende dier.

De oudste, op de bewegingen der sluitapparaten betrekking hebbende waarnemingen, die ik heb kunnen vinden, zijn van RÉAUMUR („Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes", Tome I, 1734). Op pag. 406 b.v. zegt RÉAUMUR, dat het thoracale stigma van de pop van „la belle chenille du titimale" bijna geheel dichtgaat, wanneer men een druppeltje water op dit stigma brengt. Omtrent de abdominale stigmata van dezelfde pop zegt RÉAUMUR (pag. 407), dat zij soms open staan en soms dicht („il y a des temps où l'on voit ..... un vuide (= vide) entre leurs espèces de paupières, et il y a des temps où les paupières se touchent). Deze twee verschillende standen van hetzelfde popstigma zijn afgebeeld in fig. 11 en 12 van Planche 24 (naast pag. 412).

Op pag. 408 vermeldt RÉAUMUR, dat hij bij een andere pas ontstane pop diep in 't stigma een wit vlies met een ovale opening heeft waargenomen; deze opening kon, evenals de pupil van het menschelijk oog, grooter en kleiner gemaakt worden. RÉAUMUR heeft b.v. gezien, dat deze opening klein werd en tenslotte geheel verdween, wanneer men de pop onder water dompelde („J'ai plongé une de ces crisalides dans l'eau, et pendant que je l'y tenois, j'ai vû que les bords du trou de cette membrane se sont approchés jusqu'à se toucher; j'ai tiré la crisalide hors de l'eau, l'ouverture a reparu et a repris son premier diamètre").

Onder dit witte vlies evenwel zag RÉAUMUR nog een tweede vlies, dat soms heen en weer bewoog: „Mais j'ai vû de plus très-distinctement le jeu d'une autre membrane située au-dessous de celle qui est percée, elle venoit couvrir en tout ou en partie, l'ouverture de la première; elle se retiroit ensuite pour revenir s'appliquer à peu-près devant la même ouverture; mouvements que j'ai vû se repeter pendant plusieurs minutes, et ces mouvements n'étoient point équivoques; toutes les fois que cette espèce de soupape, ou peut-être cette espèce de volant

de soufflet s'étoit retirée, on voyoit par le trou, du verd (= vert), et on ne voyoit que du blanc, quand le trou avoit été bouché par une soupape blanche" (n.l. door het tweede vlies).

Op pag. 409 zegt RÉAUMUR, dat deze laatste stigmabewegingen alleen te zien zijn gedurende het eerste kwartier na de verpopping; daarna wordt 't stigma te nauw, of liever de randen van het stigma komen dichter bij elkaar en verhinderen de verdere waarneming der twee vliezen. — Het lijkt mij waarschijnlijk, dat het „tweede vlies" van RÉAUMUR het eigenlijke sluitapparaat geweest is. — Bij welke insectensoort deze waarnemingen gedaan zijn, wordt niet vermeld. Men krijgt den indruk, dat RÉAUMUR veronderstelt, dat het bij alle vlinderpoppen terstond na de verpopping precies zoo gaat.

In het vierde deel van zijn „Mémoires" (1738, pag. 247) beschrijft RÉAUMUR bij de thoracale stigmata van groote Diptera twee uitwendige kleppen en daaronder nog eens twee inwendige kleppen. Van de laatste zegt hij: „On voit souvent ces paupières aller à la rencontre l'une de l'autre; quelquefois elles bouchent entièrement l'ouverture".

In hetzelfde deel vermeldt RÉAUMUR op pag. 250 de waarnemingen van M. BAZIN, die bij een pas ontpopten vlinder de thoracale stigmata heeft zien bewegen: „il leur vit deux paupières qui alloient à la rencontre l'une de l'autre et qui s'éloignoient ensuite mutuellement". — Over de voorstelling, die RÉAUMUR zich maakt van de functie der stigmabewegingen, wordt nader gesproken op pag. 51 van dit proefschrift.

SORG („Disquisitiones physiologicae circa respirationem insectorum et vermium, Rudolstadtii, 1805, pag. 27 en 136) heeft het rhythmisch open- en dichtgaan der stigmata waargenomen bij Lucanus cervus (20 à 24 maal per minuut); ook de abdominale stigmata van Carabus auratus heeft SORG open en dicht zien gaan. Na bewegingen van het dier waren deze „samentrekkingen" krachtig en hadden snel na elkaar plaats; had het dier lang stil gezeten, dan hadden deze bewegingen niet bij alle stigmata gelijktijdig plaats, maar nu eens hier, dan weer daar, zonder kracht, en met lange tusschenpoozen. — TREVIRANUS („Biologie", Band IV, 1814, pag. 161) teekent hierbij aan, dat hijzelf iets dergelijks heeft waargenomen bij een wijfje van Meloë maialis, dat na een verblijf onder water zich langzaam weer herstelde. „*Rings um die beyden vordersten, unter den Flügeldecken liegenden Paare der Stigmate*

hob und senkte sich die Bauchdecke abwechselnd und in unregelmäszigen Zwischenräumen, zuerst an dem vordersten Paar, dann an dem zweyten, anfangs schwach und langsam, nach und nach kräftiger und schneller. An den übrigen Stigmaten hingegen waren gar keine Bewegungen zu bemerken".

Wat TREVIRANUS hier beschrijft, zijn in 't geheel geen stigmabewegingen geweest, maar gewone pompbewegingen van de voorste segmenten van het abdomen; uit de (door mij) gecursiveerde passage blijkt dit zeer duidelijk. — Dat de meer distaal gelegen segmenten bij Meloë geen pompbewegingen uitvoeren, is bekend genoeg, en in verband met de geringe afmetingen der dekschilden en met de geringere bewegelijkheid der sterk gechitiniseerde distale abdomensegmenten ook zeer begrijpelijk. — Op pag. 159 vermeldt TREVIRANUS verder geheel ten onrechte, dat SORG (l. c. 1805, pag. 46 en 66) de stigmata van Gryllus viridissimus en Sphinx euphorbiae heeft zien open- en dichtgaan. In werkelijkheid blijkt uit het geschrift van SORG volkomen duidelijk, dat stigmabewegingen alléén bij Lucanus cervus en bij Carabus auratus, en volstrekt *niet* bij Gryllus viridissimus en bij Sphinx euphorbiae zijn waargenomen. Immers, terwijl SORG bij Lucanus en Carabus spreekt van „contractio et dilatatio ipsorum *sphincterum* orificiorum pneumaticorum" (l. c. 1805, pag. 27) en van „*spiracula, alterna vice nunc patula nunc clausa*" (l. c. pag. 135—136), wordt bij Gryllus en Sphinx alleen gesproken over „respirationis actus" (l. c. pag. 46) en „respiratio" (l. c. pag. 66), met welke laatste uitdrukkingen in dit verband niets anders bedoeld kan zijn dan gewone pompbewegingen. — Het blijkt dus, dat TREVIRANUS ademhalingsbewegingen en stigmabewegingen met elkaar verward heeft. — Ook KIRBY en SPENCE („An introduction to Entomology", Vol. 4, London 1828, pag. 40) beweren geheel ten onrechte, dat SORG stigmabewegingen zou hebben waargenomen bij Acrida viridissima (= Gryllus viridissimus) en bij Oryctes nasicornis. Zij schijnen deze foutieve opgave te hebben overgenomen van SPRENGEL („Commentarius de partibus quibus insecta spiritus ducunt", Lipsiae 1805).

RENGGER („Physiologische Untersuchungen über die thierische Haushalt der Insekten", 1817) (geciteerd naar KRANCHER, Zeitschr. f. wiss. Zool., Band 35, 1881, pag. 507) heeft het sluiten der stigmata waargenomen („beobachtet") bij rupsen, die onder water gebracht waren.

KIRBY en SPENCE („An introduction to Entomology", London 1828, Vol. IV, pag. 40) citeeren de hierboven vermelde waarnemingen van SORG en noemen daarenboven Phyllopertha horticola en Locusta. — Bij Phyllopertha zagen zij ± 60-maal per minuut de stigmata open- en dichtgaan, naar 't scheen synchroon met de pompbewegingen van het abdomen. Bij Locusta zagen zij (in den herfst) veel minder frequente bewegingen van een thoracaal stigma (twee per minuut).

NEWPORT („On the respiration of Insects". Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1836, pag. 550) heeft bij een pop van Sphinx ligustri bij 60° F. ongeveer 3-maal per minuut regelmatige „contracties" van de stigmata waargenomen. Hij vermeldt ook, dat een gezonde pop terstond zijn stigmata sluit, wanneer men de omgeving van het stigma prikkelt. — In zijn verhandeling over Pteronarcys regalis (Transactions of the Linnean Society, Vol. 20, 1851, pag. 435, en Pl. 21, fig. 6, 7, 8) geeft NEWPORT 3 afbeeldingen van het prothoracale stigma van dit dier, in open en in gedeeltelijk gesloten toestand. NEWPORT heeft de verschillende openingswijdten van dit stigma evenwel niet bij het levende dier waargenomen.

DUVERNOY en LEREBOUILLET (Annales des sciences naturelles, II, Tome 15, 1841, pag. 233) vermelden omtrent de corpora alba der Isopoden (Crustacea), dat de opening van het corpus album (de „boutonnière") telkens open- en dichtgaat. — Ik vermeld volledigheidshalve even deze opgave, ofschoon zij geen betrekking heeft op Tracheaten in den eigenlijken zin.

BLANCHARD („L'organisation du Règne animal", Paris 1851—1859, Livraison 16, „Arachnides", pag. 74) zegt, dat bij Scorpioniden de tracheelongstigmata open- en dichtgaan („les stigmates se ferment et s'ouvrent plus ou moins ; ces mouvements sont exécutés par des muscles que nous avons décrits"). Het blijkt niet zeer duidelijk, of BLANCHARD dit werkelijk *waargenomen* heeft, of alleen maar afgeleid uit het verloop der door hem beschreven spieren.

BERGMANN—LEUCKART („Anatomisch-Physiologische Übersicht des Thierreiches", Stuttgart 1852) vermelden op pag. 251, dat de Arachniden hun stigmalippen dichter bij elkaar kunnen brengen.

PLATEAU (Archives de Biologie, Tome VII, 1887, pag. 339) zegt, contra BLANCHARD, dat bij Scorpioniden geen open- en dichtgaan der tracheelongstigmata kan worden waargenomen. Ook bij de Arachniden Epeira en Meta heeft PLATEAU geen bewegingen der tracheelongstigmalippen kunnen waarnemen (l. c. pag. 343). — Wij komen hierop terug op pag. 46, 47 en 106.

RATHKE („Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Athmungsprozess der Insekten". Schriften der Königl. Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg, Band I, 1860, pag. 120), heeft stigmabewegingen waargenomen bij enkele Orthoptera.

De stigmata boven 't middelste paar pooten van Acridium stridulum, gaan telkens even open, wanneer het abdomen contraheert, dus bij elke exspiratie. Hetzelfde vermeldt hij van de stigmata boven het derde paar pooten van Gryllus verrucivorus (l. c. pag. 121).

H. LANDOIS en THELEN (Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Band 17, 1867, pag. 212) vermelden, dat het sluitapparaat bij de stigmata van de Orthoptera volkomen vergroeid is met de stigmaranden. Op pag. 211 wordt hetzelfde gezegd van de stigmata van Panorpa communis. De sluitapparaten der Lepidoptera liggen altijd dicht achter 't stigma (pag. 203). — Bij Geotrupes vernalis ziet men het sluitapparaat zoo maar door de doorzichtige huid heen (pag. 198).

Ook KRANCHER (Zeitschr. f. wiss. Zool., Band 35, 1881, pag. 548) zegt, dat bij de Orthoptera de sluitapparaten meestal vergroeid zijn met het stigma zelf, dus vlak bij het buitenoppervlak van het dier liggen. Ook bij Forficula en bij de Libelluliden is dit het geval (pag. 549). Van KRANCHER is ook de indeeling in stigmata met en zonder lippen (overgenomen door BABÁK, in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 364). — Op pag. 516 behandelt KRANCHER nog de zonderling gebouwde stigmata van de larve van Sirex gigas: het stigma is hier n.l. bedekt door twee kleppen, die volgens KRANCHER te zamen het sluitapparaat voorstellen. — Waarnemingen omtrent de bewegingen van deze sluitapparaten en stigmakleppen heeft KRANCHER, naar het schijnt, niet verricht.

Ook uit het volgende staaltje kan nog eens blijken, met hoe groote voorzichtigheid de uitlatingen van sommige auteurs omtrent het

voorkomen van stigmabewegingen moeten worden aanvaard: op pag. 508 zegt KRANCHER n.l., sprekend over het onderzoek van L. LANDOIS over het sluitapparaat van de Pediculinen: „Bei nachlassender Muskelkontraktion *sah er* den Apparat durch die Elasticität der Chitintheile sich von selbst wieder öffnen". — Wanneer wij nu de publicatie van LANDOIS zelf nazoeken (Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Band 15, 1865, pag. 499), dan blijkt duidelijk, dat LANDOIS dit volstrekt niet zelf *gezien* heeft, maar dat hij zich alleen de zaak zoo *voorstelt* op grond van den anatomischen bouw van het sluitapparaat. Op pag. 499 zegt LANDOIS n.l.: „Lässt die Kontraction des Muskels nach, so eröffnet sich das Lumen der Tracheen wiederum durch die Elasticität seiner Wandung". Van waarneming van het levende dier is hier volstrekt geen sprake, het gaat alleen over de beschrijving van een dood praeparaat.

GRABER („Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren", Wien 1875) (geciteerd volgens SCHWABE, Zoologica, Heft 50, 1906, pag. 32) heeft bewegingen waargenomen van de thoracale en ook van de abdominale stigmata van bepaalde Orthopteren (vermoedelijk Mecosthetus grossus).

WITLACZIL (Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Band 42, 1885, pag. 588) beschrijft de sluitapparaten bij Psylla buxi en Psylla Foersteri. De inspiratie heeft volgens WITLACZIL plaats bij bijna gesloten stigmata, de exspiratie bij open stigmata. Ook hier krijgt men zeer sterk den indruk, dat WITLACZIL dit volstrekt niet bij het levende dier heeft waargenomen.

DUBOIS („Les Elatérides lumineux". Bulletin de la Société Zoölogique, Jaargang XI, 1886, pag. 245) zegt, dat de stigmata op den prothorax van Pyrophorus noctilucus gemiddeld 5 à 6 keer per minuut openen daarna weer dichtgaan. (Op pag. 243 vermeldt DUBOIS, dat ook de ademhalingsbewegingen ± elke 10 seconden plaats vinden).

MIALL en DENNY („The Cockroach", London 1886, pag. 154) geven in fig. 87, *C* en *D*, afbeeldingen van het voorste abdominale stigma van Periplaneta, in open en gesloten toestand. Deze teekeningen moeten, daar zij het stigma voorstellen van den *binnenkant* bezien, niet naar het levende dier, maar naar praeparaten gemaakt zijn.

Schwabe („Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren". Zoologica, Heft 50, 1906) beschrijft op pag. 32 zijn waarnemingen van de stigmabewegingen van Mecosthetus grossus onder de binoculaire loupe. Deze bewegingen zijn volgens Schwabe zeer gemakkelijk te zien, zelfs bij eenige stigmata tegelijk. Soms voeren het thoracale stigma boven het tweede pootenpaar en de twee voorste abdominale stigmata van het eerste en tweede abdominale segment alle drie synchroon rhythmische bewegingen uit, soms ook zijn een of twee of alle drie deze stigmata „in rust", terwijl de pompbewegingen van het abdomen gewoon doorgaan. Ook kan het voorkomen, dat de pompbewegingen van het abdomen ophouden, terwijl de genoemde stigmata „vlijtig" doorgaan met zich te openen en weer te sluiten. — Altijd zijn de stigmata korten tijd open en lang (soms zeer lang) gesloten. „Ich folgere aus diesen Beobachtungen, dasz die Tiere im Stande sind, jedes Stigma unabhängig von den Athmungsbewegungen nach Bedarf willkürlich zu öffnen oder zu schliessen". — Bij de abdominale stigmata liggen de bewegelijke lippen iets dieper dan bij de thoracale stigmata. Men ziet de onderlip „als een weversspoel" heen en weer gaan.

Alt (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 99, 1912, pag. 425) zegt, dat de twee kleppen bij de laatste abdominale stigmata van Dytiscuslarven niet voorzien zijn van spieren, maar passief bewogen worden door het bewegen der styli: in den ruststand, dus bij recht achteruit gestoken styli, zijn deze kleppen gesloten, wanneer het dier evenwel naar de oppervlakte van het water komt om zijn tracheelucht te ververschen, en daarbij de styli op zij buigt, tot zij loodrecht op de lengteas van het lichaam staan, dan worden daardoor de stigmakleppen geopend. Alt kon n.l., door zelf deze styli rechthoekig op zij te buigen, het opengaan der kleppen veroorzaken. — Onder de kleppen („äuszerer Verschlusz" genoemd) ligt nog een gewoon sluitapparaat; tusschen de kleppen en het sluitapparaat ligt de „Stigmengrube" of „chambre de sûreté". Over de beteekenis van deze *dubbele* sluiting laat Alt zich niet verder uit (pag. 429).

Willem („Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées". Archives Néerlandaises de Physiologie de l'homme et des animaux, Tome I, 2-ième livraison, pag. 250—252,

1917) zegt het volgende omtrent de tracheelongstigmabewegingen van Pholcus: „On constate tout d'abord, contrairement à ce que disent les observateurs des Aranéides, que, chez les exemplaires maintenus sous le microscope, *le spiraculum* (= stigma) *s'observe fort rarement béant*, et encore ne le reste-t-il qu'un instant; la face postérieure de l'orifice se gonfle en forme de bourrelet arrondi, qui vient s'appliquer étroitement sur le biseau du bord intérieur. Après quelque temps, cependant, un affaissement du bourrelet se produit à la partie supérieure, qui dégage l'angle dorsal du spiraculum et rétablit une communication restreinte du vestibule avec l'extérieur; mais cette partie affaissée du bourrelet présente une sorte de tremblement continuel, et l'orifice se reclôt à la moindre excitation de l'animal". Op fig. 14 beeldt Willem een gedeeltelijk geopend tracheelongstigma van Pholcus af.

Von Buddenbrock en von Rohr („Die Atmung von Dixippus morosus". Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Band XX, 1922, pag. 151) hebben gezien, dat de stigmalippen van Dixippus steeds geringe trillingen vertoonen, waarvan de beteekenis niet duidelijk is. De thoracale stigmata gaan tijdens elke exspiratiebeweging even open, en bij 't begin van de inspiratiebeweging weer dicht. De abdominale stigmata daarentegen vertoonen geen duidelijk rhythme, synchroon met de ademhalingsbewegingen. — Zij vermelden verder, dat mechanische prikkeling van de huid in de buurt van een stigma het sluiten van dat stigma ten gevolge heeft. — De voorstelling, die von Buddenbrock en von Rohr zich maken omtrent de beteekenis van deze stigmabewegingen, wordt nader besproken op pag. 52.

Simon Weiss („Die Lunge und die Atmung der Spinnen". Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere, Band 39, 1923, pag. 536 en 537) heeft bewegingen van de tracheelongstigmata waargenomen bij Epeira diadematа en Tegenaria domestica. De dieren werden met behulp van plasticine op een blokje hout bevestigd, met den rugkant naar beneden. Wanneer de dieren gesparteld hadden, dan zag Weiss daarna „an den Stigmenöffnungen stets einige Schliesz- und Oeffnungsbewegungen. Die untere Lippe (bedoeld is: de *distale* lip) näherte sich der oberen (n.l. de proximale lip) und zog sich wieder zurück. Viel häufiger beobachtete ich das Vor-

und Zurückfluten eines im auffallenden Lichte hellschimmernden Lamellenhäutchens, das mit Sicherheit als die hintere Wand des Lungensackes angesprochen werden konnte. Die gleiche Erscheinung findet sich auch bei den Scorpioniden. J. MÜLLER (MECKEL's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1828, pag. 42) beschreibt bei diesen Tieren die Vorstülpung der Haut der Lunge (von dem Rande des Stigmas entspringend) über die Oeffnung, so dasz diese durch ein Häutchen geschlossen erscheint [1]). Bei wiederholten Untersuchungen war längere Zeit keine Bewegung des Lamellenhäutchens zu erkennen. Wenn man aber die Tiere durch Berührung mit dem Finger oder durch Annäherung eines mit Aether getränkten Wattepfropfens belästigte, so machten sie sehr heftige Bewegungen mit dem Abdomen, worauf auch dieses Häutchen in lebhafte Aktion trat. *Nach Aufhören der Bewegungen blieb das Häutchen vorgestülpt* und wurde erst nach der Befreiung des Tieres wieder ganz zurückgezogen. Bei einer anderen Beobachtung an Epeira zeigte sich am rechten Stigma unter der hinteren Lippe eine eigenartige Bewegung. Ein Gebilde, ähnlich einer Zunge, glitt unter dem hinteren Stigmenrand gegen die caudale Wand des Lungensackes vor und wieder zurück. Die Bewegungen wurden 5 Minuten lang beobachtet, dann waren sie wieder verschwunden ; durchschnittlich zählte ich 30 in der Minute. Die Ursache dieser Bewegung konnte vielleicht das Herz [2]) sein, dessen Bewegungen sich durch die Pulsation auf die hintere Wand des Lungensackes übertrugen. Da diese Bewegung jedoch nur an einem Stigma zu sehen war, wurde diese Annahme hinfällig. Wie sich bei der Präparation der Spinnenlunge herausstellte, handelte es sich hier um einen Muskel, der unmittelbar unter der hinteren Stigmenlippe parallel zur Stigmenöffnung verläuft. Während der Beobachtung war das Stigma mit dem Häutchen verschlossen. Das Tier war bereits über eine Stunde gefesselt und mochte infolge dieser unangenehmen Lage starke Atemnot bekommen haben".

Het is mij niet duidelijk, waarom WEISS uit het *gesloten*-zijn van het stigma afleidt, dat het dier vermoedelijk „Atemnot" gekregen heeft. Immers, uit zijn eigen waarnemingen is gebleken, dat het stigma na spartelen juist *wijd open*gaat. Men zie hieromtrent verder pag. 106 en 109 van dit proefschrift.

---

[1]) Een duidelijke afbeelding is te vinden in Meckels Archiv, Band 3, 1828, Tabula II, fig. 13.

[2]) Men vergelijke WILLEM, pag. 23 van dit proefschrift !

MILTON O. LEE publiceert in „The American Journal of Physiology", Vol. LXVIII, 1924, pag. 135, een voorloopige mededeeling van zijn waarnemingen van „nine common species of grasshoppers" en van „cockroaches". „Direct observation showed that the valves of the first four pairs of spiracles open during inspiration and close during expiration, while the reverse is true of the valves of the six posterior pairs". LEE leidt hieruit af, dat de inspiratie plaats heeft door de 4 voorste paren stigmata en de exspiratie door de 6 achterste paren, en wel voornamelijk door het allerlaatste (tiende) paar. „In quiet respiration practically all the expired gas passes out bij the tenth spiracles". Welke gronden LEE hiervoor heeft, wordt niet nader aangeduid. Uit het volgende (pag. 70) zal blijken, dat mijn waarnemingen bij Periplaneta americana met deze waarnemingen van LEE in het geheel niet overeenstemmen. Men zie verder pag. 51—53.

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij zeggen, dat stigmabewegingen zijn waargenomen bij allerlei Tracheaten, behoorende tot zeer verschillende Orden. Het meest evenwel zijn deze bewegingen waargenomen bij Orthoptera (KIRBY en SPENCE, RATHKE, GRABER, SCHWABE, VON BUDDENBROCK en VON ROHR, LEE), hetgeen goed in overeenstemming is met de hiervoor (pag. 43) vermelde opgaven van LANDOIS en KRANCHER, dat n.l. de sluitapparaten vooral bij de Orthoptera zeer dicht bij het buitenoppervlak van het dier liggen. Om deze redenen ben ik dan ook de studie der stigmabewegingen begonnen bij een diersoort, behoorende tot deze orde, n.l. bij Periplaneta americana, waar inderdaad de stigmabewegingen, vooral die van het flink groote voorste paar thoracale stigmata, zeer goed waarneembaar bleken te zijn.

B. *Literatuur omtrent de beteekenis der stigmabewegingen.*

Wat de *functie* der sluitapparaten aangaat, hieromtrent zijn in den loop der tijden een aantal zeer uiteenloopende meeningen verkondigd, die wij kunnen rangschikken tot vier groepen:

1°. De sluitapparaten zouden dienen om het binnendringen van vreemde lichamen (stofdeeltjes, eventueel parasieten) te verhinderen.

2°. De sluitapparaten zouden dienst doen om het binnendringen van schadelijke gassen in de tracheeën te verhinderen.

3°. De sluitapparaten zouden werken als een soort kleppen, ten einde aan de door de ademhalingsbewegingen opgewekte luchtstroomingen een bepaalde *richting* te geven.

4°. De sluitapparaten zouden het insect in staat stellen, de ademhalingslucht met kracht tot in de fijnste uiteinden van het tracheeënstelsel te persen (door het uitvoeren van een exspiratiebeweging met gesloten stigmata : zie boven pag. 16 en 17).

De eerste opvatting vindt een zekeren steun in een reeds door NEWPORT (zie boven pag. 42) en door VON BUDDENBROCK en VON ROHR (pag. 46) waargenomen verschijnsel, dat n.l. een insect het stigma sluit, wanneer de omgeving van het stigma geprikkeld wordt. Ook ik heb hetzelfde waargenomen bij de thoracale stigmata van Periplaneta americana en van Gryllus domestica [1]). Het binnendringen van vreemde lichaampjes, b.v. parasieten (vgl. boven pag. 28) kan natuurlijk door deze reactie van het dier op mechanische prikkeling weleens belemmerd worden ; deze meening is o. a. uitgesproken door KIRBY en SPENCE (l. c. pag. 49) met betrekking tot de larve van Oestrus ovis, en door VON BUDDENBROCK en VON ROHR (l. c. pag. 153) met betrekking tot Dixippus. — Eigenaardig is het niettemin, dat volgens KRANCHER (l. c. 1881, pag. 557) ook een sluitapparaat voorkomt achter de (van zeer nauwe openingen voorziene) zeefplaat over het stigma der Lamellicornialarven. Wij kunnen dus van deze — voor nader onderzoek nauwelijks vatbare — opvatting omtrent de functie der sluitapparaten misschien wel dit zeggen, dat het tegenhouden van vreemde voorwerpen vermoedelijk niet hun *eenige* functie is.

De tweede opvatting, n.l. dat de sluitapparaten dienst zouden doen om het binnendringen van schadelijke gassen te verhinderen, is o. a. verkondigd door TREVIRANUS („Biologie", Band IV, 1814, pag. 162) : „Doch wird man (den Insekten) das Vermögen nicht absprechen können, den Eintritt schädlicher Luftgattungen in die Tracheen zu verhindern, indem hierzu die Schlieszmuskeln, womit die Luftröhren an

[1]) Wanneer men deze stigmata door 10 of meer % CO_2 tot wijd openstaan dwingt, heeft mechanische prikkeling evenwel geen effect meer: de stigmata blijven dan open.

mehreren Stellen versehen sind, und welche von den Insekten willkürlich geöffnet und verschlossen werden können, zu dienen scheinen". — Dezelfde opvatting vinden wij ook bij MILNE EDWARDS („Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée, Tome II, 1853, pag. 193). Deze auteur heeft n.l. waargenomen, dat verschillende insecten in *weinig* geconcentreerde vergiftige dampen (b.v. H_2S) dikwijls spoedig te gronde gaan, terwijl zij in dezelfde dampen, maar dan in geconcentreerden vorm, dikwijls uren of dagen lang kunnen leven. In 't laatste geval moet volgens MILNE EDWARDS het binnentreden der vergiftige dampen verhinderd zijn door 't sluiten van de stigmata. Dat de dieren ook in geconcentreerde dampen *ten slotte* toch sterven, is volgens MILNE EDWARDS het gevolg van zuurstofgebrek. — Wanneer het waar is, dat insecten in weinig geconcentreerde vergiftige dampen eerder sterven dan in geconcentreerde, dan is dit zeer zeker een eigenaardig verschijnsel; evenwel moet het gezegd worden, dat de „verklaring", die MILNE EDWARDS van dit verschijnsel geeft, niet op feiten, doch alleen op veronderstellingen steunt; immers, het openblijven der stigmata in weinig geconcentreerde en het dichtgaan in geconcentreerde dampen is volstrekt niet werkelijk *waargenomen*, maar alleen *verondersteld*.

BLANCHARD (L'organisation du règne animal, Paris, 1851—1859, 16e livraison, Arachnides) sluit zich geheel bij de opvatting van MILNE EDWARDS aan. Hij zegt (pag. 74) soortgelijke ervaringen te hebben opgedaan bij Scorpioniden in H_2S, CO_2 en aether.

Verdere literatuur omtrent dit onderwerp is te vinden bij BABÁK (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 366, 400 en 401). Van al de daar genoemde auteurs schijnt niemand moeite te hebben gedaan, het openblijven resp. dichtgaan der stigmata waar te nemen, zoodat het blijft bij bloote veronderstellingen. Ik verwijs verder naar pag. 99 van dit proefschrift, waar dit onderwerp nog eens ter sprake komt (invloed van aether en chloroform).

De derde op pag. 49 genoemde opvatting, dat n.l. de stigmata zouden werken als kleppen om de door de ademhalingsbewegingen opgewekte luchtstroomingen in een bepaalde richting te leiden, komt in twee verschillende vormen voor:

a. de stigmata dienen alleen voor inspiratie, de exspiratie gaat langs poriën in de huid (RÉAUMUR);

b. bepaalde stigmata dienen voor inspiratie, andere voor exspiratie; er gaat dus een luchtstroom in bepaalde richting door de overlangsche tracheestammen van het dier (KIRBY en SPENCE; PAGENSTECHER; VON BUDDENBROCK en VON ROHR; LEE; WREDE).

a. RÉAUMUR („Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes", Tome I, 1734, pag. 135—141) heeft gezien, dat op het lichaam van onder water gedompelde rupsen na eenigen tijd talrijke luchtbellen ontstaan, evenwel meestal *niet* bij de stigmata, maar juist op allerlei andere plaatsen van de huid. Verder constateerde hij, dat men bij de stigmata van een bij de verpopping afgeworpen rupsenhuidskelet kleppen ziet, die volgens RÉAUMUR zoo gebouwd zijn, dat zij de lucht wèl naar binnen doorlaten, maar niet naar buiten. Op grond van deze en van nog enkele andere gegevens komt RÉAUMUR nu tot de eigenaardige opvatting, dat bij de insecten de inspiratie plaats heeft door de stigmata en de exspiratie door zeer fijne poriën van de huid; er zou dus volgens hem voortdurend een luchtstroom in bepaalde richting door het dier trekken, n.l. van de stigmata eerst langs de grootere en vervolgens langs de fijnere tracheevertakkingen, en ten slotte door de poriën van de huid weer naar buiten. — Wij hoeven deze totaal verouderde opvatting, die reeds lang volmaakt onjuist is gebleken [1]) en die alleen nog maar historische beteekenis heeft, hier niet verder te bespreken; alleen wil ik nog even terugkomen op het eigenaardige feit, dat de luchtbellen over de heele huid van het ondergedompelde proefdier ontstonden. RÉAUMUR leidde hieruit af, dat de exspiratie plaats zou vinden door poriën in de huid; een eenvoudige en meer bevredigende verklaring van dit verschijnsel lijkt mij, dat de luchtbellen in 't geheel niet afkomstig waren uit het dier zelf, maar uit het omgevende water, dat b.v. door langzame temperatuursverhooging oververzadigd kan zijn geworden.

b. Een geheel andere voorstelling omtrent de klepwerking der stigmata hebben KIRBY en SPENCE (An introduction to Entomology, Vol. 4, London 1828, pag. 46 en 72). Zij nemen aan, dat de abdominale stigmata dienen voor inspiratie en de thoracale voor exspiratie. Op pag. 72 blijkt, dat zij deze voorstelling hebben overgenomen van

[1]) Men zie b.v. BONNET, „Oeuvres", Tome III, pag. 39, 43, 50, en KIRBY en SPENCE, l. c. Vol. 4, 1828, pag. 70, 71.

CHABRIER („Sur le vol des insectes", pag. 423). Het schijnt, dat deze voorstelling alleen berust op bepaalde structuurverschillen tusschen abdominale en thoracale stigmata, „the latter having a convex and the former a concave mouth or bed" (KIRBY en SPENCE, l. c. pag. 72). Het schijnt dus, dat zij verondersteld hebben, dat de thoracale stigmata tijdens de inspiratie en de abdominale tijdens de exspiratie gesloten worden, passief, tengevolge van hun klepconstructie.

Een soortgelijke opvatting, waarbij de auteur evenwel aan een actieve medewerking der sluitapparaten heeft gedacht, vinden wij bij PAGENSTECHER („Allgemeine Zoologie, Band III, 1878, pag. 131 en 132). „So ist es durchaus nicht mehr Gesetz, dass das einzelne Stigma so viel Luft aus- als eintreten lasse. ..... Es kann ..... eine Region des Körpers für Einathmung, eine andere fur Ausathmung dienen, so dass ein erfrischender Luftstrom den Körper beständig in derselben Richtung durchzieht. ..... Bei solchen Modifikationen der Athmung wirken mit die Einrichtungen des Tracheenverschlusses." — Een nadere toelichting geeft PAGENSTECHER niet ; ook bepaalde voorbeelden worden niet genoemd, zoodat deze uitlatingen vermoedelijk alleen op hypothesen berusten. Ook omtrent de *richting* van de veronderstelde luchtstroomingen zegt PAGENSTECHER verder niets.

Bij VON BUDDENBROCK en VON ROHR (Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Band XX, 1922, pag. 153—157) vindt men een soortgelijke voorstelling als bij PAGENSTECHER. In zijn „Grundrisz der vergleichenden Physiologie", Band II, Atmung, pag. 315, zet VON BUDDENBROCK nog eens dezen gedachtengang uiteen. Uit de stigmawaarnemingen van VON BUDDENBROCK en VON ROHR bij Dixippus (zie boven pag. 46) bleek, dat de thoracale stigmata alleen tijdens de exspiratiebewegingen even opengaan, terwijl de abdominale stigmata geen regelmatig rhythmische bewegingen vertoonen ; VON BUDDENBROCK en VON ROHR leiden hieruit af (l. c. pag. 156), dat de exspiratie hoofdzakelijk plaats vindt door de thoracale stigmata, en de inspiratie door alle stigmata (m. i. ligt het meer voor de hand, uit deze gegevens af te leiden, dat de exspiratie hoofdzakelijk plaats vindt door de thoracale, de inspiratie alleen door de abdominale stigmata). Evenals KIRBY en SPENCE komen VON BUDDENBROCK en VON ROHR dus tot de conclusie, dat er een *proximaalwaarts* gerichte luchtstroom door de overlangsche tracheestammen van het dier gaat. Zij nemen daarbij, evenals PAGENSTECHER, een actieve werkzaamheid van de stigmakleppen aan.

— Het bestaan van een proximaalwaarts gerichten luchtstroom wordt volgens VON BUDDENBROCK en VON ROHR waarschijnlijk gemaakt door de volgende proef: zij dompelen een flink, groot exemplaar van Dixippus met den *thorax onder water*, waarbij dus het abdomen boven water blijft; uit de thoracale stigmata ontsnappen nu soms kleine luchtbelletjes, een aantal na elkaar (in andere gevallen werden de luchtbelletjes, die bij de exspiratiebeweging uit de thoracale stigmata te voorschijn kwamen, bij de daaropvolgende inspiratie ook weer opgezogen). — Dompelt men evenwel alleen het *abdomen onder water*, dan ziet men meestal in 't geheel geen luchtbelletjes bij de abdominale stigmata verschijnen (in andere gevallen verschijnen er wèl luchtbelletjes bij elke exspiratiebeweging, welke luchtbelletjes dan evenwel ook telkens weer worden opgezogen bij de inspiratie). — Bij Dixippus schijnt dus onder deze proefomstandigheden werkelijk zoo'n proximaalwaarts gerichte luchtstroom voor te komen, althans in sommige gevallen. Het is niet zeer duidelijk, of dit verschijnsel ook in gewone omstandigheden voorkomt, en zoo ja, wat de beteekenis van dit verschijnsel voor het dier is.

Uit een zeer korte, voorloopige mededeeling van LEE („The American Journal of Physiology", Vol. LXVIII, 1924, pag. 135) blijkt, dat ook deze auteur van meening is, dat de stigmakleppen dienst doen om de door de ademhalingsbewegingen opgewekte luchtstroomingen in een bepaalde *richting* te leiden. LEE komt evenwel op grond van stigmawaarnemingen (zie boven pag. 48) tot de conclusie, dat deze luchtstrooming bij zijn proefdieren („grasshoppers" en „cockroaches") juist *distaalwaarts* gericht is. Uit mijn waarnemingen bij Periplaneta americana (pag. 70 van dit proefschrift) is gebleken, dat de meening van LEE voor deze diersoort in ieder geval onjuist is.

Ten slotte is ook WREDE („Beiträge zur Atmung der Insekten, I, Ueber die Tracheenatmung bei Raupen", PFLÜGER's Archiv, Band 211, 1926, pag. 228) de opvatting toegedaan, dat de sluitapparaten dienen om een distaalwaarts gerichte luchtstrooming in de overlangsche tracheestammen tot stand te helpen brengen. WREDE is van meening, dat het niet zeer goed denkbaar is, dat een insect zonder een dergelijke luchtstrooming zou kunnen ademen. Op pag. 235 citeert WREDE de volgende woorden van BABÁK, uit WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie (Band I, 2, pag. 382 en 383): „Das Eindringen von O_2 in die *feinsten* Tracheenendigungen in den Geweben geschieht

vielleicht eher durch Diffusion, als durch Massenbewegungen des Gasgehaltes der Luftröhrchen: der kontinuierliche Sauerstoffverbrauch in den Geweben bewirkt *ein stetes Nachrücken von neuen und neuen Sauerstoffmengen aus den nahen gröberen Tracheen*, deren Luftinhalt durch die Atembewegungen vermengt und teilweise erneuert wird". — WREDE laat hier terstond op volgen: „Zu dieser Formulierung ist übrigens wieder zu bemerken, dasz die Luft nicht aus Sauerstoff, sondern grösztenteils aus *Stickstoff* besteht, *der doch irgendwie entfernt werden müszte*". Het is mij niet duidelijk, hoe een dergelijke, totaal foutieve opvatting kan ontstaan, daar het toch bekend genoeg is, dat elk gas alléén volgens zijn eigen diffusieverval diffundeert, totaal onafhankelijk dus van andere gassen, waarmee het eerste gas eventueel gemengd is, of m. a. w. zonder daarbij die andere gassen mee te sleepen. WREDE is blijkbaar zeer ten onrechte van meening, dat het naar binnen diffundeeren van zuurstof tevens het naar binnen diffundeeren van stikstof met zich mee moet brengen! Het behoeft wel geen betoog, dat deze voorstelling ten eenenmale onjuist is. Dat WREDE werkelijk deze fout begaat, blijkt nog duidelijker uit de volgende pagina (pag. 236), waar hij uitrekent, dat een flinke rups van 5 gram gewicht per uur meer dan 1 c.M.^{3} zuurstof noodig heeft; volgens WREDE moet zoo'n rups per uur dus vermoedelijk wel 15 c.M.^{3} *lucht* „inspireeren". „Gerade in den capillaren Aufzweigungen (des Tracheensystems) wird der Sauerstoffverbrauch am lebhaftesten sein, und gerade hier wird es zu einer *Stagnation* und zu einer *Ansammlung von Stickstoff* und Kohlensäure kommen müssen. Es wird, falls man die alte Theorie, dasz jede Segmenttrachee nach Art der Säugetierlunge in- und exspiriere, als zu Recht bestehend annimmt, *die Frage nach der Entfernung* der Kohlensäure und namentlich der *des Stickstoffs* notwendig auftauchen müssen". — WREDE tracht nu deze vermeende, in werkelijkheid volstrekt niet bestaande moeilijkheid op te lossen, door met PAGENSTECHER aan te nemen, dat een luchtstroom *in bepaalde richting* door de overlangsche tracheestammen gaat. WREDE stelt zich dan blijkbaar voor, dat door een dergelijken luchtstroom veel beter kan worden gezorgd voor den afvoer van koolzuur en stikstof, dan door gewone ademhalingsbewegingen van elk segment op zichzelf. — Het bestaan van een dergelijken luchtstroom, en wel in distaalwaartsche richting, wordt volgens WREDE waarschijnlijk gemaakt door zijn proeven, waaruit n.l. gebleken is, dat de drie meest distale paren stigmata samen meer koolzuur uit-

ademen, dan de drie voorste paren samen (in een bepaalde proef b.v. $2\frac{1}{2}$ × zooveel [1])). In overeenstemming met LEE (wiens hierboven besproken voorloopige mededeeling van 1924 door W. niet geciteerd wordt) neemt WREDE nu aan, dat de voorste stigmata tijdens elke exspiratie en de achterste stigmata tijdens elke inspiratie telkens even gesloten zijn (l. c. pag. 239). Deze stigmabewegingen zijn evenwel niet waargenomen, zoodat de heele verklaring geheel hypothetisch blijft. Bovendien komt het mij voor, dat het verschijnsel, dat de 3 achterste paren stigmata meer koolzuur afgeven dan de 3 voorste, door zooveel andere, nog onbekende factoren kan zijn veroorzaakt, dat het niet geoorloofd is hieruit te concludeeren, dat er een distaalwaarts gerichte luchtstroom door het dier gaat. Evengoed zou men zich b.v. kunnen voorstellen, dat het achterste gedeelte van het proefdier werkelijk meer koolzuur *produceert* dan het voorste, of b.v. ook dat de *bloedsomloop* koolzuur in distaalwaartsche richting vervoert. Daar de bloedstroom in het *hart* bij rupsen proximaalwaarts gericht is, moet het bloed in de *weefsels* inderdaad hoofdzakelijk distaalwaarts stroomen! — Ook is het totaal onjuist, wat WREDE op pag. 232 en 239 zegt, n.l. dat het bloed door het ontbreken van respiratorische kleurstoffen, als haemoglobine en dergelijke, niet geschikt zou zijn om koolzuur in opgelosten of gebonden toestand te vervoeren. Op pag. 235 geeft WREDE trouwens zelf toe, dat insectenbloed misschien wèl koolzuur zou kunnen vervoeren!

Wij moeten dus tot de slotsom komen, dat ook uit WREDE's proeven allerminst geconcludeerd kan worden, dat de sluitapparaten werkelijk dienst doen om aan de door de pompbewegingen opgewekte luchtstroomingen een bepaalde richting te geven.

De vierde der op pag. 49 genoemde opvattingen komt o. a. voor bij LANDOIS, KRANCHER e. a., wat betreft de insecten, en bij SCHIMKEWITSCH, wat betreft de spinnen. Hiervoor (pag. 16 en 17) werd reeds uiteengezet, dat deze opvatting hierop neerkomt, dat door het uitvoeren van een exspiratiebeweging met gesloten stigmata de lucht met kracht tot in de fijnste tracheevertakkingen (resp. tot ver tusschen de tracheelongplaatjes) wordt geperst. Kenmerkend is b.v. de uitlating van LANDOIS: „Ohne Tracheenverschluszapparate ist es den

[1]) Meting van de koolzuurafgifte door weging na absorptie in buisjes met natronkalk.

luftathmenden Insekten unmöglich zu respirieren". BABÁK (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 383) merkt hierbij op, dat deze „ausschliessliche Formulierung" volkomen onhoudbaar is. Immers, bij verschillende lagere Tracheaten, b.v. bij Myriapoden, komen in 't geheel geen sluitapparaten en ook geen ademhalingsbewegingen voor. Bovendien heeft BABÁK (l. c. pag. 385) bij zijn registreerproeven nooit waargenomen, dat van een reeks exspiratiebewegingen sommige kleiner zijn dan andere, hetgeen toch het geval zou moeten zijn, wanneer soms de sluitapparaten bij een exspiratiebeweging werden gesloten en soms niet. Ook in de literatuur heeft BABÁK nooit dergelijke waarnemingen (kleine exspiratiebewegingen te midden van groote) vermeld gevonden. — Hiertegen kan worden opgemerkt, dat het volstrekt niet ondenkbaar is, dat de stigmata bij *elke* exspiratiebeweging *dezelfde* bewegingen zouden uitvoeren (dus b.v. sluiting van het stigma gedurende een bepaald gedeelte van *elke* exspiratiebeweging). Ik ben daarom van meening, dat deze tegenwerping van BABÁK in werkelijkheid geen tegenwerping is.

Een derde bezwaar van BABÁK (l. c. pag. 385) is, dat men bij onder water gedompelde insecten dikwijls bij elke ademhalingsbeweging de luchtbellen bij de stigmata grooter en kleiner ziet worden; immers daaruit blijkt, dat de stigmata dan niet gesloten zijn. — Ook dit bezwaar van BABÁK heeft m. i. niet veel te beteekenen, omdat het volstrekt niet ondenkbaar of onwaarschijnlijk is, dat de stigmata bij een onder water gedompeld insect andere verschijnselen vertoonen als bij hetzelfde insect in lucht.

Een ander bezwaar tegen de opvatting van LANDOIS en KRANCHER kwam bij mij op bij het lezen van KROGH's artikel „Ueber Gasdiffusion in den Tracheen" (PFLÜGERS Archiv. Band 179, 1920). Op pag. 108 zegt KROGH, sprekende over de larven van Aeschna (die gelijk bekend is een gesloten tracheeënsysteem met tracheekieuwen in het rectum bezitten), het volgende omtrent de ademhalingsbewegingen, die bij dit dier voorkomen ter verversching van het ademhalingswater in het rectum: „Jede Exspiration bedingt eine Volumenminderung des Tracheeninhalts um normal 0.1 cmm. in Tieren von 0.8 bis 1 g. Gewicht. Bei sehr starken Exspirationen beobachtet man Kompressionen bis 0.25 cmm. Die Exspirationen erfolgen durch Kompression des ganzen Hinterleibs und müssen eine gleichmässige Drucksteigerung im ganzen Körper bewirken. *Diese Drucksteigerung bewirkt eine geringfügige Kom-*

pression aller Tracheen und ist folglich für Gastransport innerhalb des Systems bedeutungslos". Wanneer men denzelfden gedachtengang toepast op een exspiratiebeweging van een gewoon landinsect met (tijdelijk) gesloten stigmata, dan is men geneigd te denken, dat ook hier dergelijke exspiratiebewegingen „für Gastransport innerhalb des Systems bedeutungslos" zijn. Toch is dit niet geheel juist, nòch voor de Aeschnalarven, nòch voor gewone landinsecten. De vraag, die hier allereerst beantwoord moet worden, is deze : welke tracheevertakkingen, de wijdere of de fijnere, bieden den grootsten weerstand tegen samendrukking van hun *wand*? Wanneer, zooals zeer waarschijnlijk het geval is, de grootere tracheevertakkingen en vooral de luchtzakken zich gemakkelijker laten platdrukken dan de nauwe tracheevertakkingen, dan moet een exspiratiebeweging met gesloten stigmata wel degelijk een (zij het ook geringe) gas*strooming* binnen in het tracheeënstelsel ten gevolge hebben, en wel van de wijde naar de nauwe vertakkingen, dus juist zooals Landois en Krancher willen. Dat dit zoo is, blijkt duidelijk uit de volgende vergelijking met de longen van den mensch : voeren wij met gesloten neus en mond een krachtige exspiratiebeweging uit, dan zal de drukstijging in den geheelen thorax ten gevolge hebben, dat de dunwandige longblaasjes wèl, maar de stevige luchtpijpvertakkingen niet noemenswaardig van volume verminderen. Hetzelfde zien wij dan ook gebeuren, wanneer wij deze proef uitvoeren met het bekende model der buikademhalingsbewegingen van Donders (een afbeelding van dit model komt b.v. voor in Bernstein, Lehrbuch der Physiologie, Stuttgart, 1900, fig. 38, pag. 107, en in Abderhalden's Physiologisches Praktikum, Berlin, 1919, fig. 174, pag. 228). Drukken wij n.l., na de „luchtpijp" aan den bovenkant te hebben afgesloten, het „middenrif" met kracht omhoog, dan worden wel de slapwandige „longen" kleiner, de door een glazen buisje voorgestelde „luchtpijp" daarentegen natuurlijk niet. Altijd worden de dunwandige gedeelten het meest samengedrukt, zoodat er een gasstrooming ontstaat van de dunwandige naar de stevigwandige gedeelten van het aan alzijdigen druk onderworpen, gesloten systeem.

Wij moeten dus concludeeren, dat de voorstelling van Landois en Krancher, uit een natuurkundig oogpunt bezien, niet ondenkbaar is. — Ondertusschen gaat het er niet om, of deze voorstelling al of niet *denkbaar* is, maar of zij al of niet *juist* is. Het komt mij voor, dat het voor de oplossing van dit vraagstuk in de allereerste plaats noodig is,

dat eens uitvoerig onderzocht wordt, hoe de sluitapparaten zich in werkelijkheid gedragen. De hierboven (pag. 43—48) besproken waarnemingen van RATHKE, SCHWABE, VON BUDDENBROCK en VON ROHR, LEE en anderen zijn voor de opvatting van LANDOIS en KRANCHER niet gunstig; uit het vervolg (pag. 71) zal blijken, dat ook mijn waarnemingen sterk tegen deze voorstelling spreken.

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij zeggen, dat omtrent de functie der sluitapparaten en stigmakleppen een aantal sterk uiteenloopende opvattingen voorkomen, die in 't algemeen op niet zeer stevigen experimenteelen grondslag steunen, en die bovendien elkaar ten deele zelfs uitsluiten (b.v. de opvatting van KIRBY en SPENCE, PAGENSTECHER, VON BUDDENBROCK en VON ROHR, LEE en WREDE, en de opvatting van LANDOIS en KRANCHER). De stand van dit heele vraagstuk is zeer onbevredigend; vóór alles is het noodig, dat eens onderzocht wordt, welke bewegingen de sluitapparaten en stigmakleppen nu eigenlijk in werkelijkheid uitvoeren bij het levende dier. Ik kan mij in dit opzicht volkomen vereenigen met de woorden van BABÁK (WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 365): „(Ueber die Tätigkeit und vielfach auch Bedeutung der Verschluszmechanismen herrschen) unklare und widersprechende Ansichten, die selbst durch die Nachforschungen der neueren Zeit bei weitem nicht geklärt und gesichtet sind. Dies läszt sich allerdings durch die Schwierigkeit der unmittelbaren und besonders experimentellen Untersuchung dieser oft winzigen Gebilde begreifen; die überwiegende Mehrzahl der morphologischen Arbeiten über dieselben ist auszerdem am toten und sogar weitgehend veränderten Material durchgeführt worden, so dasz z. B. die Schlüsse über die Tätigkeit der muskulösen Teile dieser Apparate grösztenteils hypothetisch sind, da die direkte Verfolgung des Schlieszungs- und Oeffnungsmechanismus auf grosze Hindernisse zu stoszen pflegt". — Toch is het bij bepaalde, geschikte objecten (o. a. bij vele Orthoptera) heel goed mogelijk, het open- en dichtgaan der stigmata waar te nemen. In de volgende hoofdstukken worden mijn waarnemingen bij Periplaneta americana en bij nog enkele andere Insecten en ook bij Spinnen beschreven en aan een nadere discussie onderworpen.

HOOFDSTUK III.

Waarneming der stigmabewegingen van Periplaneta americana.

A. *Methodiek.*

Om de stigmabewegingen van Periplaneta americana te kunnen waarnemen, moeten wij het dier op een of andere wijze vastleggen. Weliswaar zijn de bewegingen der flink groote, voorste thoracale stigmata ook bij vrij rondloopende dieren wel gedurende korten tijd achtereen te zien, maar de bewegelijkheid der proefdieren is vooral bij hoogere temperaturen zóó groot en zóó storend, dat men, om langen tijd achterelkaar rustig te kunnen waarnemen, de dieren moet binden. De weinige waarnemingen, die ik bij losloopende dieren verricht heb, stemden geheel overeen met wat ik bij gebonden dieren heb waargenomen, zoodat ik contra WEISS (Zoologische Jahrbücher, Abt. für allgem. Zoologie und Physiologie, Band 39, 1923, pag. 537) van meening ben, dat het binden der dieren geen enkel bezwaar oplevert. Na eenig probeeren bleek de volgende methode, om de proefdieren vast te leggen, het eenvoudigst en het doelmatigst: men neemt een kurkplaatje van b.v. 3 bij 5 bij $1\frac{1}{2}$ c.M., legt het dier daarop met den rugkant naar beneden en steekt nu een aantal gewone spelden kruiselings (twee aan twee) over het dier in de kurkplaat vast, natuurlijk zonder het dier te verwonden. Met 6 of 8 spelden is het dier stevig bevestigd, de pooten zijn onbewegelijk, en het dier staakt vrij gauw zijn pogingen om los te komen. Daar uit den aard der zaak de meeste spelden bij den thorax zijn vastgestoken in de kurkplaat, zijn eventueele ademhalingsbewegingen van het abdomen volstrekt niet belemmerd.

Wil men de bewegingen der voorste thoracale stigmata waarnemen, dan wordt bij het opspelden het voorste pootenpaar ver naar voren

en het tweede en derde pootenpaar naar achteren gestrekt en in die houding bevestigd. De ventrale en laterale thoraxwand tusschen het eerste en tweede pootenpaar is dan vrij sterk gestrekt, en de flink groote, voorste thoracale stigmata zijn dan met een gewone loupe zeer duidelijk waarneembaar. Na eenige oefening kan men zelfs met het bloote oog waarnemen, of deze stigmata open of gesloten zijn. Voor het bestudeeren der fijnere stigmabewegingen evenwel is het gebruik van een flinke loupe noodzakelijk ; gebruikt werd een Zeiss' binoculaire loupe met een vergrooting van 10, 20 of 30 malen.

Bij een aldus opgespeld dier kan men van ter zijde de bewegingen van twee thoracale stigmata waarnemen, n.l. één stigma van het voorste en één stigma van het tweede paar. Om de abdominale stigmata waar te nemen, moet men het dier niet van ter zijde, maar van den distalen kant bezien ; wil men speciaal het voorste paar abdominale stigmata bestudeeren, dan moet het dier in een geheel andere houding, n.l. op den zijkant of op den buikkant liggend, worden bevestigd, daar het voorste paar abdominale stigmata zich aan den *rugkant* van het voorste abdomensegment bevindt. Bovendien moeten dan de vleugels van het proefdier eenigszins dorsaalwaarts en lateraalwaarts op zij worden gebogen en in die houding bevestigd ; de voorste abdominale stigmata zijn dan van den dorsalen kant te zien.

Om den invloed van verschillende gassen of gasmengsels op de stigmabewegingen te kunnen onderzoeken, bracht ik de aldus op hun kurkplaat bevestigde dieren in een bakje, dat aan de volgende eischen moest voldoen :

1°. het bakje moest voorzien zijn van minstens één wand van zuiver planparallel spiegelglas, daar anders de waarnemingen niet zouden kunnen worden uitgevoerd met een flink vergrootende loupe ;
2°. het bakje moest voorzien zijn van een aanvoer- en afvoerbuis voor het doorvoeren van lucht of andere gasmengsels ;
3°. het moest gemakkelijk en snel geopend en weer volkomen luchtdicht afgesloten kunnen worden.

Een waarnemingsbakje, dat aan deze eischen voldoet, is afgebeeld in fig. 1 L ; het bakje bestaat grootendeels uit eboniet, n.l. uit een groote ebonietplaat als bodem, met loodrecht daarop vier kleinere, opstaande ebonietplaten als zijwanden. De aanvoer- en afvoerbuis voor gassen bestaan uit koper en zijn stevigheidshalve bevestigd aan de bodemplaat

(dit is op fig. 1 niet aangegeven). In een der korte zijwanden is een thermometer (*Z*) bevestigd, voor het aflezen van de luchttemperatuur in het bakje. De binnenafmetingen van het bakje zijn ongeveer 8 bij 4 bij 4 c.M., zoodat de inhoud ongeveer 128 c.M.^{3} bedraagt.

De bouten en schroeven zijn bestemd om een plaat van spiegelglas met kracht tegen den bovenrand van het bakje te drukken. Om een luchtdichte sluiting tusschen den bovenrand van het bakje en het spiegelglasdeksel te verkrijgen, werd de bovenrand van het bakje bedekt met een rechthoekig raampje van rubber, gesneden uit een rubberplaat van ongeveer $\frac{1}{2}$ c.M. dikte. De permanente, luchtdichte aaneensluiting tusschen de ebonietplaten onderling werd verkregen met gesmolten pek.

Het bereiden en doorleiden der gasmengsels geschiedde als volgt (fig. 1): de 5-Liters flesch *A* werd laag geplaatst, ten einde de verschillende gassen (koolzuurgas, lucht, zuurstof en stikstof) in *B* te kunnen binnenzuigen langs *C*, *D*, *E* en *F*. Koolzuurgas werd op de gewone wijze bereid in een apparaat van KIPP, uit marmer en zoutzuur, en, na door waschfleschjes met Na_2CO_3 en $AgNO_3$ te zijn geleid (voor verwijdering van eventueel aanwezige sporen zoutzuurdamp), in *B* binnengeleid langs *C*. Daar CO_2 zeer oplosbaar is in water, werd het water in *B* bedekt met een flinke laag vloeibare paraffine; daar CO_2 zeer snel door caoutchouc diffundeert, werden alle verbindingsbuizen, waarlangs CO_2 of CO_2-mengsels moesten passeeren, zooveel mogelijk gemaakt van glas, of anders van vacuumslang. Lucht kon worden opgezogen langs *D*, en voor 't bereiden van gasmengsels met hoog of laag zuurstofpercentage kon zuurstof resp. stikstof worden binnengeleid langs *E*, resp. *F*. Zuurstof werd betrokken uit een zuurstofbom, en werd, na waschfleschjes met KOH- en Kaliumpermanganaatoplossing te zijn gepasseerd, binnengeleid in *B* langs *E*. Stikstof werd betrokken uit een stikstofbom en in *B* binnengeleid langs *F*, na geleid te zijn door waschfleschjes met KOH, Kaliumpermanganaatoplossing en alkalische pyrogalloloplossing. In dit laatste waschfleschje werden de sporen zuurstof, die in de „stikstof" uit de bom nog aanwezig waren, gebonden. — *G* en *H* deden dienst als veiligheidsventielen en tevens om den druk, waarmee O_2 en N_2 werden binnengeleid, te kunnen controleeren (tegen het eind van het binnenleiden moest de druk in *B* natuurlijk op 1 atmosfeer gehouden worden!)

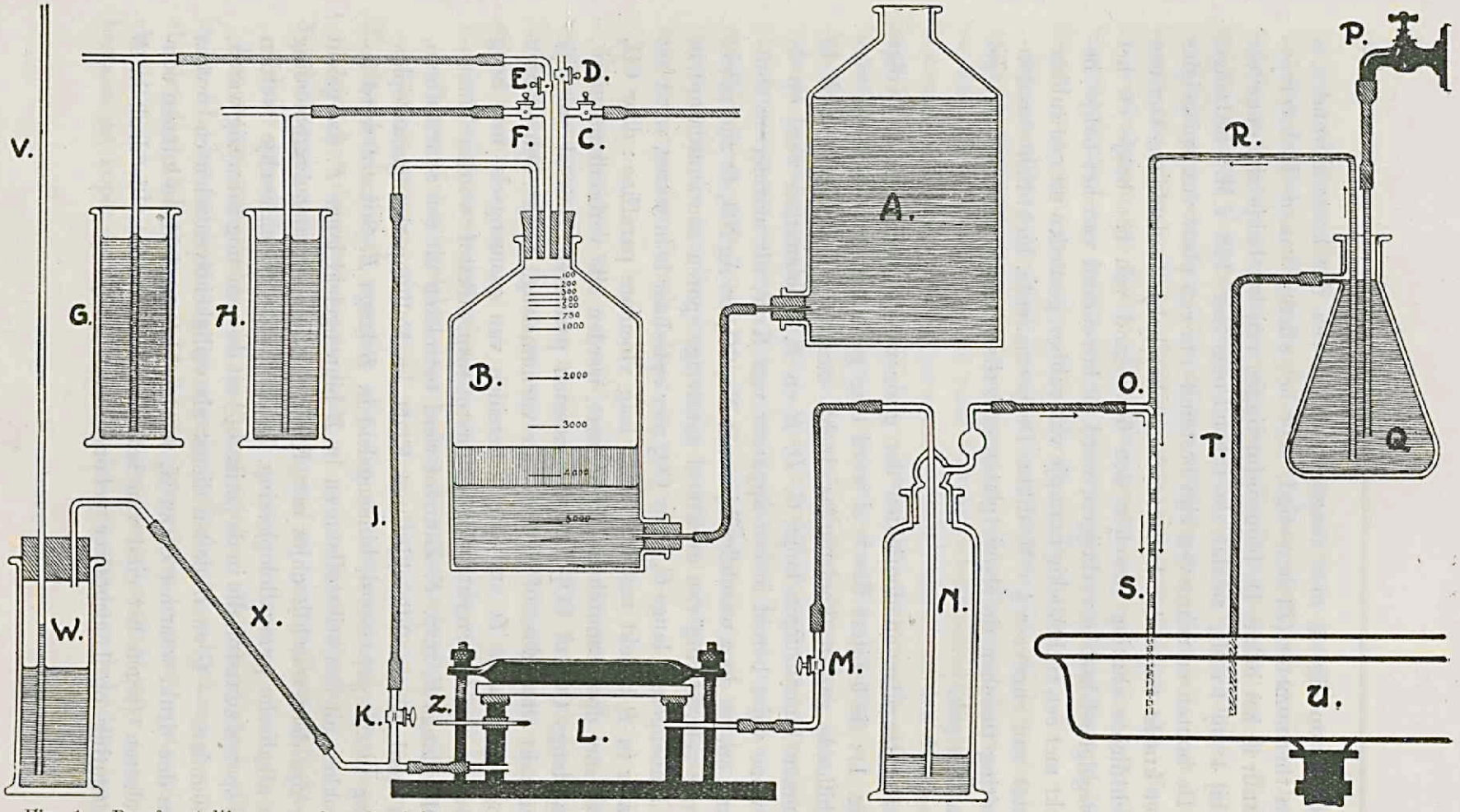

Fig. 1. Proefopstelling voor het doorleiden van verschillende gasmengsels uit B langs het proefdier in het waarnemingsbakje L. In den geteekenden stand van de kranen C, D, E, F, K en M wordt het gasmengsel uit B doorgeleid. Sluit men kraan K dan wordt terstond lucht doorgezogen langs V, W, X, L, M, N, O en S. Voor verdere verklaring zie pag. 60, 61, 63 en 64.

De op deze wijze in *B* bereide gasmengsels konden nu (nadat *A* weer hoog geplaatst was) langs *J* door het waarnemingsbakje *L* geleid worden. De kraan *K* werd dan geopend (de kraan *M* staat bijna altijd open) en het gasmengsel stroomde dus uit *B* achtereenvolgens langs *J*, *K*, *L*, *M*, *N*, *O* en *S* weg. Daar de inhoud van het waarnemingsbakje nog niet geheel $^1/_7$ Liter was, kon na doorleiding van $1\frac{1}{2}$ Liter gasmengsel aangenomen worden, dat de samenstelling van het gasmengsel in het waarnemingsbakje *L* ten naaste bij gelijk was aan de samenstelling van het gasmengsel in *B*. — Het gasmengsel werd voortgedreven 1°. door den druk, uitgeoefend door het water in *A* ; 2°. door de zuiging van den aspirator *P Q R O S*, die voortdurend doorwerkt. Deze aspirator, die beschreven is door FERNANDES (dissertatie Utrecht 1923, ook in „Recueil des travaux botaniques néerlandais", Vol. XX, 1923, pag. 135, fig. 10) bewerkt een zeer *gelijkmatige* en *geringe* zuiging, en heeft dus o. a. dit voordeel, dat er nooit een groote onderdruk kan ontstaan in *N*, wanneer de kraan *M* soms gesloten is. De werking van dezen aspirator van FERNANDES is zeer eenvoudig : het door de waterleidingkraan *P* in den uitloop-Erlenmeyerkolf *Q* binnenstroomende water wordt door den hevel *R* langs *O* en *S* naar den waterafvoer *U* gevoerd. De uitloop *T* maakt, dat het waterniveau in *Q* op constante hoogte wordt gehouden. Bij *O* (een gewone glazen drieweg) wordt, daar hier een geringe negatieve druk heerscht, door het voorbijstroomende water lucht meegevoerd. In *R* bevindt zich dus water, in *S* water + lucht.

De gewone gang van zaken is nu als volgt : het proefdier wordt bevestigd op een kurk en geplaatst in het waarnemingsbakje *L* ; bakje + proefdier worden vervolgens in een (meestal op 28° C. gehouden) thermostaat gebracht. De voorwand van den thermostaat bestaat uit spiegelglas ; het waarnemingsbakje wordt nu zóó geplaatst, dat het spiegelglazen deksel verticaal staat, n.l. evenwijdig aan den voorwand van den thermostaat. De binoculaire loupe wordt opgesteld en vlak daarnaast een 100-K electrische lamp, om het gezichtsveld flink te verlichten. De waarnemingen moeten dus plaats vinden door den voorwand van den thermostaat en het deksel van het waarnemingsbakje heen ; tusschen deze beide glasplaten bevindt zich bovendien nog water van den thermostaat, dat door een electrisch gedreven roerapparaat in beweging werd gehouden. Als thermoregulator werd een gewone toluol-kwik-gasregulator gebruikt.

Vervolgens wordt de aspirator van fig. 1 *P Q R O S* in werking gesteld; kraan *K* wordt gesloten, kraan *M* geopend, er wordt dus voortdurend lucht doorgezogen langs *V*, *W*, *X*, *L*, *M*, *N*, *O* en *S*. — *W* bevindt zich evenals *L* in den thermostaat, alles kan dus op temperatuur komen. Ondertusschen wordt in *B* het te onderzoeken gasmengsel bereid, waarbij dus sommige der kranen *C*, *D*, *E* en *F* geopend moeten worden; kraan *K* blijft natuurlijk gesloten. Na bereiding van het gasmengsel wordt *A* weer hoog geplaatst; het gasmengsel blijft voorloopig nog in *B*, daar *C*, *D*, *E*, *F* en *K* alle gesloten zijn. Nu worden, wanneer alles ondertusschen op temperatuur is gekomen (voor het aflezen der *lucht*temperatuur in *L* is een thermometer aanwezig), de stigmabewegingen en eventueel ook de ademhalingsbewegingen van het zich in *lucht* bevindend proefdier waargenomen, en op een gegeven moment wordt door het openzetten van kraan *K* begonnen met het doorleiden van het te onderzoeken gasmengsel. Na doorleiding van 1½ à 2 Liter van het gasmengsel worden de kranen *K* en *M* gelijktijdig gesloten. Nu kan dus de waarneming van de stigmabewegingen en ademhalingsbewegingen in het onderzochte gasmengsel beginnen. Wil men na eenigen tijd weer lucht doorzuigen, dan heeft men slechts kraan *M* te openen.

Men kan ook kraan *M* voortdurend open laten staan en alleen kraan *K* openen en sluiten; in dat geval bevindt het proefdier zich natuurlijk slechts kort in het te onderzoeken gasmengsel, n.l. zoolang het doorleiden van enkele Liters gasmengsel duurt (enkele minuten). In vele gevallen is deze korte tijd evenwel zeer voldoende.

Het voordeel van deze opstelling is, dat men *met slechts twee kranen* (*K* en *M*) het doorleiden van lucht of wel van een ander gasmengsel uit *B* volkomen beheerscht. — De waschfleschjes *W* en *N* zijn gemakkelijk voor 't controleeren van de gelijkmatige werking van den aspirator, en verder ook om na te gaan, of *L* goed gesloten is; sluit men n.l. *M* en opent men *K* even, dan zal het water uit *W* hoog opstijgen in *V* door den druk van het water in *A*; sluit men nu *K*, dan mag het water in *V* niet dalen. Gebeurt dat toch, dan is dat een aanwijzing, dat *L* niet voldoende gesloten is, of dat ergens anders een lek aanwezig is. — Bij 't beginnen van een proef gebeurt het soms, dat de waterleidingkraan *P* ongemerkt minder water gaat geven; daalt het waterniveau in *Q* beneden het begin van buis *R*, dan houdt de hevel *R* natuurlijk op te werken en ook de aspirator werkt niet meer. Men merkt

dit evenwel terstond op, omdat dan in het waschfleschje *N*, ook wanneer kraan *M* open is, geen luchtbellen meer opstijgen.

B. *Waarneming der verschillende stigmata van Periplaneta americana in lucht, bij 28° C.*

I. *Het voorste paar thoracale stigmata.*

Periplaneta americana bezit 2 paar thoracale en 8 paar abdominale stigmata; afbeeldingen hiervan zijn te vinden in Miall en Denny, „The Cockroach", London 1886, pag. 152—155, afb. 85—88. Van al deze stigmata is het voorste thoracale paar verreweg het grootst en het gemakkelijkst waarneembaar. Daarbij komt nog, dat de bewegelijke (proximale) klep hier geheel aan den buitenkant ligt, hetgeen de waarneming der stigmabewegingen uit den aard der zaak belangrijk vergemakkelijkt. Bij vele andere insecten toch ligt het sluitapparaat zoo diep, dus zóó ver van het buitenoppervlak van het dier, dat het waarnemen van de stigmabewegingen aan het intacte dier wel altijd zeer groote bezwaren zal blijven opleveren en bij vele soorten zelfs wel geheel onmogelijk zal blijken te zijn.

— Miall en Denny (l. c. 1886, pag. 157) zeggen, dat de thoracale stigmata van Periplaneta in 't geheel geen eigenlijk sluitapparaat hebben, maar voorzien zijn van bewegelijke kleppen. Het komt mij voor, dat het, uit een physiologisch oogpunt bezien, niet van zeer groot belang is, of wij hier van een sluitapparaat willen spreken of van stigmakleppen. Wat de functie aangaat, komt het op hetzelfde neer: de tracheelucht kan worden afgesloten van de buitenlucht.

Het voorste paar thoracale stigmata van Periplaneta ligt in den weinig gechitiniseerden, ventro-lateralen thoraxwand tusschen het voorste en middelste paar pooten. Het is door de laterale ligging van deze stigmata niet goed mogelijk, beide stigmata tegelijkertijd waar te nemen (men zie verder pag. 83); het best kan men een van deze stigmata waarnemen van ter zijde en eenigszins van den ventralen en distalen kant. Wanneer het stigma wijd geopend is, kan men een eindje in de trachee opzien en o. a. waarnemen, dat de trachee zich terstond achter het stigma splitst in enkele groote takken (men zie ook Miall en Denny, l. c. 1886, pag. 151 en fig. 80—82, pag. 146—148).

Het eerste, wat ons opvalt, wanneer wij een rustig liggend dier waarnemen, is, *dat het voorste thoracale stigma meestal geheel of vrijwel geheel gesloten is.* De beteekenis van dit feit in verband met de diffusie der ademhalingsgassen in en uit het stigma (KROGH) wordt nader besproken op pag. 111 en vgg. van dit proefschrift; men zie verder ook pag. 125.

Bij verdere waarneming blijkt, dat de bewegelijke proximale klep van het stigma dikwijls even heen en weer trilt, om daarna de opening weer af te sluiten. De openingswijdte van het stigma blijft daarbij doorgaans zeer gering en schommelt b.v. tusschen nul eenerzijds en $^1/_{10}$ à $^1/_4$ gedeelte van de maximale openingswijdte anderzijds. — Tevens blijkt hierbij, dat de bewegelijke proximale klep *naar buiten* opengaat en dat de distale klep volkomen onbewegelijk is. — Ademhalingsbewegingen (pompbewegingen, ventilatiebewegingen) komen bij 28° C. niet voor bij een rustig liggende Periplaneta.

Geheel anders wordt het evenwel, wanneer het proefdier door de een of andere oorzaak bewegingen gaat uitvoeren: gewoonlijk worden tijdens het spartelen de voorste thoracale stigmata stijf dichtgeknepen, terwijl zij daarna juist zoo wijd mogelijk geopend worden. Duurt het spartelen evenwel langer dan b.v. 5 à 10 secunden, dan gaan nog tijdens het spartelen de voorste thoracale stigmata wijd open. Kort na het begin van het spartelen treden gewoonlijk ook ademhalingsbewegingen van het abdomen [1]) op; al naar de hevigheid van het spartelen is het aantal pompbewegingen grooter of kleiner en de tijd tusschen de opeenvolgende pompbewegingen korter of langer. Kort nadat het spartelen is opgehouden, beginnen de pompbewegingen hoe langer hoe trager te worden, om ten slotte geheel op te houden. De voorste thoracale stigmata, die gedurende al dien tijd wijd geopend zijn geweest, blijven ook na het ophouden van de ademhalingsbewegingen nog eenigen tijd openstaan; daarna evenwel gaan deze stigmata, onder het uit-

[1]) Volgens PLATEAU (Mémoires de l'Acad. Royale de Belgique, Tome 45, 1884, pag. 109) verandert het abdomen van Periplaneta bij het uitvoeren van ademhalingsbewegingen niet of nauwelijks van *lengte*, maar wèl belangrijk van *dikte* (dikte noem ik den verticalen afstand van tergieten en sternieten). Mijn ervaring is evenwel, dat de pompbewegingen *soms* bestaan in lengteveranderingen, en *soms* in dikteveranderingen van het abdomen. Ik heb den indruk gekregen, dat bij *hevige* dyspnoe meestal *lengte*veranderingen optreden. In overeenstemming hiermee zien wij op fig. 30, pag. 110 van het geciteerde artikel van PLATEAU, dat in het abdomen van Periplaneta niet alleen verticaal loopende, maar ook flinke horizontaal verloopende spieren (*A* en *a*) voorkomen.

voeren van vlugge, kleine trillingen, hoe langer hoe meer dicht, zoodat ten slotte de oorspronkelijke rusttoestand weer bereikt is : geen ademhalingsbewegingen, maar af en toe geringe trillingen van de bijna geheel gesloten stigmata.

Om de beschrijving van al deze verschijnselen tijdens en na het spartelen te verduidelijken, laat ik hierbij eenige *door mij geconstrueerde* curven volgen, die alle verschijnselen in beeld brengen. Deze curven hebben dus niet de minste documentaire waarde : zij zijn uitsluitend bedoeld om de overzichtelijkheid te bevorderen en om een duidelijke voorstelling te geven van de tijdrelatie der verschillende, hier beschreven verschijnselen.

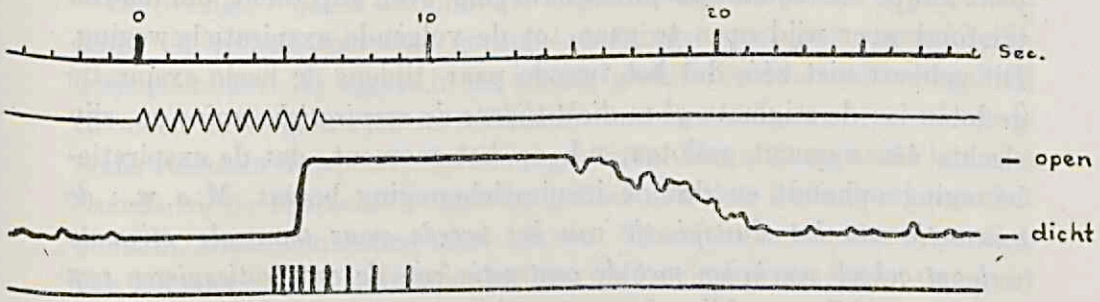

Fig. 2. Invloed van spartelende bewegingen van het proefdier op de stigmawijdte. De bovenste lijn geeft secunden weer. De tweede lijn wijst aan, dat het proefdier van 0—6 sec. heeft gesparteld. De derde lijn geeft de openingswijdte van het voorste thoracale stigma weer, terwijl de onderste lijn de ventilatiebewegingen aangeeft.

Wanneer het dier slechts weinige secunden en niet al te hevig spartelt, gebeurt het een enkelen keer, dat er in 't geheel geen ademhalingsbewegingen optreden, maar dat wel de voorste thoracale stigmata na 't spartelen gedurende enkele secunden wijd opengaan, om daarna op de hierboven beschreven wijze onder het uitvoeren van talrijke kleine trillingen langzaam weer dicht te gaan.

II. *Het tweede paar thoracale stigmata.*

Het tweede paar thoracale stigmata, dat zich bevindt in den lateralen thoraxwand tusschen het tweede en derde pootenpaar, is belangrijk kleiner dan het eerste. De stigmaspleet loopt niet ongeveer verticaal, zooals bij het eerste paar, maar meer horizontaal ; de ventrale klep

is bewegelijk. Ook het tweede paar thoracale stigmata moet van ter zij worden waargenomen. De verschijnselen zijn vrijwel dezelfde als bij het voorste paar: bij een rustig liggend dier is ook het tweede paar vrijwel gesloten, misschien zelfs nog iets meer dan het voorste. Het komt n.l. weleens voor, dat men ook bij sterke vergrooting geen trillende bewegingen van het tweede paar stigmata kan waarnemen, maar dat deze stigmata voortdurend gesloten blijven. Meestal evenwel ziet men ongeveer soortgelijke trillingen van de bewegelijke klep als bij het voorste paar.

Wanneer het proefdier gaat spartelen, wordt ook het tweede paar thoracale stigmata na eenigen tijd wijd geopend. Nu komt evenwel een eigenaardig verschil met het voorste paar aan den dag: het tweede paar knijpt n.l. bij elke exspiratiebeweging even stijf dicht, om daarna terstond weer wijd open te gaan tot de volgende exspiratiebeweging. Dit gebeurt niet zóó, dat het tweede paar tijdens de heele exspiratie gesloten is; de stigmata *gaan dicht tijdens de exspiratiebeweging* en zijn slechts één moment gesloten, n.l. op het moment, dat de exspiratiebeweging ophoudt en dat de inspiratiebeweging begint. M. a. w.: *de contractie van het sluitspiertje van het tweede paar thoracale stigmata verloopt geheel synchroon met de contractie van de exspiratiespieren van het abdomen.* Soms schijnt de contractie van de exspiratiespieren zelfs heel even vóór de contractie van het sluitspiertje te beginnen en te eindigen; in dat geval schijnt het dus, dat de stigmata pas geheel gesloten zijn kort nadat de exspiratiebeweging al is afgeloopen. — In ieder geval is het nooit zóó, dat het tweede thoracale paar stigmata dicht staat tijdens de heele exspiratiebeweging, gelijk de opvatting van LANDOIS en KRANCHER wil (men vgl. verder pag. 71).

III. *Het voorste paar abdominale stigmata.*

Van alle abdominale stigmata is dit paar het grootst; het is evenwel kleiner dan het tweede paar thoracale stigmata. De ligging is zoo afwijkend (n.l. aan den dorsalen kant), dat het proefdier op een speciale manier moet worden opgespeld (zie boven, pag. 60). Om het rechter voorste, abdominale stigma waar te nemen, moet men het dier van den dorsalen kant en eenigszins van links en van distaal bezien. De laterale klep is bewegelijk (stigmaspleet horizontaal, evenwijdig aan de lengte-as van het dier). Het sluitapparaat ligt niet geheel aan den buitenkant,

zooals bij de thoracale stigmata, maar toch zeer dicht onder het huidoppervlak, zoodat de bewegingen vrij gemakkelijk te zien zijn.

In rust is ook dit stigma geheel of bijna geheel gesloten ; soms voert de laterale klep kleine, trillende bewegingen uit. Na spartelen wordt het stigma wijd geopend, om daarna weer meer en meer dicht te gaan onder het uitvoeren van trillende bewegingen. — Nooit heb ik waargenomen, dat dit stigma bij elke exspiratiebeweging dicht gaat ; in dit opzicht gedraagt het voorste paar abdominale stigmata zich dus evenals het voorste thoracale paar.

IV. *De overige abdominale stigmata.*

De overige 7 paren abdominale stigmata zijn door hun ligging, hun bouw en vooral door hun geringe afmetingen niet zeer gemakkelijk waarneembaar. Zij liggen in de weinig gechitiniseerde verbindingshuid tusschen de tergieten en de sternieten van het abdomen, en wel op de grens tusschen de opeenvolgende segmenten. Het sluitapparaat ligt niet (zooals bij de thoracale stigmata) geheel aan den buitenkant van het lichaam, maar eenigszins naar binnen. Tusschen het buitenoppervlak van het dier en het sluitapparaat bevindt zich dus een korte, ongeveer cylindrische buis, die men de stigmabuis [1]) zou kunnen noemen. Achter het sluitapparaat begint dan dus de eigenlijke trachee. — Om de bewegingen van het sluitapparaat te kunnen waarnemen, moet men natuurlijk precies in de richting van de stigmabuis naar binnen zien ; dikwijls is het zoo, dat slechts één van de beide objectieven van de binoculaire loupe in de juiste richting wijst, zoodat de stigmabewegingen slechts met één oog kunnen worden waargenomen. — Verder is het, juist in verband met de sterke vergrootingen, die men bij het waarnemen der kleine abdominale stigmata moet gebruiken, noodzakelijk, om een flinke hoeveelheid licht op de stigmakleppen te doen vallen, en wel juist volgens de richting van de stigmabuis. Alleen bij pasvervelde dieren is het iets gemakkelijker, een belichting der stigmakleppen van voldoende sterkte te bereiken, daar het huidskelet van deze dieren niet bruin, maar nog lichtgeelachtig gekleurd en vrij doorzichtig is ; deze omstandigheid maakt n.l., dat toch een voldoende hoeveelheid licht tot de stigmakleppen doordringt, ook al valt het

[1]) Alt (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Band 99, 1912, pag. 366 en 418) spreekt bij Dytiscus en Dytiscuslarven van „Stigmengrube".

licht niet precies in de richting van de stigmabuis. — Na eenige oefening evenwel zijn ook dieren, die niet pas-verveld zijn, heel goed te gebruiken.

Het best leent zich nog het laatste paar abdominale stigmata voor waarneming, daar dit paar iets grooter is dan de andere. Voor alle abdominale stigmata (behalve voor het reeds behandelde voorste paar) geldt, dat de waarneming moet plaats vinden van den distalen en eenigszins van den ventralen en lateralen kant. De ventrale klep is bewegelijk, de dorsale niet.

Bij een rustig liggend dier zijn ook de abdominale stigmata bijna geheel gesloten; kleine, trillende bewegingen van de ventrale klep komen ook hier voor. Na spartelen staan de abdominale stigmata wijd open en sluiten zich heel even bij elke exspiratiebeweging. Hetgeen hiervoor gezegd is van het tweede paar thoracale stigmata, geldt ook hier: de contractie van de stigmasluitspieren verloopt gelijktijdig met (misschien soms zelfs iets na) de contractie van de exspiratiespieren. — Tusschen de opeenvolgende exspiratiebewegingen staan ook deze stigmata wijd open. Wanneer kort na het spartelen ook de ademhalingsbewegingen zijn opgehouden, gaan daarna ook de abdominale stigmata langzamerhand weer meer dicht onder het uitvoeren van vrij vlugge, trillende bewegingen.

Samenvattend kunnen wij dus zeggen, dat alle stigmata van Periplaneta americana bij 28° C. ongeveer dicht zijn, zoolang het dier rustig ligt. De bewegelijke stigmaklep voert meestal vlugge, trillende bewegingen uit, waarbij toch de openingswijdte van het stigma doorgaans zeer gering blijft. Na spartelen zien wij alle stigmata wijd open staan; het tweede paar thoracale stigmata en de laatste 7 paren abdominale stigmata gaan bij elke exspiratiebeweging even dicht, het voorste paar thoracale en het voorste paar abdominale stigmata evenwel blijven constant wijd open. Ten slotte gaan (na het ophouden der ademhalingsbewegingen) alle stigmata onder voortdurend trillende bewegingen langzamerhand weer ongeveer dicht, waarmee dus de oorspronkelijke rusttoestand is teruggekeerd. Lee (zie boven, pag. 48) heeft beweerd, dat de voorste 4 paren stigmata van een „cockroach" tijdens de exspiratie, en de achterste 6 paren juist tijdens de inspiratie gesloten zouden zijn, waardoor dus een distaalwaarts gerichte luchtstroom door de overlangsche tracheeën zou moeten ontstaan.

Uit het bovenstaande volgt voldoende duidelijk, dat dit althans voor Periplaneta americana volkomen onjuist is. Ook wanneer men de hierboven beschreven bewegingen van sommige stigmata bij elke exspiratiebeweging in rekening brengt, moet men tot de conclusie komen, dat inspiratie zoowel als exspiratie door *alle* stigmata plaats vinden. In overeenstemming hiermee ziet men bij een onder water gedompelde Periplaneta meestal bij alle of bijna alle stigmata luchtbellen te voorschijn komen en weer ingezogen worden. Houdt men (evenals von Buddenbrock en von Rohr met Dixippus deden) òf alleen den thorax òf alleen het abdomen onder water, dan ziet men in beide gevallen hetzelfde verschijnsel: luchtbellen, die beurtelings uitgestooten en weer ingezogen worden. Van een luchtstrooming in één richting is hier niets te bespeuren.

Voor al deze stigmata geldt, dat het uit den aard der zaak niet goed mogelijk is, om eenvoudig door waarneming met de loupe uit te maken, of een „gesloten" stigma werkelijk *hermetisch* gesloten is, zooals sommige onderzoekers schijnen te meenen. Landois en Thelen b.v., en ook Krancher en anderen hebben de meening uitgesproken, dat de sluitapparaten en stigmakleppen het dier in staat zouden stellen om de lucht met kracht tot in de fijnste uiteinden van het tracheeënstelsel te persen (men zie hierboven, pag. 16 en 55); het is duidelijk, dat deze opvatting de mogelijkheid van een luchtdichte stigmasluiting veronderstelt. Deze opvatting veronderstelt evenwel nog veel meer, n.l. dat tijdens elke exspiratie *alle* [1]) stigmata volkomen gesloten zijn. Dit nu is, zooals uit het voorgaande gebleken is, volstrekt niet het geval. Hiermee is dus deze opvatting van Landois en Krancher, wat Periplaneta aangaat, onhoudbaar geworden.

C. *Waarneming der thoracale stigmata in lucht bij verschillende temperaturen.*

Tot nog toe werden alleen de stigmabewegingen bij 28° C. beschreven. Uit onderstaande waarnemingen volgt, dat bij lagere of hoogere temperaturen de bewegingen der stigmata eenigszins anders zijn. De

[1]) Immers, de tracheeën zijn door overlangsche stammen met elkaar verbonden, zoodat het openblijven van één stigma het ontstaan van de veronderstelde drukverhooging onmogelijk maakt!

hieronder vermelde waarnemingen zijn alle gedaan bij één bepaald individu; de proef werd verschillende malen met andere exemplaren herhaald, evenwel steeds met ten naaste bij hetzelfde resultaat.

Bij 12° C. zijn de thoracale stigmata (het voorste zoowel als het tweede paar) bij een rustig liggend dier gesloten. Ook bij sterke vergrooting is van trillende bewegingen van de bewegelijke klep niets meer te bespeuren. De neiging tot spartelen is bij deze temperatuur geheel verdwenen; het dier ligt uren achtereen volkomen rustig. — Of de stigmata werkelijk *luchtdicht* gesloten zijn, is weer niet met zekerheid uit te maken.

Bij 17° C. zijn de thoracale stigmata niet voortdurend meer gesloten: trage, zwakke bewegingen van de bewegelijke kleppen komen af en toe voor. De openingswijdte blijft daarbij altijd zeer gering.

Bij 22° C. worden de stigmatrillingen al iets vlugger; ook schijnen de stigmata soms al iets verder open te gaan.

Bij 28° C. staan de stigmata zonder eenigen twijfel meer open dan bij 22° C. De trillingen zijn weer vlugger geworden, en de openingswijdte bedraagt sommige oogenblikken naar schatting wel $^1/_4$ gedeelte van de maximale openingswijdte. Het dier heeft reeds eenige neiging tot spartelen (het eene individu belangrijk meer dan het andere).

Bij 33° C. is de neiging tot spartelen belangrijk grooter dan bij 28° C. [1]). De bewegelijke kleppen der thoracale stigmata voeren, wanneer het dier in rust is, zeer vlugge, trillende bewegingen uit, en de gemiddelde openingswijdte der stigmata is weer zeer merkbaar grooter dan bij 28° C.: soms bedraagt de openingswijdte meer dan de helft van de maximale openingswijdte, terwijl anderzijds het stigma slechts zelden en dan nog slechts zeer kort achtereen volkomen gesloten wordt.

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij zeggen, dat de gemiddelde openingswijdte der thoracale stigmata des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger is (onderzocht werden temperaturen tusschen 12

[1]) In sommige gevallen treden, ook wanneer het proefdier niet spartelt, bij deze temperatuur ademhalingsbewegingen op. Men zie hieromtrent verder pag. 121.

en 33° C.). — Aan den anderen kant veroorzaakt ook het spartelen van het proefdier het wijd open gaan van alle stigmata. Het vermoeden ligt nu m. i. voor de hand, dat in *beide* gevallen het opengaan der stigmata veroorzaakt wordt door de verhoogde intensiteit der stofwisselingsprocessen. M. a. w. : men krijgt den indruk, dat òf de verhooging van het koolzuurgehalte òf de verlaging van het zuurstofgehalte, òf beide factoren te zamen de oorzaak is van het opengaan der stigmata. Het is duidelijk, dat, zoolang er geen ademhalingsbewegingen optreden, alle uitwisseling van gassen in het tracheeënstelsel moet plaats vinden door *diffusie* ; en evenzeer is het duidelijk, dat dit naar binnen diffundeeren van zuurstof en dit naar buiten diffundeeren van koolzuur door het opengaan der stigmata moet worden bevorderd. — Stijgt de stofwisseling nog meer, dan treden ventilatiebewegingen op : niet alleen bij hevig spartelen, maar ook bij zeer hooge temperaturen is dat het geval. — Het schijnt dus, dat wij bij Periplaneta americana *twee* vormen van ademhalingsregeling moeten onderscheiden : bij geringe verhooging van de stofwisseling worden de stigmata geopend, waardoor het naar binnen- resp. het naar buiten diffundeeren van zuurstof, resp. koolzuur, wordt bevorderd ; bij sterkere stijging van de stofwisseling beginnen bovendien ademhalingsbewegingen op te treden, waardoor dus de uitwisseling van zuurstof en koolzuur nog meer versneld wordt. — De tweede vorm van ademhalingsregeling komt voor bij zeer vele dieren, bij Vertebrata zoowel als bij vele Invertebrata ; de eerste vorm, dien men ter onderscheiding van gewone ademhalingsregeling of ventilatieregeling ook *diffusieregeling* zou kunnen noemen, komt volgens SCHUURMANS STEKHOVEN (Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging (2), Deel XVIII, Afl. 1, pag. 27, 41, 1920) voor bij Limax agrestis en Helix pomatia [1]). Nieuw is het voorkomen van de diffusieregeling bij Tracheaten, nieuw is ook de combinatie van diffusieregeling met ventilatieregeling bij hetzelfde dier. — Er is, voor zoover ik kan inzien, geen bezwaar, de diffusieregeling een soort ademhalingsregeling te noemen ; wel lijkt het mij ongewenscht, de stigmabewegingen „ademhalingsbewegingen" te noemen. De uitdrukking ademhalingsbewegingen moet m. i. liever beperkt blijven tot die bewegingen, die de uitwisseling der ademhalingsgassen bevorderen door het veroorzaken van

[1]) Bij hooge temperatuur blijft de longopening voortdurend wijd open. Een zuurstofarm of -vrij milieu heeft volgens SCHUURMANS STEKHOVEN een tweeledig effect (l. c. pag. 9, 17, 19, 41). — Men zie verder ook pag. 124 van dit proefschrift.

lucht-(resp. water-)*stroomingen* in de buurt der ademhalende epitheliën. Het is natuurlijk niet te ontkennen, dat ook de stigmabewegingen (speciaal bij klepvormige stigmata, zooals het voorste thoracale paar van Periplaneta) uiterst geringe luchtstroomingen moeten veroorzaken; daar evenwel bij verhoogde stofwisseling door spartelen de stigmakleppen niet sneller of sterker gaan bewegen, maar alleen wijd opengaan en daarbij juist *ophouden* met het uitvoeren van trillende bewegingen, moeten wij aannemen, dat de functie der stigmakleppen niet is het opwekken van luchtstroomingen, maar het regelen van de diffusie. — Dat de stigmakleppen bij temperatuursverhooging *sneller* gaan bewegen, heeft m. i. niets te beteekenen, omdat alle spiercontracties bij hoogere temperaturen sneller gaan verloopen en elkaar dus ook sneller kunnen opvolgen. Meer beteekenis heeft volgens mijn overtuiging het feit, dat de gemiddelde openingswijdte der stigmata bij temperatuursverhooging hoe langer hoe grooter wordt. Ik kom hierop terug op pag. 89.

D. *Onderzoek naar de directe oorzaak van het opengaan der stigmata. — De invloed van verschillende gasmengsels.*

Wanneer wij ons afvragen, wat de *directe* oorzaak is van het opengaan der stigmata na spartelen en in hoogere temperaturen, dan zijn verschillende mogelijkheden denkbaar:

1°. Het spartelen zou direct reflectorisch, dus geheel zonder tusschenkomst van verhoogde koolzuur- of verlaagde zuurstofspanning, het opengaan der stigmata ten gevolge kunnen hebben. Men zou dan moeten aannemen, dat ook hoogere temperaturen zuiver reflectorisch dit effect teweegbrengen. Minder gecompliceerd zijn daarom de volgende veronderstellingen:

2°. Verhoogde koolzuurspanning zou de directe oorzaak kunnen zijn van het opengaan der stigmata.

3°. Verlaagde zuurstofspanning zou de oorzaak kunnen zijn.

4°. Een combinatie van twee of drie der genoemde factoren (b.v. die onder 2°. en 3°.), zou de oorzaak kunnen zijn.

Om den invloed van koolzuur- en zuurstofspanning te onderzoeken, werden de hieronder volgende proeven gedaan. Het bereiden en

doorleiden der gasmengsels is beschreven op pag. 61 en volgende. Deze onderzoekingen hadden weer plaats bij 28° C. Meestal werden de beide paren thoracale stigmata waargenomen; uit proeven met de minder gemakkelijk waarneembare abdominale stigmata is evenwel herhaaldelijk gebleken, dat in dit opzicht *alle* stigmata van het dier *op dezelfde wijze* reageeren.

I. *De invloed van gasmengsels met ten opzichte van lucht verhoogd koolzuurgehalte* (28° C.).

Een gasmengsel, bestaande uit ½ % CO_2 en 99½ % lucht, heeft in de meeste gevallen geen invloed. In sommige gevallen evenwel scheen de gemiddelde openingswijdte der stigmata iets grooter te worden.

Een gasmengsel, bestaande uit 1 % CO_2 en 99 % lucht, heeft in vele gevallen het gevolg, dat de stigmata iets meer open gaan. De trillende bewegingen duren nog voort, maar de gemiddelde openingswijdte is meestal merkbaar grooter dan in lucht.

In een gasmengsel, bestaande uit 1½ % CO_2 en 98½ % lucht, staan de stigmata al vrij ver open. De trillende bewegingen worden minder.

Een gasmengsel, bestaande uit 2 % CO_2 en 98 % lucht, heeft bijna altijd het gevolg, dat de stigmata voortdurend open staan. De trillingen van de bewegelijke stigmakleppen hebben meestal geheel opgehouden.

In een gasmengsel, bestaande uit 3 % CO_2 en 97 % lucht, staan alle stigmata permanent wijd open. Geen stigmabewegingen meer.

Een gasmengsel, bestaande uit 5 % CO_2 en 95 % lucht, veroorzaakt eveneens het wijd opengaan van alle stigmata. Bovendien treden na een verblijf van enkele (b.v. 6) minuten in 5 % CO_2 (dus vrij lang *na* het opengaan van de stigmata) in sommige gevallen ademhalingsbewegingen van het abdomen op, b.v. ongeveer vijf per minuut. Bij de *snelle* ademhalingsbewegingen, die in lucht na spartelen optreden, volgt het begin van de inspiratie altijd terstond na het eind van de exspiratie; bij deze weinig frequente ademhalingsbewegingen in 5 %

CO_2 evenwel verloopt tusschen het eind van de exspiratie en het begin van de daarop volgende inspiratie in sommige gevallen wel een secunde, terwijl in andere gevallen de pompbewegingen op dezelfde wijze verloopen als die na spartelen. Het aantal per minuut blijft evenwel altijd gering (0 tot 5). Het dichtknijpen van bepaalde stigmata bij elke exspiratiebeweging gebeurt precies evenals bij de pompbewegingen na spartelen (zie boven, pag. 68 en 70). Ook voor de hierna genoemde hoogere koolzuurpercentages geldt dit meestal; men zie hieromtrent verder pag. 80 van dit proefschrift.

Een gasmengsel, bestaande uit 10 % CO_2 en 90 % lucht, veroorzaakt weer het wijd openstaan van alle stigmata. Bovendien treden in bijna alle gevallen pompbewegingen [1]) op, meestal van het vlugge type: geen pauze tusschen exspiratie en inspiratie, wel natuurlijk tusschen inspiratie en exspiratie. De frequentie van deze pompbewegingen is nog vrij gering: 8 à 10 per minuut. Terwijl het opengaan der stigmata nog tijdens het binnenleiden van het gasmengsel plaats heeft, treden de pompbewegingen gewoonlijk pas op na een verblijf van enkele (b.v. 3) minuten in dit gasmengsel. Laat men het proefdier langen tijd (b.v. een kwartier of een uur) in dit gasmengsel, en vervangt men nu het mengsel door lucht, dan gaan de stigmata vrij spoedig na het doorzuigen van lucht weer dicht (b.v. na 1 minuut), terwijl de ademhalingsbewegingen nog minuten lang voortduren (b.v. nog 6 minuten). — Precies hetzelfde neemt men waar, wanneer men na een vrij lang verblijf van het proefdier in 5 % CO_2 weer lucht doorzuigt, verondersteld natuurlijk, dat bij dit proefdier in 5 % CO_2 werkelijk ademhalingsbewegingen zijn opgetreden. Men zie verder pag. 92.

In een gasmengsel, bestaande uit 15 % CO_2 en 85 % lucht, zijn weer alle stigmata wijd geopend. Bovendien krijgt het proefdier een hevige dyspnoe, met een frequentie van ± 90 à 120 ademhalingsbewegingen per minuut. Deze dyspnoe houdt zeer lang aan, waarbij evenwel de frequentie op den duur sterk daalt; in een bepaald geval bedroeg het aantal pompbewegingen in 15 % CO_2 aanvankelijk ongeveer 120 per minuut, na een verblijf van 2 minuten in dit gasmengsel ± 90 per minuut, na 4 minuten ± 70, na 6 min. ± 50, na 8 min. ± 35, na 10 min.

[1] Volgens Krogh (Skandin. Arch. für Physiologie, Band 29, 1913, pag. 34) veroorzaakt 10 % CO_2 bij „Grashoppers" een hevige, zeer regelmatige dyspnoe.

± 30, na 13 min. ± 27, na 16 min. ± 25, na 20 min. ± 20, na 40 min. nog steeds ± 12 per minuut. Het rhythme van deze koolzuurdyspnoe is overigens volkomen regelmatig. Alle stigmata staan voortdurend open, alleen gaan tijdens elke exspiratiebeweging het tweede paar thoracale en de laatste 7 paren abdominale stigmata telkens even dicht. Men zie evenwel verder pag. 80.

In gasmengsels, bestaande uit 20 of 30 % CO_2 en 80 of 70 % lucht, is alles precies als in 15 % CO_2, alleen is de dyspnoe dikwijls nog heviger en de frequentie nog grooter (dikwijls 150 of 180 pompbewegingen per minuut). — Het is niet buitengesloten, dat bij dergelijke hooge koolzuurpercentages *ook* het zuurstofgebrek een zekere rol speelt (immers, een gasmengsel, bestaande uit 30 % CO_2 en 70 % lucht, bevat slechts 0.7 × 20.9 % = 14.63 % zuurstof !). In ieder geval is mij uit een aantal proeven gebleken, dat het niet geheel onverschillig is, of men b.v. een gasmengsel, bestaande uit 15 % CO_2 en 85 % lucht, of wel een gasmengsel, bestaande uit 15 % CO_2 en 85 % zuurstof, gebruikt ; in het eerste geval is de dyspnoe n.l. heviger dan in het laatste, terwijl bovendien in 't eerste geval de dyspnoe eerder begint dan in 't laatste. Zoo begon b.v. de dyspnoe bij 6 proefdieren in *15 % CO_2 en 85 % O_2* gemiddeld pas 60 sec. na het begin van het binnenleiden van dit gasmengsel ; de maximale frequentie bedroeg gemiddeld 45 pompbewegingen per minuut. Bij 6 andere proefdieren trad in *15 % CO_2 en 85 % lucht* de dyspnoe gemiddeld reeds 8 sec. na het begin van het binnenleiden op, terwijl de maximale frequentie gemiddeld ongeveer 120 pompbewegingen per minuut bedroeg (alles bij 28° C.). Overeenkomstige proeven met telkens 4 proefdieren, eerst in 12½ % CO_2 en 87½ % O_2 en daarna in 12½ % CO_2 en 87½ % lucht, gaven het volgende resultaat : in 12½ % CO_2 en 87½ % O_2 trad de dyspnoe gemiddeld pas 60 sec. na het begin van het binnenleiden op, terwijl de maximale frequentie gemiddeld 20 pompbewegingen per minuut bedroeg ; en in 12½ % CO_2 en 87½ % lucht begon de dyspnoe gemiddeld reeds 20 sec. na het begin van het binnenleiden, terwijl de maximale frequentie steeg tot ongeveer 80 pompbewegingen per minuut. — Samenvattend kunnen wij zeggen, dat de koolzuurdruk, die noodig is om een dyspnoe van bepaalde intensiteit op te wekken, des te hooger is, naarmate de zuurstofdruk hooger is. Of m. a. w. : bij een bepaalden koolzuurdruk is de dyspnoe heviger, naarmate de zuurstofdruk lager is (en bij een

bepaalden zuurstofdruk is de dyspnoe heviger, naarmate de koolzuurdruk hooger is). Ofschoon ook bij de Vertebrata soortgelijke verschijnselen bekend zijn [1]), lijkt het mij niet gewenscht om reeds nu hypothesen uit te spreken ter verklaring van deze verschijnselen.

Een overeenkomstig verschijnsel, dat voorloopig eveneens onverklaard moet blijven, is het volgende: in een gasmengsel, bestaande uit 2½ % CO_2 en 97½ % lucht, zijn de stigmata, zooals uit het voorgaande (pag. 75) volgt, open. Onderzoekt men nu evenwel de werking van een gasmengsel, bestaande uit 2½ % CO_2 en 97½ % *zuurstof*, dan blijkt, dat de stigmata in dit gasmengsel nagenoeg gesloten blijven! Daarentegen gaan de stigmata in 3⅓ % CO_2 en 96⅔ % zuurstof wijd open. — Verder is het mij ook opgevallen, dat de stigmata in zuivere zuurstof meer gesloten zijn dan in gewone lucht [2]).

Bij zeer hooge koolzuurpercentages (50 % en meer) treedt spoedig *narcose* op. REGEN (PFLÜGER's Archiv, Band 138, 1911, pag. 547) heeft de pompbewegingen van verschillende Orthoptera *na* de koolzuurnarcose bestudeerd en geregistreerd, meestal bij ongeveer 20° C. Van Gryllus campestris wordt vermeld, dat hier vóór de narcose een dyspnoe optreedt. Bij de andere door REGEN gebruikte Orthoptera worden alleen de verschijnselen *na* de narcose besproken. — In mijn proeven met Periplaneta bij 28° C. kreeg het proefdier bij hooge koolzuurpercentages *altijd* eerst een hevige dyspnoe; daarna trad pas de narcose op. Daar evenwel, zooals mij gebleken is, bij lagere temperaturen veel hoogere koolzuurpercentages noodig zijn voor 't opwekken van dyspnoe dan bij hoogere temperaturen [3]), is het niet ondenkbaar, dat bij lage temperaturen soms terstond koolzuurnarcose zonder voorafgaande dyspnoe optreedt.

[1]) Men zie b.v. BABÁK, in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 838; ook CAMPBELL, Journal of Physiology, Vol. 60, 1925, pag. 27, die zegt, dat zuurstofgebrek de gevoeligheid van het ademhalingscentrum voor koolzuur verhoogt (hetgeen dan wellicht weer teruggevoerd moet worden op de PH-verlaging, die zoowel door zuurstofgebrek als door te veel koolzuur ontstaat).

[2]) In hoeverre deze verschijnselen samenhangen met de bekende, nog steeds onverklaarde *schadelijke* werking van zeer hooge zuurstofpercentages, werd niet nader onderzocht (men zie b.v. GAARDER, Bioch. Zeitschr. Band 89, 1918, pag. 68 en 72).

[3]) Ook om de stigmata te doen opengaan moet men bij lagere temperaturen hoogere koolzuurpercentages gebruiken dan bij hoogere (bij Periplaneta americana is bij 12° C. b.v. 6 à 8 % CO_2 noodig om de stigmata wijd te doen opengaan, bij 28° C. slechts 2 à 3 %.

In de literatuur wordt aan het koolzuur meestal geen zeer groote rol toegekend bij de ventilatieregeling der Insecten en der Invertebraten in het algemeen [1]). De oorzaak hiervan ligt vermoedelijk hierin, dat de uitvoerig onderzochte insectensoorten (n.l. Libellenlarven: BABÁK, in PFLÜGER's Archiv, Band 119, 1907, pag. 532; en Lucanus cervus, ibidem, pag. 545; men zie ook BABÁK, in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 426 en 475) alleen op zuurstofgebrek bleken te reageeren en niet op koolzuur. Omtrent Ephemeridenlarven en Oryctes nasicornis heeft BABÁK (PFLÜGER's Archiv, Band 119, 1907, pag. 543 en 545) alleen vastgesteld, dat deze dieren door zuurstofgebrek een dyspnoe krijgen; de invloed van koolzuur schijnt bij deze dieren niet onderzocht te zijn [2]). BABÁK is van meening, dat eigenlijk alleen zuurstofgebrek een rol speelt bij de ventilatieregeling der Insecten.

Toch zijn in de litteratuur ook wel enkele opgaven te vinden, volgens welke koolzuur wèl een rol zou spelen bij de ventilatieregeling van sommige insecten. Hierboven (pag. 78) werd reeds vermeld, dat REGEN een dyspnoe ten gevolge van koolzuur heeft zien optreden bij Gryllus campestris; verder vermeldt KROGH (Skandinavisches Archiv für Physiologie, Band 29, 1913, pag. 34), dat „grasshoppers" in 10 % CO_2 „a violent hyperpnoea with perfectly regular breathing" vertoonen. Verder kan ik nog het artikel van VON BUDDENBROCK en VON ROHR (Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Band 20, 1922, pag. 147) noemen, die bij Dixippus in 15 à 30 % CO_2 een dyspnoe zagen optreden; zij trachten evenwel deze ervaring in overeenstemming te brengen met de algemeene opinie, dat bij Invertebraten (speciaal bij Insecten) eigenlijk alleen zuurstofgebrek dyspnoeverwekkend werkt, door aan te nemen, dat door de aanwezigheid van veel koolzuur de zuurstofopname door de weefsels op een of andere wijze bemoeilijkt wordt. (l. c. pag. 148). Het komt mij voor, dat voor deze veronderstelling geen

[1]) Men zie b.v. BETHE (Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Band II, Atmung, pag. 29 en 30, 1925), die als zijn meening uitspreekt, dat bij de Invertebraten in het algemeen het zuurstofgehalte van het bloed een veel grootere rol speelt bij de ademhalingsregeling dan het koolzuurgehalte van het bloed. Volgens BETHE is een dyspnoeverwekkende werking van koolzuur alleen bij Medusen en bij Squilla mantis met zekerheid aangetoond.

[2]) Bij Oryctes nasicornis heb ik bij korte inwerking (b.v. 25 sec.) van een gasmengsel, bestaande uit 50 % CO_2 en 50 % zuurstof, een zeer duidelijke, langen tijd (enkele minuten) aanhoudende dyspnoe waargenomen; niet alleen de frequentie, maar vooral ook de intensiteit van de dyspnoe was zeer opvallend.

voldoende gronden aanwezig zijn. De proeven, die volgens VON BUDDENBROCK en VON ROHR deze veronderstelling steunen, leverden geen zeer regelmatige uitkomsten (men zie b.v. fig. *H*, *I* en *L*, l. c. pag. 142).

Ook in $^3/_4$ à 1 % CO_2 zagen VON BUDDENBROCK en VON ROHR bij Dixippus een geringe dyspnoe optreden. Op pag. 149 concludeeren zij, dat zuurstofgebrek in ieder geval niet de eenige prikkel is, die een rol speelt bij de ventilatieregeling der insecten.

LEE („The American Journal of Physiology", Vol. 68, 1924, pag. 135) deelt het volgende mee omtrent de ventilatieregeling bij verschillende Orthoptera: „Water saturated with CO_2 or lactic acid 1 : 1000, injected into the body cavity, evoked dyspnea". Of LEE blanco-proeven heeft uitgevoerd (b.v. met physiol. zoutopl.), is uit deze zeer korte, voorloopige mededeeling niet op te maken.

Verder noem ik hier nog mijn ervaring, dat bij Periplaneta door 5 % CO_2 meestal, door 10 % CO_2 in bijna alle gevallen een dyspnoe wordt opgewekt [1]); ik verwijs bovendien ook naar pag. 103 van dit proefschrift, waar besproken wordt, dat Gryllus domesticus in 3 % CO_2 reeds een flinke dyspnoe krijgt (± 40 pompbewegingen per minuut). Ook bij Bombus en Vespa heb ik bij een temperatuur van 22° C. in 10 % CO_2 rest lucht een flinke dyspnoe zien optreden. (120 à 150 pompbewegingen per minuut).

Ik meen te mogen concludeeren, dat koolzuur bij de ventilatieregeling der Insecten (misschien speciaal der landinsecten) een veel belangrijker rol speelt, dan men tot nog toe schijnt te hebben aangenomen. Daarbij komt dan bovendien nog de rol, die het koolzuur speelt bij de diffusieregeling.

Tenslotte verdient nog het volgende verschijnsel vermelding, dat men bij het onderzoek van hoogere CO_2-percentages waarneemt: is de daardoor opgewekte dyspnoe n.l. zóó hevig, dat de frequentie der pompbewegingen stijgt boven 100 à 120 per minuut, dan blijft de sluiting van het tweede paar thoracale en de laatste 7 paren abdominale stigmata bij elke exspiratiebeweging achterwege. M. a. w.: is de dyspnoe zeer hevig, dan staan *alle* stigmata *voortdurend* wijd open.

---

[1]) Juist de omstandigheid, dat deze dyspnoe pas ongeveer 6 à 3 minuten na het binnenleiden van het gasmengsel begint, wijst er op, dat wij in dit geval niet te doen hebben met een perifere prikkelwerking van het koolzuur (men zie b.v. BETHE, l. c. 1925, pag. 30).

II. *De invloed van gasmengsels met ten opzichte van lucht verlaagd zuurstofgehalte* (28° C.).

In een gasmengsel, bestaande uit 15 % zuurstof en 85 % stikstof, vertoonen de proefdieren precies dezelfde verschijnselen als in lucht: trillende bewegingen van de stigmata, waarbij de gemiddelde openingswijdte zeer gering is; geen ademhalingsbewegingen.

Ook in een gasmengsel, bestaande uit 10 % zuurstof en 90 % stikstof, vertoonen de proefdieren meestal precies dezelfde verschijnselen als in lucht. Slechts in enkele gevallen traden in het begin enkele pompbewegingen op, waarbij dan ook de stigmata even opengingen. In enkele gevallen scheen het stigma ook bij het rustig liggende dier iets meer open te staan dan in lucht (ongeveer even ver als in een gasmengsel met 1 % CO_2). In de meeste gevallen evenwel was de gemiddelde stigmawijdte niet te onderscheiden van die in lucht.

In een gasmengsel, bestaande uit 5 % zuurstof en 95 % stikstof, vertoont het dier aanvankelijk een vrij hevige dyspnoe (b.v. 50 pompbewegingen per minuut); de stigmata staan dan wijd open (alleen gaan ook nu tijdens elke exspiratiebeweging bepaalde stigmata even dicht, evenals bij de dyspnoe na spartelen en in sommige niet al te geconcentreerde CO_2-mengsels). Na 5 of 10 minuten is de dyspnoe al veel minder geworden [1]) (b.v. 5 onregelmatige pompbewegingen per minuut), en nu staan de voorste thoracale stigmata ook bijna voortdurend dicht; *alleen vlak na elke exspiratiebeweging gaan deze stigmata even open*, en terstond daarna (b.v. na ½ of 1 secunde) weer dicht. Men krijgt den indruk, dat het opengaan der stigmata in 5 % zuurstof niet *direct* veroorzaakt wordt door zuurstofgebrek, maar *indirect*, n.l. dat het veroorzaakt wordt door het ten gevolge van de pompbewegingen optredende koolzuur. Men zie hieromtrent verder pag. 91 en 94.

In een gasmengsel, bestaande uit 2½ % zuurstof en 97½ % stikstof, krijgt het proefdier eveneens een hevige dyspnoe, die ook nu al gauw minder wordt. De stigmata staan aanvankelijk weer wijd open, maar ook wanneer de dyspnoe al bijna is opgehouden, schijnen de stigmata

[1]) In tegenstelling met de koolzuurdyspnoe, die zeer lang bestaan blijft, en die ook veel regelmatiger is.

nog meer open te staan dan in lucht. — Het feit, dat de pompbewegingen op den duur minder worden, moet wellicht worden toegeschreven aan een verlammende werking van het zuurstofgebrek.

Het voorgaande samenvattend, kunnen wij zeggen, dat de stigmata door een koolzuurdruk van enkele (2 à 3) percenten van een atmospheer tot opengaan worden gedwongen. Een overeenkomstige vermindering van den zuurstofdruk (dus een vermindering van den zuurstofdruk tot 18.9 à 17.9 % van een atmospheer) heeft niet den minsten invloed. Wij moeten dus aannemen, dat ook het opengaan der stigmata na spartelen en het grooter worden van de gemiddelde openingswijdte bij temperatuurstijging een gevolg is van de verhooging van den koolzuurdruk, die onder deze omstandigheden moet optreden. *De diffusieregeling is een koolzuurregeling.*

Wat de *ventilatieregeling* betreft: gasmengsels met 5 %, 10 % en vooral met 15 en meer % koolzuur hebben een zeer regelmatige, lang aanhoudende dyspnoe ten gevolge, die des te heviger is, naarmate de koolzuurdruk hooger is. In 10 % zuurstof (en 90 % stikstof) vertoont Periplaneta precies dezelfde verschijnselen als in lucht: geen ventilatiebewegingen, stigmata nagenoeg gesloten. Bij nog lagere zuurstofpercentages treden ademhalingsbewegingen op, en nu gaan ook de stigmata open. Deze dyspnoe is evenwel veel minder regelmatig en van veel geringeren duur dan de koolzuurdyspnoe. Ik meen daarom te mogen concludeeren, dat ook bij de *ventilatie*regeling der Insecten het koolzuur een veel belangrijker rol speelt dan men tot nog toe heeft aangenomen.

Of het opengaan der stigmata in *lage* zuurstofpercentages een direct gevolg is van zuurstofgebrek, dan wel het gevolg van het door de pompbewegingen ontstane koolzuur, valt uit deze proeven niet met zekerheid af te leiden (men zie hieromtrent verder pag. 91 van dit proefschrift). Wel is het reeds duidelijk, dat in 't normale leven van het dier zuurstofgebrek geen rol speelt bij de diffusieregeling; alleen de koolzuurdruk is hiervoor van beteekenis.

E. *Onderzoek naar de plaats, waar het koolzuur prikkelend inwerkt op het dier.*

Wanneer wij ons afvragen, *waar* ter plaatse het koolzuur prikkelend

inwerkt bij het doen opengaan der stigmata, dan zijn de twee volgende mogelijkheden denkbaar:

1°. het koolzuur zou kunnen inwerken op (een bepaald gedeelte van) het *centrale* zenuwstelsel, evenals dit b.v. het geval is bij de ventilatieregeling der zoogdieren;

2°. het koolzuur zou *perifeer* kunnen werken, dus b.v. bepaalde zintuigharen bij de stigmata of op andere plaatsen van het lichaam kunnen prikkelen. Uit den aard der zaak ligt het meer voor de hand, dergelijke zintuigharen in of bij de tracheeën te zoeken, dan ergens anders.

Om te onderzoeken, welke van deze twee mogelijkheden hier gerealiseerd is, heb ik door een hieronder te beschrijven proefopstelling de beide voorste thoracale stigmata van hetzelfde proefdier in *verschillende* gasmengsels gebracht; zoo was het mogelijk om na te gaan, of deze stigmata onafhankelijk van elkaar, *elk voor zich* reageeren op het koolzuurgehalte van hun eigen omgeving, dan wel of ze altijd beide gelijk reageeren. Bovendien kreeg ik op deze wijze de gelegenheid om te onderzoeken, welke tijdsduur er precies verloopt tusschen het moment, dat het stigma in aanraking komt met het prikkelende koolzuurmengsel, en het moment, dat het stigma reageert met opengaan. — Uit het resultaat van deze waarnemingen kon, zooals op pag. 90 nader zal worden besproken, met vrij groote zekerheid worden afgeleid, dat de perceptie van den koolzuurprikkel vlak bij het stigma moet plaats vinden.

Teneinde de beide voorste thoracale stigmata in *verschillende* gasmengsels te brengen (het eene stigma in lucht, het andere in een koolzuurmengsel van b.v. 5 à 10 %), richtte ik met behulp van twee tot een capillair uitgetrokken glazen buisjes op het ééne stigma een luchtstroom, op het andere een gasstroom, bestaande uit het te onderzoeken lucht-koolzuurmengsel. De moeilijkheid hierbij was, dat *beide* thoracale stigmata moesten kunnen worden waargenomen. Daar deze twee stigmata geheel lateraal liggen, is een *gelijktijdige* waarneming van beide stigmata niet mogelijk; ik moest mij dus tevredenstellen met een proefopstelling, die mij in staat stelde, deze twee stigmata *beurtelings* waar te nemen. Daar dit het gemakkelijkst bereikbaar was door het dier heen en weer te draaien om zijn eigen lengte-as, kwam ik tenslotte tot de volgende proefopstelling: het dier werd op de gewone

wijze opgespeld op een kurkplaatje, en dit kurkplaatje werd vervolgens vastgeklemd in een om zijn eigen verticaal staande lengte-as draaibaar opgestelde klem ; de lengte-as van het proefdier bevond zich ongeveer in 't verlengde van de lengte-as van deze klem. Werd deze klem gedraaid, dan draaide dus ook het proefdier om zijn eigen lengte-as, of althans om een lijn, evenwijdig aan deze lengte-as ; zoo was het dus mogelijk, de beide voorste thoracale stigmata om beurten in het gezichtsveld van de binoculaire loupe te brengen.

De tot een capillair uitgetrokken buisjes moesten natuurlijk zoo bevestigd worden, dat zij bij het heen en weer draaien van het proefdier meedraaiden en precies op het stigma gericht bleven. Dit werd bereikt door de beide buisjes te bevestigen aan dezelfde draaibare klem, waarin ook de kurk met het proefdier vastgeklemd was. Om de beide capillairen gemakkelijk en nauwkeurig te kunnen richten op de stigmata, waren zij aan de draaibare klem bevestigd met behulp van twee buigbare looden houders (zooals men b.v. dikwijls gebruikt als houders voor onpolariseerbare electroden). Al heel spoedig bleek, dat het voor deze proeven bepaald noodzakelijk is, dat de uitstroomcapillairen *precies* op het stigma gericht zijn.

Het 5 of 10 % koolzuurmengsel werd op de gewone wijze bereid in de 5 L.-flesch *B* van fig. 1, en uitgedreven langs de eene capillair door den druk van het water in flesch *A*. De luchtstroom op het andere stigma werd verkregen, door een 10 L.-flesch met dubbeldoorboorde stop langzaam vol te laten stroomen met water uit de waterleidingkraan. De lucht, die uit de tweede doorboring van de stop ontsnapte, werd via een waschfleschje met water (om de snelheid van den luchtstroom te kunnen controleeren) naar de andere uitstroomcapillair geleid. De verbindingen van de luchtleiding en de koolzuurmengselleiding met de beide uitstroomcapillairen konden gemakkelijk losgemaakt en omgeruild worden. Zoowel de luchtstroom als ook de koolzuurmengselstroom kon worden onderbroken door het sluiten van een kraan.

De heele opstelling bevond zich in den thermostaat met spiegelglazen voorwand. Deze thermostaat was nu natuurlijk slechts gedeeltelijk gevuld met water ; de temperatuur van de lucht boven het water kon evenwel constant en voldoende hoog worden gehouden, door den thermostaat van boven af te dekken met asbestplaten. Alleen het handvat, met behulp waarvan de heele opstelling om de verticale as

heen en weer gedraaid kon worden, stak boven den thermostaat uit. De proeven vonden meestal plaats bij 28° C., soms bij 24° C.

Het resultaat van deze proeven wordt weergegeven door de volgende tabellen :

TABEL I. *Periplaneta americana*, 28° *C.*

Tijd.	*Linker* voorste thoracale stigma, waarop *voortdurend* een *lucht*stroom gericht is.	*Rechter* voorste thoracale stigma, waarop een 5 % CO_2-stroom gericht is, die af en toe *onderbroken* wordt.
0'0''	Stigma gesloten, geen trillingen van de bewegelijke klep.	5 % CO_2-mengsel stroomt.
0'10''	.....	Stigma open, geen trillingen van de bewegelijke klep.
0'18''	.....	*5 % CO_2-stroom onderbroken.*
0'56''	.....	Stigmatrillingen beginnen, de openingswijdte wordt hoe langer hoe geringer.
0'59''	.....	Stigma bijna gesloten (als in lucht: geringe trillingen).
1'7''	Stigma gesloten.	
1'18''	.....	Stigma bijna gesloten.
1'25''	Stigma gesloten.	
1'35''	.....	*5 % CO_2-stroom weer in werking gesteld.*
1'37''	.....	Stigma gaat open (en blijft terstond wijd open).
1'48''	Stigma gesloten.	
1'56''	.....	Stigma open.
2'5''	Stigma gesloten.	
2'15''	.....	*5 % CO_2-stroom onderbroken.*
2'56''	.....	Stigmatrillingen beginnen, de openingswijdte wordt hoe langer hoe geringer.
3'0''	.....	Stigma bijna gesloten.
3'9''	Stigma gesloten.	
3'19''	.....	Stigma bijna gesloten.
3'26''	Stigma gesloten.	
3'34''	.....	Stigma bijna gesloten.
3'42''	.....	*5 % CO_2-stroom weer in werking gesteld.*
3'43''	.....	Stigma gaat open (en blijft terstond wijd open).
3'52''	Stigma gesloten.	
4'0''	.....	Stigma open.
4'10''	Stigma gesloten.	
4'18''	.....	Stigma open.

TABEL II. *Zelfde dier, 28° C.; luchtleiding en 5% CO_2-leiding als in Tabel I.*

Tijd.	*Linker* voorste thoracale stigma, waarop een *lucht*stroom gericht is, die af en toe *onderbroken* wordt.	*Rechter* voorste thoracale stigma, waarop *voortdurend* een *5% CO_2*-stroom gericht is.
6'0''	Luchtstroom in werking.	Stigma wijd open, geen trillingen van de bewegelijke klep.
6'8''	Stigma gesloten, geen trillingen van de bewegelijke klep.	
6'18''	.....	Stigma open.
6'27''	Stigma gesloten.	
6'31''	*Luchtstroom onderbroken.*	
7'4''	Stigma gaat open.	
7'15''	.....	Stigma open.
7'25''	Stigma open.	
7'34''	.....	Stigma open.
7'42''	*Luchtstroom weer in werking gesteld.*	
7'44''	Stigma gaat dicht en blijft meteen zonder trillingen gesloten.	
7'54''	.....	Stigma open.
8'2''	Stigma gesloten.	
8'10''	.....	Stigma open.
8'19''	Stigma gesloten.	
8'24''	*Luchtstroom onderbroken.*	
9'4''	Stigma gaat open.	
9'15''	.....	Stigma open.
9'25''	Stigma open.	
9'35''	.....	Stigma open.
9'44''	Stigma open.	
9'48''	*Luchtstroom weer in werking gesteld.*	
9'49''	Stigma gaat dicht.	
9'56''	.....	Stigma open.
10'5''	Stigma gesloten.	
10'15''	.....	Stigma open.
10'24''	Stigma gesloten.	

TABEL III. *Zelfde dier, 28° C., luchtleiding en 5 % CO_2-leiding omgewisseld.*

Tijd.	*Linker* voorste thoracale stigma, waarop een *5 % CO_2*-stroom gericht is, die af en toe *onderbroken* wordt.	*Rechter* voorste thoracale stigma, waarop *voortdurend* een *lucht*stroom gericht is.
15'0''	5 % CO_2-mengsel stroomt.	Stigma gesloten, geen trillingen van de bewegelijke klep.
15'10''	Stigma open.	
15'18''	.....	Stigma gesloten.
15'28''	*5 % CO_2-stroom onderbroken.*	
16'20''	Stigmatrillingen beginnen, de openingswijdte wordt steeds geringer.	
16'24''	Stigma bijna gesloten (als in lucht).	
16'35''	.....	Stigma gesloten.
16'45''	Stigma bijna gesloten.	

Vervolg Tabel III.

16'53''	.....	Stigma gesloten.
17'5''	*5 % CO_2-stroom weer in werking gesteld.*	
17'7''	Stigma gaat open (en blijft terstond wijd open).	
17'27''	.....	Stigma gesloten.
17'36''	Stigma open.	
17'45''	.....	Stigma gesloten.
17'55''	*5 % CO_2-stroom onderbroken.*	
18'48''	Stigmatrillingen beginnen.	
18'53''	Stigma bijna gesloten (als in lucht).	
19'12''	.....	Stigma gesloten.
19'20''	Stigma bijna gesloten.	
19'28''	.....	Stigma gesloten.
19'40''	*5 % CO_2-stroom weer in werking gesteld.*	
19'42''	Stigma gaat open (en blijft terstond wijd open).	
19'52''	.....	Stigma gesloten.
20'0''	Stigma open.	
20'10''	.....	Stigma gesloten.

TABEL IV. *Zelfde dier, 28° C.; luchtleiding en 5% CO_2-leiding als in Tabel III.*

Tijd.	*Linker* voorste thoracale stigma, waarop *voortdurend* een *5 % CO_2*-stroom gericht is.	*Rechter* voorste thoracale stigma, waarop een *lucht*stroom gericht is, die af en toe *onderbroken* wordt.
22'0''	Stigma wijd open, geen trillingen van de bewegelijke klep.	Luchtstroom in werking.
22'10''	.....	Stigma gesloten, geen trillingen van de bewegelijke klep.
22'19''	Stigma open.	
22'30''	.....	*Luchtstroom onderbroken.*
23'26''	.....	Stigma gaat open.
23'37''	Stigma open.	
23'47''	.....	Stigma open.
23'56''	Stigma open.	
24'6''	.....	Stigma open.
24'10''	.....	*Luchtstroom weer in werking gesteld.*
24'13''	.....	Stigma gaat dicht en blijft meteen gesloten zonder trillingen.
24'23''	Stigma open.	
24'32''	.....	Stigma gesloten.
24'40''	Stigma open.	
24'50''	.....	*Luchtstroom onderbroken.*
25'33''	.....	Stigma gaat open.
25'42''	Stigma open.	
25'50''	.....	Stigma open.
26'0''	Stigma open.	
26'12''	.....	*Luchtstroom weer in werking gesteld.*
26'15''	.....	Stigma gaat dicht en blijft terstond dicht zonder trillingen.
26'25''	Stigma open.	
26'36''	.....	Stigma gesloten.
26'45''	Stigma open.	

Deze proeven werden herhaaldelijk met geheel overeenkomstig resultaat overgedaan [1]). Wij zien dan in de eerste plaats, dat de beide voorste thoracale stigmata *totaal onafhankelijk van elkaar* reageeren, elk op het koolzuurgehalte van zijn eigen omgeving. Verder zien wij, dat een gesloten stigma *reeds na zeer korten tijd* open gaat, wanneer wij op dat stigma een 5 % CO_2-stroom richten, meestal reeds na 2 secunden, soms zelfs na 1 secunde (bij gebruik van een 10 % CO_2-mengsel soms duidelijk en herhaaldelijk in minder dan een secunde !) — Na het afsluiten van den 5 % CO_2-stroom duurt het daarentegen vrij lang (b.v. 50 secunden), voordat het stigma onder het uitvoeren van soortgelijke trillingen, als bij het sluiten van een stigma na spartelen, weer dichtgaat. Ook dit is zeer begrijpelijk, wanneer wij slechts bedenken, dat het koolzuur natuurlijk eerst moet wegdiffundeeren.

Zoolang op het andere stigma een luchtstroom gericht is, blijft dit stigma nagenoeg geheel gesloten. In de tabellen werd niet vermeld, dat men een dergelijk stigma soms heel even (b.v. $\frac{1}{2}$ of hoogstens 1 secunde) open ziet gaan, daar deze bewegingen slechts zelden (hoogstens enkele keeren per minuut) voorkomen ; men zie hieromtrent verder pag. 93, noot [1]). De zwakke, veel vluggere stigmatrillingen, die bij een rustig liggend dier in lucht bij 28° C. altijd voorkomen, blijven geheel achterwege, zoolang de luchtstroom op het stigma doorgaat ; ik kom hierop terug op pag. 89. Onderbreken wij nu den luchtstroom, dan beginnen al gauw de vlugge stigmatrillingen weer, en na eenigen tijd (b.v. na 30 of 60 sec.) gaat het stigma heelemaal open ; dit laatste is blijkbaar het gevolg van de omstandigheid, dat het 5 % CO_2-mengsel, dat uit de andere capillair naar het andere stigma stroomt, nu ook tot bij dit stigma doordringt.

Stellen wij nu den luchtstroom weer in werking, dan gaat het stigma na zeer korten tijd (meestal na $\pm$ 3 sec., in sommige gevallen na 2 of 1 sec. !) weer dicht.

Bij de in bovenstaande tabellen weergegeven proeven placht ik altijd tijdens en na het opendraaien of sluiten van de lucht- of de 5 % CO_2-

[1]) In sommige gevallen, vooral bij gebruik van zeer nauwe uitstroomcapillairen, kwam de reactie niet zeer spoedig of in het geheel niet ; in al deze gevallen bleek de oorzaak evenwel te zitten in een eenigszins onjuiste richting van de capillair. Zoodra deze richting verbeterd was, kwam de reactie weer even snel als altijd. — Of de capillair van den ventralen, van den proximalen, den distalen of den lateralen kant naar 't stigma wijst, is van geen beteekenis ; de eenige voorwaarde is, dat de capillair precies naar het stigma wijst.



I. Het linker voorste thoracale stigma van Periplaneta americana, in gesloten toestand, bij 20° C. Op het stigma was een luchtstroom gericht, teneinde de zwakke, trillende bewegingen van de proximale klep achterwege te doen blijven (belichtingsduur 1 minuut). Het dier ligt op den rugkant, met den kop naar rechts. Links ziet men de aanhechting van den tweeden linkerpoot, rechts is nog iets van de aanhechting van den voorsten linkerpoot te zien.

Vergrooting ± 15 maal.



II. Hetzelfde stigma in geopenden toestand, weer bij 20° C. Op het stigma was een capillair gericht, waaruit een gasmengsel stroomde, bestaande uit 5 % koolzuur en 95 % lucht. — Zooals bij vergelijking met de bovenste afbeelding blijkt, is alleen de proximale klep bewegelijk. — Duidelijk ziet men, dat de trachee zich terstond achter het stigma in enkele groote takken splitst.

leiding te letten op het stigma, dat op dat moment in andere proefomstandigheden gebracht werd; op het andere stigma lette ik pas later weer, wanneer de reactie van het eerste stigma al waargenomen en genoteerd was. Om na te gaan, of het andere stigma in dien tusschentijd geen bewegingen had uitgevoerd, die dan aan de waarneming zouden zijn ontsnapt, heb ik de proef herhaaldelijk zóó gevarieerd, dat ik het linker stigma, waarop een luchtstroom gericht was, voortdurend waarnam, en ondertusschen den 5 % CO_2-stroom op het rechter stigma beurtelings afsloot en weer in werking stelde. Het resultaat was, zooals ik verwachtte, altijd negatief: het linker stigma onderging van deze veranderingen niet den geringsten invloed. — Ook de tegenhanger van deze proef (n.l. waarneming van het rechter stigma, waarop een 5 % CO_2-stroom gericht was, terwijl de luchtstroom op het linker stigma beurtelings werd onderbroken en weer in werking gesteld) leverde geheel overeenkomstige resultaten: het rechter stigma bleef voortdurend open.

Tenslotte heb ik voor alle zekerheid de proef nog eens zóó gevarieerd, dat ik alléén dat stigma waarnam, dat door het openen of afsluiten van den daarop gerichten lucht- of 5 % CO_2-stroom in andere proefomstandigheden werd gebracht, en op het andere stigma in 't geheel niet lette. Ook in dit geval beantwoordde het resultaat geheel aan de verwachtingen: zoolang de 5 % CO_2-stroom op het stigma gericht is (en nog eenigen tijd daarnà), staat het stigma voortdurend open; zoolang de luchtstroom op het stigma gericht is (en nog korten tijd daarnà), blijft het stigma nagenoeg [1]) gesloten, zonder de vlugge trillingen uit te voeren, die men bij een stigma gewoon in lucht altijd waarneemt. Het vermoeden ligt dus voor de hand, dat deze trillingen van een stigma in lucht moeten worden toegeschreven aan den (weliswaar geringen) koolzuurdruk, die in dat geval in de buurt van het stigma moet heerschen. Maakt men, door een luchtstroom op het stigma te richten, den koolzuurdruk vlak bij het stigma ten naaste bij gelijk nul, dan is het stigma voortdurend gesloten. In overeenstemming hiermee zijn de stigmata, zooals hiervoor reeds besproken is (pag. 72), ook bij lage temperaturen voortdurend gesloten, terwijl verder de gemiddelde openingswijdte des te grooter is, naarmate de temperatuur

[1]) Men zie verder pag. 88 en pag. 93, noot [1]).

hooger is. Al deze feiten worden verklaard, wanneer wij aannemen, dat een bepaald stigma alléén reageert op den *koolzuurdruk in zijn eigen naaste omgeving*, n.l. zóó reageert, dat de gemiddelde openingswijdte des te grooter is, naarmate de koolzuurdruk hooger is. Daar bij ± 3 % CO_2 de maximale openingswijdte reeds bereikt is (pag. 75), heeft verdere stijging van den koolzuurdruk geen invloed meer op de stigmawijdte. De grens van de diffusieregeling is dan bereikt, en door verdere stijging van den koolzuurdruk wordt een andere, meer effectieve vorm van tracheeluchtverversching opgewekt: de pompbewegingen beginnen. De diffusieregeling doet dienst bij lage koolzuurpercentages; de ventilatieregeling bij hooge.

Wanneer wij ons afvragen, in hoeverre de uitkomst van deze proeven ons in staat stelt uit te maken, of de diffusieregeling een centrale dan wel een perifere [1]) regeling is, dan kan hieromtrent het volgende gezegd worden. Reeds het feit, dat de stigmata *geheel onafhankelijk van elkaar* reageeren, pleit tegen een centrale en voor een perifere regeling. De *uiterst korte reactietijd* (in sommige gevallen belangrijk minder dan één secunde!) geeft den doorslag: daar het niet aannemelijk is, dat in zoo'n kort tijdsbestek de verhooging van den koolzuurdruk bij slechts één der stigmata zich reeds doet gevoelen in de fijnste tracheeuiteinden binnen in het centrale zenuwstelsel van het proefdier, moeten wij aannemen, dat wij hier te doen hebben met een *perifere* regeling: perceptie van den koolzuurprikkel dicht bij het stigma. Het is uit den aard der zaak niet mogelijk, om op grond van bovenstaande proeven *precies* aan te geven, waar de perceptie plaats vindt; alleen dit kunnen wij er van zeggen, dat het *zeer* dicht bij het stigma moet zijn [2]). Het lijkt mij niet onwaarschijnlijk, dat de haren („setae"), die door Miall en Denny („The cockroach", London 1886, pag. 155) zijn beschreven, en die voorkomen op den binnenwand van het gedeelte van de trachee vlak achter de stigmakleppen, hier de rol van perceptie-organen spelen. (Miall en Denny zeggen omtrent de functie van deze haren niets; ook is het niet zeker, of de haren in quaestie werkelijk zintuigharen zijn). Door Alt (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 99,

[1]) Met „perifere regeling" wordt natuurlijk alléén bedoeld, dat de *perceptie* perifeer is.

[2]) Men denke ook aan de noodzakelijkheid, om de uitstroomcapillairen *precies* op het stigma te richten.

1912, pag. 372, 378 en 379) zijn bepaaldelijk *zintuig*haren beschreven bij de stigmata van Dytiscus marginalis. Alt vermoedt, dat dit „reukzintuigen" (chemoreceptoren) zijn (l. c. pag. 378).

Men kan zich dus voorstellen, dat deze zintuigharen zeer gevoelig zijn voor CO_2, en dat zij b.v. door 2 % CO_2 zoo geprikkeld worden, dat daardoor een reflex wordt opgewekt, die eindigt met de contractie (eventueel de verslapping) van een bepaald spiertje van het stigmasluitapparaat, ten gevolge waarvan het stigma open gaat. Of wij hier al of niet te doen hebben met een *reflex*, valt voorloopig nog niet te zeggen ; immers, ook een *directe* werking van het koolzuur op het sluitapparaatspiertje is niet geheel buitengesloten, al lijkt mij dit ook op grond van den zeer korten reactietijd uiterst onwaarschijnlijk. — In ieder geval kunnen wij wel dit zeggen, dat de diffusieregeling naar alle waarschijnlijkheid een *perifere* regeling is, en dat in het werkelijke leven van het dier alleen de *koolzuurdruk* in de buurt van de stigmata zelf hier een rol speelt. Uit de proeven van pag. 81 bleek reeds, dat verlaagde zuurstofdruk weliswaar ook de stigmata doet open gaan, maar het vermoeden werd uitgesproken, dat dit in laatste instantie toch weer een werking van het door de pompbewegingen ontstane koolzuur zou kunnen zijn. Om dit vermoeden nader te onderzoeken, werd nog de volgende proef gedaan : een gasstroom, bestaande uit 5 % zuurstof en 95 % stikstof, werd met behulp van een tot een capillair uitgetrokken glazen buisje op een der voorste thoracale stigmata gericht ; dit stigma bleef inderdaad dicht. Doet men evenwel dezelfde proef met een gasmengsel, bestaande uit $2\frac{1}{2}$ % zuurstof en $97\frac{1}{2}$ % stikstof, dan ziet men in sommige gevallen na $\frac{1}{2}$ of 1 minuut het stigma open gaan ; evenwel gaat het dier nu ook meestal spartelen of begint anders pompbewegingen te vertoonen, zoodat men weer niet met zekerheid kan zeggen, wat de eigenlijke oorzaak is van het opengaan. — Doet men nu dezelfde proef nog eens over met 100 % stikstof [1]), dan kan men in vele gevallen reeds 8 of 12 secunden na het in werking stellen van den stikstofstroom de stigmata zien opengaan, dikwijls lang vóórdat het dier begint te spartelen of ademhalingsbewegingen begint uit te voeren. De bijzonder korte reactietijden (1 sec. en minder), die men bij 't gebruik van een 5 % CO_2-stroom kan waarnemen, heb ik bij deze proeven met stikstof nooit waargenomen. Toch schijnt uit

[1]) 100 % waterstof had precies hetzelfde resultaat.

deze proeven met zekerheid te volgen, dat ook extreem zuurstofgebrek het opengaan der stigmata ten gevolge heeft. Men zou dus kunnen veronderstellen, dat de diffusieregeling evenals de ventilatieregeling van de zoogdieren eigenlijk een Ph-regeling is (vgl. boven pag. 78, noot [1]). Dit is evenwel duidelijk, dat het opengaan der stigmata *in normale omstandigheden* altijd een gevolg is van de aanwezigheid van *koolzuur*, en nooit een gevolg van zuurstofgebrek.

Uit het voorgaande volgt reeds met groote waarschijnlijkheid, dat het koolzuur *perifeer* inwerkt bij de regeling der stigmawijdte, n.l. vlak bij de stigmata zelf. Hieronder volgen nog een aantal proeven, die aan deze opvatting nog verderen steun verleenen.

F. *Verdere proeven en waarnemingen tot steun van de opvatting, dat de diffusieregeling een perifere regeling is.*

1°. Op pag. 76 werd reeds vermeld, dat de stigmata van een insect, dat langen tijd (b.v. een kwartier of een uur) in 5, 10 of meer % koolzuur heeft doorgebracht, terstond dicht gaan, wanneer men dit koolzuurmengsel weer vervangt door lucht, terwijl aan den anderen kant de ademhalingsbewegingen meestal nog minutenlang *na* de vervanging van het koolzuurmengsel door lucht doorgaan. Het is duidelijk, dat deze feiten ten sterkste spreken voor de opvatting, dat de ventilatieregeling een *centrale*, de diffusieregeling daarentegen een *perifere* regeling is. Het stigma gaat dicht, zoodra de buitenkant van het dier in aanraking is met lucht; daar evenwel terstond na het doorzuigen van lucht in de weefsels van het dier, en dus ook in het centrale zenuwstelsel, nog steeds een vrij hooge koolzuurspanning heerscht, gaan de centraal geregelde pompbewegingen nog steeds door. Ook in de beide volgende proeven (2 en 3) is hetzelfde principe: dissociatie van de diffusieregeling en de ventilatieregeling toegepast, met geheel overeenkomstig resultaat.

2°. Wanneer men een dier op de gewone wijze opspelt en daarbij een flinken luchtstroom richt op een der stigmata, dan zal ook nu het dier soms spartelende bewegingen gaan uitvoeren. In dit geval blijft het stigma, waarop een luchtstroom gericht is, bijna voortdurend ge-

sloten, ofschoon er wel evenals altijd pompbewegingen optreden. De andere stigmata blijken zich weer totaal onafhankelijk van het luchtstroom-stigma te gedragen: zij gaan als gewoonlijk eerst even stijf dicht, dan wijd open, en tenslotte onder het uitvoeren van trillende bewegingen weer meer en meer dicht. — Het stigma, waarop de luchtstroom gericht is, gaat tijdens en na het spartelen weliswaar soms heel even open, maar terstond daarna gaat het ook weer dicht [1]). Men krijgt daardoor den indruk, dat de plaats van perceptie aan den *binnenkant* van de stigmakleppen, dus *achter* de stigmakleppen gelegen moet zijn; immers deze plaats zal door den luchtstroom op den buitenkant van de (nagenoeg) gesloten stigmakleppen niet geheel vrij kunnen worden gehouden van koolzuur, waardoor het stigma dus af en toe even tot opengaan wordt geprikkeld; is het stigma evenwel slechts $\frac{1}{2}$ of 1 secunde open geweest, dan is deze plaats door den luchtstroom (die bij open stigmakleppen natuurlijk wèl tot hier doordringt!) reeds weer geheel of nagenoeg geheel koolzuurvrij gemaakt, en de stigmakleppen worden dus nu weer gesloten.

3°. Wij spelden een Periplaneta op de gewone wijze vast op een kurkplaatje en leggen het proefdier in het waarnemingsbakje *L* van fig. 1. Het glazen deksel blijft achterwege, en wij richten op een der voorste thoracale stigmata een capillair, verbonden met de luchtleiding. Vervolgens leiden wij in het bakje 20 of 25 % CO_2 binnen; het koolzuur kan weliswaar vrij uit het bakje wegdiffundeeren, maar dit gebeurt toch niet zoo snel, of het dier krijgt een hevige dyspnoe. Nu stellen wij den luchtstroom op het eene stigma in werking, en ook nu zien wij weer, dat dit stigma al heel gauw dicht gaat, terwijl de pompbewegingen nog steeds doorgaan. — Het principe van deze proef is dus weer (evenals bij de proeven, genoemd onder 1°. en 2°.), dat wij bij het stigma een zeer lage, in de weefsels van het proefdier een vrij hooge koolzuurspanning hebben. In al deze gevallen zien wij dan ook de pompbewegingen voortduren, terwijl het stigma gesloten is. — Bij deze laatste proef moet de capillair vrij wijd en de luchtstroom vrij sterk zijn, hetgeen wel te begrijpen is, wanneer wij bedenken, dat er bij het gebruik van een zeer nauwe capillair te veel van het omringende koolzuurmengsel met den luchtstroom zou worden meegesleept.

[1]) Ook wanneer het proefdier rustig ligt, gebeurt dit weleens, hoewel minder dikwijls (men vergelijke hiervoor, pag. 88).

4°. Op pag. 81 werd reeds vermeld, dat na een verblijf van enkele minuten in een gasmengsel, bestaande uit 5 % zuurstof en 95 % stikstof, de aanvankelijk opgetreden dyspnoe al vrij sterk verminderd is en dat dan verder de voorste thoracale stigmata reeds bijna voortdurend dicht staan en alleen even open gaan na elke exspiratiebeweging. Ook dit verschijnsel wordt verklaard, wanneer wij aannemen, dat het koolzuur prikkelend inwerkt *bij het stigma zelf*; immers ten gevolge van een exspiratiebeweging zal de betrekkelijk koolzuurrijke lucht uit het inwendige van het dier naar buiten worden gedreven langs de (bijna gesloten) stigmata; het koolzuur doet zijn werking, de stigmata gaan dus open; terstond daarna evenwel volgt de inspiratie, waardoor weer koolzuurarme lucht uit de buitenwereld naar binnen wordt gezogen, in de buurt van de stigmata bevindt zich dus nu geen of bijna geen koolzuur meer, en terstond daarop sluiten de stigmata zich.

Geheel overeenkomstige verschijnselen konden worden waargenomen bij de volgende proeven.

5°. Thunberg („Atmung ohne Atembewegungen", Klinische Wochenschrift, Band IV, No. 12, Maart 1925, pag. 536—538) heeft een pomp („barospirator") geconstrueerd, die het mogelijk maakt om bij den mensch bij volkomen stilstand van de borstkas toch de longlucht flink te ververschen. Het principe is dit, dat de proefpersoon wordt opgesloten in een cylinder, die luchtdicht verbonden is met een tweeden cylinder met hermetisch sluitenden zuiger. Door dezen zuiger met kracht heen en weer te bewegen, kan men den luchtdruk in het heele systeem beurtelings op b.v. 1 en $^6/_7$ atmospheer brengen. Deze drukschommelingen doen zich via neusholte, neuskeelholte, keelholte, strottenhoofd en luchtpijp natuurlijk ook gevoelen in de longen, en het gevolg is, dat bij elke drukverlaging een exspiratie en bij elke drukverhooging een inspiratie tot stand komt, geheel passief, en *zonder dat de borstkas van volume verandert*: immers, de drukschommelingen doen zich evengoed tegen den binnenwand als tegen den buitenwand van de borstkas gevoelen.

Hetzelfde principe kunnen wij nu b.v. ook in toepassing brengen bij insecten: zonder dat het dier zelf ademhalingsbewegingen uitvoert, kunnen wij toch naar willekeur de tracheelucht ververschen door in de ruimte, waarin het proefdier zich bevindt, den luchtdruk beurtelings hoog en laag te maken. Op deze manier hebben wij het b.v. volkomen

in onze hand om de weefsels van het proefdier bijzonder arm aan koolzuur te maken, enz.

De pomp, die voor dit doel geconstrueerd werd, bestond uit een stevigen koperen cylinder, waarin een zuiger heen en weer kon worden bewogen, die zoowel tegen overdruk als ook tegen onderdruk bestand was. Een cylindrisch, in de buis passend stuk rubber met doorboring, dat tusschen twee doorboorde koperen plaatjes met behulp van twee schroeven op den van een schroefdraad voorzienen zuigerstang was bevestigd, bleek zeer goed als zuiger dienst te kunnen doen. Door de beide schroeven meer of minder sterk aan te draaien, kon ik den zuiger meer of minder stevig in den cylinder laten passen. Het voordeel van een stevig in den cylinder klemmenden zuiger is n.l., dat een dergelijke zuiger op de plaats blijft staan, dien men hem geeft, en dus niet teruggedreven wordt, wanneer de druk in den cylinder b.v. 2 atm. is. Deze pomp, die een capaciteit had van ongeveer 0.3 d.M^3., werd door middel van vacuumslang verbonden met een nieuw, speciaal voor dit doel vervaardigd waarnemingsbakje, dat ter wille van de stevigheid gemaakt was van koper, maar overigens geheel overeenkwam met het waarnemingsbakje *L* van figuur 1. Een gesloten vloeistofmanometer aan den anderen kant van het waarnemingsbakje (dat een inhoud had van ongeveer $^1/_4$ d.M^3.) wees aan, dat de druk in het heele systeem (pomp + vacuumslang + waarnemingsbakje + manometer) door één beweging van den zuiger van ongeveer $^1/_2$ op 1 atmospheer, of van $^2/_3$ op $1^1/_3$ of van 1 op 2 atmospheren of omgekeerd kon worden gebracht.

Met deze apparatuur werden de volgende proeven gedaan : een proefdier werd op de gewone wijze opgespeld en in het koperen waarnemingsbakje in den op 28° C. gehouden thermostaat gebracht. De stand van den zuiger (de heele pomp was naast den thermostaat stevig op de tafel bevestigd) was zoo diep mogelijk ingedrukt, en de druk in 't heele systeem was bij dezen zuigerstand dus gelijk één atmospheer. Door het uittrekken van den zuiger werd de druk dus van 1 op $^1/_2$ atmospheer gebracht ; neemt men op dit moment het voorste thoracale stigma waar, dan ziet men terstond na deze drukvermindering dit stigma wijd open gaan, het stigma blijft nog enkele secunden wijd open, begint daarna de gewone trillende bewegingen te vertoonen, en gaat al trillend langzamerhand meer en meer dicht. Na verloop van b.v. 8 secunden is het stigma weer nagenoeg gesloten, en de oorspronkelijke toestand is dus teruggekeerd. Wanneer men nu of na nog eenigen tijd

den druk weer van $^1/_2$ in 1 atmospheer verandert, dan heeft dit op de stigmawijdte meestal dezen invloed, dat de gewone, in lucht altijd optredende stigmatrillingen nu gedurende eenige secunden achterwege blijven. De hier besproken verschijnselen worden ter wille van de overzichtelijkheid nog eens voorgesteld in onderstaande curve (fig. 3),

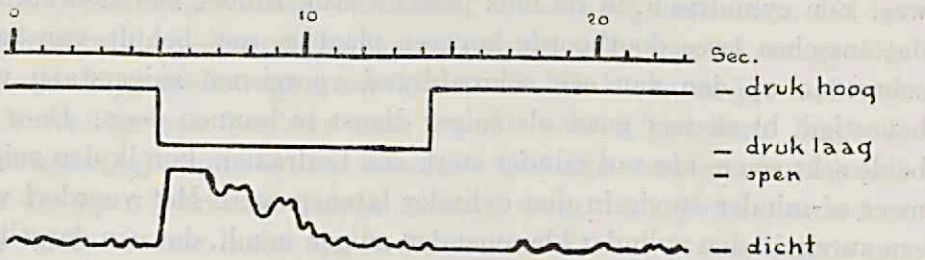

Fig. 3. Invloed van drukveranderingen op de stigmawijdte. De bovenste lijn geeft secunden weer; de tweede lijn vertoont de drukveranderingen, de onderste lijn de stigmabewegingen.

die evenals de curve van fig. 2 op pag. 67 niet op automatische registratie berust, maar volgens mijn waarnemingen geteekend is. Doet men dezelfde proef nog eens over, maar nu zóó, dat men den druk van $1^1/_3$ op $^2/_3$ of van 2 op 1 atmospheer brengt (en later weer terug van $^2/_3$ op $1^1/_3$ resp. van 1 op 2 atmospheren), dan is het resultaat in al deze gevallen precies hetzelfde: drukvermindering doet een bijna gesloten stigma open gaan, drukvermeerdering doet een bijna gesloten stigma nog iets meer dicht gaan.

Wanneer wij ons afvragen, wat er in de buurt van het stigma zal gebeuren op het moment, dat wij den druk *verminderen*, dan is het duidelijk, dat door deze drukvermindering een luchtstrooming in het tracheeënstelsel moet ontstaan van soortgelijken aard als een exspiratieluchtstroom, n.l. van de fijnere tracheevertakkingen (en in dit geval ook zelfs van die tracheevertakkingen, die door een gewone exspiratiebeweging *niet* samengedrukt worden!) naar de wijdere en naar buiten. In de buurt van de stigmata komt dus betrekkelijk koolzuurrijke [1]) lucht uit het inwendige van het dier, en door dit koolzuur wordt het stigma tot open gaan geprikkeld. Het is weliswaar juist, dat door de drukvermindering van 1 op $^1/_2$ atmospheer ook de partieele druk van het koolzuur tot op de helft gereduceerd wordt; dit neemt evenwel niet weg, dat ten gevolge van de hier optredende luchtstrooming de

[1]) Dat deze lucht tevens betrekkelijk zuurstofarm is, doet in dit verband niet ter zake (zie boven, pag. 82 en 92).

koolzuurdruk in de buurt van het stigma toch zal moeten stijgen. Daarentegen is het volkomen duidelijk, dat de koolzuurdruk in de fijnere tracheevertakkingen (en later ook in de weefsels) ten gevolge van de drukvermindering moet dalen. De slotsom is dus, dat bij *stijging* van den koolzuurdruk in de buurt van de stigmata en tevens *daling* van den koolzuurdruk in de weefsels de stigmata open gaan, hetgeen weer een belangrijke steun is voor onze opvatting, dat de diffusieregeling een perifere regeling is, en dat de perceptie plaats vindt bij de stigmata.

De verschijnselen, die wij waarnemen na drukverhooging (het nog iets meer dicht gaan van een reeds bijna gesloten stigma) zijn, zooals gemakkelijk in te zien is, eveneens geheel in overeenstemming met deze opvatting: immers, ten gevolge van de drukverhooging moet een „inspiratieluchtstroom" (*geen* inspiratie*beweging*!) tot stand komen, in de buurt van de stigmata komt dus koolzuurarme buitenlucht, en de stigmata gaan dus meer dicht. Dat de koolzuurdruk in de weefsels juist stijgt, heeft blijkbaar niet den minsten invloed: alleen de koolzuurdruk *bij de stigmata* is van beteekenis bij de diffusieregeling.

Wanneer men eerst een drukverlaging en terstond daarop (b.v. 1 sec. later) een drukverhooging tot stand brengt, dan neemt men het volgende waar: het stigma, dat door de drukverlaging tot opengaan was gedwongen, gaat bij de onmiddellijk daarop volgende drukstijging ook dadelijk weer geheel dicht (fig. 4).

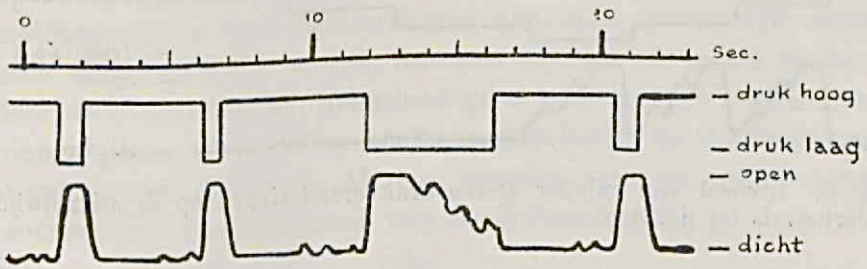

Fig. 4. Drukverlaging, terstond gevolgd door drukverhooging. Verklaring als bij fig. 3.

Maakt men een aantal keeren *snel* achter elkaar drukdaling en drukstijging, dan gaat alleen bij de eerste drukdaling het stigma open en bij de volgende drukstijging ook meteen weer dicht; alle volgende drukveranderingen hebben niet den minsten invloed, het stigma blijft

verder gesloten (fig. 5). — De verklaring hiervan is duidelijk : immers door alle volgende drukverlagingen wordt alleen koolzuur*arme* (want *pas* naar binnen geperste) lucht bij het stigma gebracht. — De op 't eerste gezicht wellicht niet geheel ondenkbaar schijnende opvatting, dat de stigmabewegingen ten gevolge van drukveranderingen misschien geheel van *passieven* aard zouden kunnen zijn (n.l. het *mechanisch* effect van de door de drukveranderingen opgewekte luchtstroomingen), wordt door deze laatste proef meteen op afdoende wijze weerlegd.

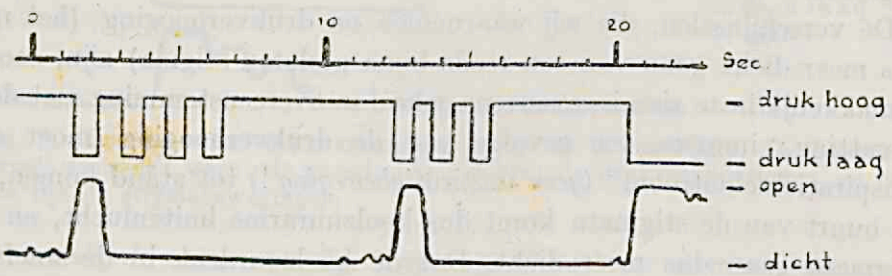

Fig. 5. Invloed van snel op elkaar volgende drukveranderingen op de stigmawijdte. Verklaring als bij fig. 3.

Wanneer men den invloed van *minder sterke* drukveranderingen onderzoekt, dan vindt men misschien iets minder sterke, maar geheel overeenkomstige resultaten (fig. 6).

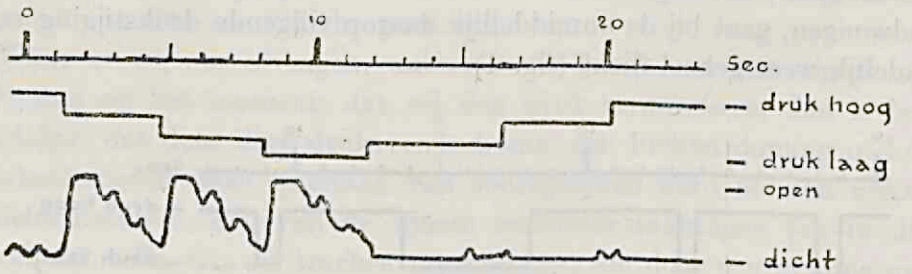

Fig. 6. Invloed van minder sterke drukveranderingen op de stigmawijdte. Verklaring als bij fig. 3.

Wanneer de stigmata ten gevolge van het spartelen van het proefdier openstaan, dan heeft het maken van een drukverlaging op dat moment niet het minste effect. Maakt men evenwel een drukverhooging, dan gaat een wijd openstaand stigma terstond dicht !

Het behoeft wel niet nader uiteengezet te worden, dat al deze verschijnselen geheel in overeenstemming zijn met onze opvatting, dat

de diffusieregeling een perifere regeling is. Al deze proeven wijzen er op, dat alleen de koolzuurdruk *bij de stigmata* van invloed is op de stigmawijdte.

Tenslotte verdient nog een meer bijkomstig verschijnsel vermelding, dat ik bij deze proeven heb waargenomen. Sommige dieren vertoonden n.l. bij elke drukvermindering een vrij aanzienlijke volumevergrooting, bij drukverhooging een flinke volumevermindering. Andere dieren vertoonden dit verschijnsel in 't geheel niet. Het is duidelijk, dat het optreden van deze verschijnselen wijst op de aanwezigheid van *afgesloten* gasmassa's binnen in het dier. Daar het verschijnsel niet alleen bij gesloten maar ook bij open stigmata voorkwam, leek het mij waarschijnlijk, dat deze gassen zich niet in het tracheeënstelsel, maar in het darmkanaal of in de lichaamsholte moesten bevinden. Inderdaad bleek bij sectie van enkele proefdieren, die dit verschijnsel vertoonden, dat in het darmkanaal van deze dieren een kleine hoeveelheid gas aanwezig was. Hiermee was dus ook dit verschijnsel bevredigend verklaard.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat uit deze proeven met de pomp van THUNBERG is gebleken, dat een open stigma na drukverhooging dicht gaat en na drukverlaging open blijft; en dat een (bijna) gesloten stigma door drukverlaging open gaat en door drukverhooging nog meer dicht gaat. Alleen wanneer men herhaaldelijk achterelkaar drukverhooging en drukverlaging maakt (fig. 5, pag. 98) gaat een gesloten stigma door drukverlaging niet open, maar blijft dicht, hetgeen direct duidelijk wordt, wanneer wij bedenken, dat in dat geval door de drukverlaging inderdaad geen koolzuurrijke, maar pas naarbinnen geperste, dus nog koolzuurarme lucht in de buurt van het stigma wordt gebracht. Al deze proeven steunen onze voorstelling omtrent den *periferen* aard van de diffusieregeling.

6°. KROGH heeft in een artikel in de „Middelser fra Dansk naturhistoriske Forening, Kjöbenhavn, Band 68, 1917, pag. 319, geschreven, dat men door narcotica de stigmata tot open gaan kan dwingen; het injiceeren van het heele tracheeënstelsel gelukt n.l. veel beter bij wèl- dan bij niet-genarcotiseerde dieren. Inderdaad zag ik bij een opgespelde Periplaneta de voorste thoracale stigmata terstond wijd

open gaan, wanneer door het waarnemingsbakje lucht met aetherdamp werd geleid (door inschakeling van een waschfleschje met aether). Tevens zag men het proefdier evenwel krampachtig trekkende bewegingen uitvoeren, zoodat men al dadelijk den indruk kreeg, dat het opengaan der stigmata heel goed niet direct het gevolg van de aetherdampen kon zijn, maar het gevolg van het door de krampachtige trekkingen optredende koolzuur [1]). Om dit nader te onderzoeken heb ik deze proef zoo gevarieerd, dat het opgespelde dier niet in het waarnemingsbakje werd geplaatst, maar gewoon in de lucht, en dat uit een op een der voorste thoracale stigmata gerichte capillair een lucht-aetherdampmengsel naar dit stigma stroomde. Onder deze proefomstandigheden traden ook al gauw de krampachtige trekkingen op, maar in de buurt van het onderzochte stigma bevond zich natuurlijk *geen* koolzuur, maar wel lucht en aetherdamp. Inderdaad bleef het stigma nu dicht [2]), waaruit dus duidelijk blijkt, dat ook in dit geval de stigmata *alléén* reageeren op het koolzuurgehalte van de lucht in hun eigen omgeving. — Bij wijze van contrôleproef werd nog een gasmengsel, bestaande uit 10 % koolzuur en 90 % lucht, door een waschfleschje met aether en vervolgens door de capillair naar het stigma geleid; inderdaad ging het stigma nu zeer wijd open!

Overeenkomstige proeven met chloroformdampen in plaats van aetherdampen hadden alleen in zooverre een ander resultaat, dat de proefdieren in een lucht-chloroformdampmengsel veel minder krampachtige trekkingen vertoonen; in overeenstemming hiermee zag men in dit narcoticum de stigmata ook veel minder open gaan dan in een lucht-aetherdampmengsel.

Uit deze proeven volgt dus, dat het open gaan der stigmata in narcotica, vooral in aetherdamp, niet direct doch slechts indirect het gevolg is van de aanwezigheid van het narcoticum. De hiermee uitgevoerde proeven bewijzen in de eerste plaats nog eens, dat *koolzuur* de prikkelende stof is, die de openingswijdte der stigmata regelt, en bovendien, dat de perceptie plaats vindt bij de stigmata.

---

[1]) Op den duur worden de krampachtige trekkingen minder (narcose) en nu staat het stigma inderdaad minder ver open. Zuigt men nu lucht door, dan worden de krampachtige trekkingen weer erger (de narcose gaat terug) en het stigma gaat weer verder open. Zuigt men nu weer lucht met aetherdamp door, dan gaat het stigma weer half dicht, enz. enz.

[2]) Slechts af en toe (hoogstens enkele keeren per minuut) ging het stigma heel even (b.v. 1 sec.) open. Men zie hieromtrent pag. 93.

7°. Isoleert men een klein gedeelte van den thorax in dier voege, dat het zoo verkregen praeparaat alleen bestaat uit een der voorste thoracale stigmata met zijn naaste omgeving (zoodat dus van een verbinding van dit stigma met het buikmerg in het geheel geen sprake meer kan zijn), dan blijkt dit stigma door 25 à 30 (of meer) percenten koolzuur nog steeds tot open gaan te worden gedwongen; lagere CO_2-percentages zijn bij een dergelijk praeparaat doorgaans onwerkzaam [1]). Wanneer men ook bij deze hooge koolzuurpercentages wil vasthouden aan de voorstelling van een reflectorische werking van het koolzuur, dan moet men aannemen, dat *vlak bij* het stigma een ganglion voorkomt. Inderdaad zijn door LANDOIS en THELEN (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 17, 1867, pag. 191) vlak bij de stigmata van „verschillende insectensoorten" ganglia gevonden, die door zenuwen in verbinding staan met de spieren der stigmasluitapparaten. Men zie hieromtrent ook BABÁK, in WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 2, pag. 368, 374 en 377.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat bij Periplaneta americana twee vormen van ademhalingsregeling voorkomen, n.l. 1°. de diffusieregeling, en 2°. de ventilatieregeling. In rust komen bij 28° C. geen ventilatiebewegingen voor, en de stigmata zijn doorgaans nagenoeg gesloten. Na spartelen gaan de stigmata open, en na hevig spartelen treden bovendien ook ventilatiebewegingen op. Evenzoo gaan in lage CO_2-percentages de stigmata reeds wijd open, terwijl in hooge CO_2-percentages bovendien ook ventilatiebewegingen optreden. Koolzuur speelt bij de ademhalingsregeling van Periplaneta een veel belangrijker rol dan zuurstofgebrek. In tegenstelling met de *centrale* ventilatieregeling is de diffusieregeling een *perifere* regeling: de perceptie van den koolzuurprikkel vindt vlak bij de stigmata zelf plaats, en de verschillende stigmata reageeren totaal onafhankelijk van elkaar, elk op het koolzuurgehalte van zijn eigen naaste omgeving.

[1]) Bij een gedecapiteerde Periplaneta reageeren de stigmata op enkele percenten koolzuur nog evengoed met open gaan als bij een intact dier. Ook na spartelen gaan de stigmata bij een gedecapiteerd dier eenigen tijd wijd open.

HOOFDSTUK IV.

Bewegingen der stigmata bij andere insecten en bij Spinnen.

A. Insecten.

I. *Periplaneta orientalis (24° C.).*

De ligging en bouw der stigmata stemt geheel overeen met de ligging en bouw bij Periplaneta americana. Ook de reacties (voor zoover onderzocht) stemmen overeen met die van P. americana: richt men met behulp van een capillair een 5 % CO_2-stroom op een der voorste thoracale stigmata, dan ziet men na enkele secunden het stigma wijd open gaan. Na het onderbreken van dezen 5 % CO_2-stroom gaat het stigma spoedig weer dicht. In rust (en in lucht) nemen wij soortgelijke verschijnselen waar als bij P. americana: zwakke trillingen van de bewegelijke (proximale) klep, waarbij de openingswijdte voortdurend zeer gering is. Ook bij P. orientalis gaat het stigma na spartelen wijd open. — Bij zeer jonge exemplaren van deze diersoort (lengte 6 à 8 m.M.) heb ik de voorste thoracale stigmata tot opengaan kunnen dwingen door er een 10% CO_2-stroom op te richten. Hetzelfde geldt ook voor jonge exemplaren van Periplaneta americana van ongeveer dezelfde afmetingen.

II. *Gryllus domesticus (24° C.).*

Het voorste thoracale stigma is niet geschikt om te worden waargenomen; de opening wordt overdekt door een onbewegelijke klep, en het sluitapparaat zit vermoedelijk meer naar binnen. Het tweede paar thoracale stigmata daarentegen is goed bruikbaar; deze stigmata bevinden zich iets dorsaal en iets distaal van de aanhechtingsplaats van het derde paar pooten. Het proefdier wordt b.v. op zijn rechterzijde

liggend opgespeld, de derde poot van de linkerzijde wordt nu lateraalwaarts en ventraalwaarts op zij gebogen, en het linker tweede thoracale stigma is nu van den lateralen kant duidelijk te zien. In rust is ook dit stigma vrijwel gesloten; de trillingen zijn bij 24° C. vrij gering. De distale klep is bewegelijk, de proximale staat stil. Door 3 %, 5 % of 10 % CO_2 worden hevige pompbewegingen opgewekt (ongeveer 40, 60 of 90 per minuut), waarbij het geobserveerde stigma voortdurend wijd open staat. — Ook na spartelen (gewoon in lucht) ziet men het stigma wijd open staan; dan evenwel ziet men het stigma meestal bij elke pompbeweging eerst even wijd open en daarna bijna (niet geheel) dicht gaan. — Laat men uit een capillair een 10 % zuurstof-90 % stikstofmengsel naar het stigma stroomen, dan blijft dit stigma gesloten.

III. *Gryllotalpa vulgaris* (20° C.).

Deze diersoort bezit zeer groote, zelfs met het bloote oog gemakkelijk waarneembare stigmata. Het voorste thoracale stigma, dat zich bevindt tusschen het voorste en het middelste paar pooten, heeft den vorm van een ± 4 m.M. lange spleet, waarvan de distale rand voorzien is van een rij zeer stevige haren; welke rand bewegelijk is, is niet duidelijk te zien (vermoedelijk beide). — Ook het tweede paar thoracale stigmata is flink groot (meer dan 1 m.M. lang); hier is eveneens de distale rand voorzien van zeer stevige haren, terwijl verder alleen de proximale klep bewegelijk is. Deze stigmata bevinden zich tusschen het tweede en derde pootenpaar. — Dorsaal van het derde pootenpaar vindt men weer een paar stigmata, waarvan de distaal-dorsale klep bewegelijk is. Dan volgen nog een aantal abdominale stigmata, wier bewegingen evenwel niet zeer gemakkelijk waarneembaar zijn. — Bij een rustig liggend dier zijn ook hier de stigmata nagenoeg gesloten; trillende bewegingen van de bewegelijke klep komen niet voor. Na spartelen voert het abdomen pompbewegingen uit; de drie voorste paren stigmata gaan daarbij tijdens de exspiratie telkens even dicht, overigens staan zij wijd open. Richt men een 5 of 10 % CO_2-stroom op een der stigmata van de 3 voorste paren, dan ziet men, dat dat stigma na 10 of 15 secunden langzaam begint open te gaan; na 15 of 20 secunden staat het stigma wijd open en blijft verder wijd open. Het opvallende hierbij is dus, dat deze reactie betrekkelijk zoo lang op zich

laat wachten. — Laat men een gasmengsel, bestaande uit 10 % O_2 en 90 % N_2 naar een der stigmata stroomen, dan blijft dat stigma gesloten.

IV. *Dixippus morosus* (*16° C.*).

Reeds VON BUDDENBROCK en VON ROHR hebben trillende bewegingen van de bewegelijke stigmakleppen beschreven; bij de abdominale stigmata is alleen de ventrale klep bewegelijk. Bij 16° C. vertoont Dixippus geen ventilatiebewegingen; richt men een 5 % CO_2-stroom op een der stigmata, dan gaat dit stigma reeds na 2 à 3 secunden wijd open. Een gasmengsel met slechts 10 % zuurstof heeft geen invloed. — Na spartelen gaan de stigmata eveneens wijd open. Het op pag. 46 vermelde, door VON BUDDENBROCK en VON ROHR waargenomen verschijnsel, dat de thoracale stigmata bij elke exspiratiebeweging even open gaan, is wellicht het gevolg van de omstandigheid, dat door elke exspiratiebeweging lucht met een vrij hoog koolzuurgehalte in de buurt van deze stigmata wordt gebracht. Men zie verder pag. 94.

V. *Agrion pulchellum* (*Odonata*). (*24° C.*).

Iets dorsaal van de aanhechtingsplaats van het derde paar pooten ziet men aan elken kant van den thorax een stigma. Het dier wordt in zijligging opgespeld, en de stigmabewegingen kunnen nu van ter zijde gemakkelijk worden waargenomen. In rust is het stigma doorgaans bijna gesloten, zonder veel trillingen uit te voeren. Na spartelen ziet men het stigma wijd open gaan, daarna treden zwakke en vrij trage, trillende bewegingen op, en het stigma gaat langzamerhand weer meer en meer dicht. Door een 10 % CO_2-stroom op het stigma te richten, kan men het in belangrijk minder dan 1 sec. wijd open doen gaan. Een 4 % CO_2-stroom heeft binnen 1 of 2 sec. het open gaan ten gevolge. Richt men een gasstroom, bestaande uit 10 % O_2 en 90 % N_2, op het stigma, dan heeft dit geen effect: het stigma blijft gesloten. — De distale rand van het stigma is bewegelijk. Het sluitapparaat bevindt zich niet geheel aan den buitenkant van het dier, maar is toch heel goed waarneembaar.

VI. *Ischnura elegans* (*Odonata*). (*24° C.*).

Voor deze diersoort geldt hetzelfde als voor Agrion pulchellum.

VII. *Sialis lutaria* (*Neuroptera*). (24° C.).

Tusschen het voorste en het tweede pootenpaar bevindt zich een klein stigma, waarvan de proximale klep bewegelijk is. In rust is het stigma vrijwel gesloten zonder trillingen uit te voeren ; na spartelen gaat het stigma enkele secunden wijd open en al spoedig ook weer dicht. Laat men uit een capillair een 5 of 10 % CO_2-mengsel naar het stigma stroomen, dan ziet men het weldra open gaan, terwijl een gasmengsel, bestaande uit 10 % O_2 en 90 % N_2, weer volstrekt geen invloed heeft : het stigma blijft gesloten.

VIII. *Limnophilus rhombicus* (*Trichoptera*). (24° C.).

Van ter zij ziet men een vrij groot thoracaal stigma tusschen het eerste en het tweede pootenpaar. In rust is dit stigma meestal zoo dicht gesloten, dat het stigma nauwelijks te zien is als een zwakke plooi. Na spartelen evenwel gaat het stigma spoedig open, soms zeer wijd, waarbij tevens blijkt, dat vlak achter de stigmakleppen talrijke haren aanwezig zijn. Tijdens het spartelen blijft het stigma stevig gesloten. — Het is niet duidelijk te zien, welke klep bewegelijk is ; vermoedelijk zijn de proximale en de distale klep beide bewegelijk. In rust worden soms zwakke en trage, trillende bewegingen door de stigmakleppen uitgevoerd. Laat men een gasmengsel, bestaande uit 5 % CO_2 en 95 % lucht, naar het stigma stroomen, dan begint het stigma na $^1/_2$ à 2 sec. langzaam open te gaan, en na nog 2 à 3 sec. is het stigma wijd geopend. Een gasstroom met slechts 10 % zuurstof heeft geen effect : 't stigma blijft gesloten.

IX. *Limnophilus affinis* (*Trichoptera*). (24° C.).

Voor deze soort geldt precies hetzelfde als voor Limnophilus rhombicus.

X. *Tipula sp.?* (*Diptera*). (20° C.).

Tusschen de aanhechtingsplaats van den derden poot en het „kolfje" vindt men, aan elken kant van het lichaam, dicht bij elkaar, twee stigmata. Het proefdier wordt op zijn zijde gelegd en bevestigd op een kurkplaat ; van den lateralen kant zijn de stigmabewegingen nu zeer dui-

delijk te zien. In rust zijn beide stigmata gesloten ; trillende bewegingen komen niet voor. Richt men een 4 % CO_2-stroom op de beide stigmata, dan gaan zij na korten tijd (b.v. na 3 sec.) langzaam open. Sluit men den 4 % CO_2-stroom af, dan gaan beide stigmata spoedig weer dicht. Een gasstroom, bestaande uit 10 % O_2 en 90 % N_2, heeft niet den minsten invloed : de stigmata blijven gesloten. — Duidelijk kan men zien, dat zoowel de ventrale als de dorsale stigmaranden bewegen.

B. Spinnen (28° C).

Bij verschillende Spinnen (b.v. bij Epeira diademata, Meta segmentata, Tetragnatha obtusa, Tegenaria domestica en Cybaeus tetricus) zijn de tracheelongstigmata met een flink vergrootende loupe zeer duidelijk te zien. De proefdieren werden op den rug of op een der zijkanten gelegd en met enkele spelden op een kurkplaatje bevestigd. Van de ventrale en eenigszins van de distale zijde zijn de stigmata goed waarneembaar.

In overeenstemming met wat Willem (zie boven, pag. 46) heeft gezien bij Pholcus, heb ook ik altijd waargenomen, dat de tracheelongstigmata van een rustig liggend proefdier *in lucht doorgaans nagenoeg gesloten* zijn [1]). Ook Weiss (zie boven, pag. 47) heeft dit reeds waargenomen, maar deze auteur kwam hierbij tot de zonderlinge opvatting, dat het gesloten zijn der stigmata een soort „Atemnot" voorstelt. Deze opvatting is des te merkwaardiger, omdat Weiss zelf gezien heeft, dat de stigmata na spartelen juist open gaan. — Terecht zegt Weiss, dat het open gaan gebeurt, doordat de distale wand van de tracheelong, die gewoonlijk tegen den proximalen rand van het stigma ligt, zich uit deze houding terugtrekt. — Het open gaan der stigmata na spartelen heb ik slechts zelden en dan nog niet zeer duidelijk kunnen waarnemen ; de zaak was n.l., dat mijn proefdieren bijna nooit spartelden, hetgeen wellicht in verband staat met mijn wijze van opspelden, waarbij de pooten van het proefdier vrijwel onbewegelijk gemaakt waren, in tegenstelling met de methode van Weiss, die de dieren zoo bevestigde, dat de pooten geheel vrij bleven. — Ook zou men misschien

[1]) Stigmatrillingen, zooals die bij Periplaneta en sommige andere insectensoorten in rust vaak voorkomen, heb ik bij rustig liggende spinnen nooit waargenomen.

kunnen denken aan een invloed van het jaargetijde: mijn proeven met spinnen vonden n.l. hoofdzakelijk in den winter plaats.

Hoe dit ook zij, ook ik heb enkele keeren kunnen waarnemen, dat de stigmata na spartelen een weinig open gaan. Veel duidelijker was de invloed van een gasmengsel met enkele percenten CO_2 op de openingswijdte, zooals blijkt uit de volgende proeven (proefopstelling van fig. 1, pag. 62; 28° C.).

In een gasmengsel, bestaande uit 1 % CO_2 en 99 % lucht, gaan de stigmata zeer langzaam een klein eindje open (naar schatting ongeveer $^1/_{10}$ van de maximale openingswijdte).

In een gasmengsel, bestaande uit $1\frac{1}{2}$ % CO_2 en $98\frac{1}{2}$ % lucht, gaan de stigmata eveneens langzaam open, iets verder dan in 1 % CO_2 ($\pm$ $^1/_5$ van de maximale openingswijdte).

In een gasmengsel, bestaande uit 2 % CO_2 en 98 % lucht, gaan de stigmata weer iets verder open ($\pm$ $^2/_5$ van de maximale openingswijdte).

In een gasmengsel, bestaande uit 3 % CO_2 en 97 % lucht, gaan de stigmata al spoedig vrij ver open ($\pm$ $^3/_5$ van de maximale openingswijdte).

In een gasmengsel, bestaande uit 5 % CO_2 en 95 % lucht, gaan de stigmata nog iets wijder open ($\pm$ $^4/_5$ van de maximale openingswijdte).

In een gasmengsel, bestaande uit 10 % CO_2 en 90 % lucht, gaan de stigmata terstond zeer wijd open (maximaal). Pompbewegingen, van welken aard dan ook, komen niet voor.

In gasmengsels, bestaande uit 20 of 30 % CO_2 en 80 of 70 % lucht, voert het dier soms krampachtige krommingen van het abdomen uit, gepaard gaande met hevige spartelbewegingen. Het lijkt mij zeer onwaarschijnlijk, dat door deze bewegingen een noemenswaardige ventilatie van de tracheelongen tot stand wordt gebracht. — Ook in deze gasmengsels staan de stigmata voortdurend wijd open.

Wanneer wij den invloed van de gasmengsels met 1, 1½, 2, 3, 5 en 10 % koolzuur op de tracheelongstigmata met elkaar vergelijken, dan zien wij, dat hier een fraaie *quantitatieve relatie* bestaat tusschen het koolzuurpercentage en de stigmawijdte. Ook bij Periplaneta is iets dergelijks wel aanwezig, maar (o. a. ten gevolge van de trillende bewegingen van het stigma) veel minder duidelijk.

Bij Cybaeus tetricus heb ik enkele keeren de glanzende randen van een twintig- of dertigtal tracheelongplaatjes door het wijd geopende stigma heen kunnen waarnemen (proefdier in 5 of 10 % CO_2). Nooit heb ik evenwel het dikker en dunner worden der plaatjes kunnen constateeren, noch ook dikteschommelingen van het heele complex longplaatjes, zooals Willem bij Pholcus door de huid heen heeft waargenomen (zie boven, pag. 23). Wij moeten dus aannemen, dat dergelijke dikteschommelingen in ieder geval niet altijd of niet bij alle spinnen voorkomen.

Ook in dit geval heeft zuurstofgebrek lang niet zooveel invloed als koolzuur, zooals uit de volgende proeven blijkt:

In een gasmengsel, bestaande uit 15 % zuurstof en 85 % stikstof, vertoonen de dieren precies dezelfde verschijnselen als in lucht: de stigmata blijven (nagenoeg) gesloten.

Ook in een gasmengsel, bestaande uit 10 % zuurstof en 90 % stikstof, blijven de stigmata (nagenoeg) gesloten.

In een gasmengsel, bestaande uit 5 % zuurstof en 95 % stikstof, spartelen de proefdieren soms, waarbij de stigmata meestal even open gaan, evenwel nooit lang achterelkaar; na eenigen tijd, wanneer het spartelen is opgehouden, staan de stigmata weer nagenoeg dicht.

Ook in een gasmengsel, bestaande uit 2½ % zuurstof en 97½ % stikstof, treden meestal spartelende bewegingen op; men krijgt den indruk, dat in dit gasmengsel de stigmata een weinig open staan, ook wanneer het dier niet spartelt (ongeveer even wijd als in 1½ of 2 % CO_2).

Ook bij de spinnen zien wij weer, dat gering zuurstofgebrek geen invloed heeft, maar een geringe overmaat van koolzuur wèl. Wij mogen dus aannemen, dat het open gaan der stigmata ook in dit geval het

directe gevolg is van den door het spartelen verhoogden koolzuurdruk. Het schijnt dus, dat wij hier, evenals bij de genoemde Insecten, te doen hebben met een *diffusieregeling*, waarbij koolzuur als prikkelende stof optreedt. Dat het open gaan der stigmata het naar buiten diffundeeren van koolzuur en het naar binnen diffundeeren van zuurstof moet bevorderen, en daardoor de koolzuurspanning in de tracheelongen moet doen dalen en de zuurstofspanning doen stijgen, ligt voor de hand; men zie hieromtrent verder pag. 111 van dit proefschrift. Tijdens het open en dicht gaan der stigmata moeten natuurlijk zeer geringe lucht*stroomingen* optreden; maar ook in dit geval zijn deze (ongetwijfeld uiterst zwakke) luchtstroompjes m. i. geheel bijkomstig, zooals blijkt uit het feit, dat de tracheelongstigmata *niet telkens open en weer dicht gaan, maar voortdurend open blijven.* Vóór alles is de *verbetering der diffusievoorwaarden* van beteekenis voor het dier.

Wanneer, zooals Willem aanneemt, de tracheelongplaatjes ten gevolge van bloeddrukschommelingen werkelijk beurtelings dikker en dunner worden, dan zullen ten gevolge daarvan wellicht ook inspiratie- en exspiratieluchtstroompjes moeten optreden (men zie hiervoor, pag. 23). Het lijkt mij evenwel niet waarschijnlijk, dat deze luchtstroompjes van groote beteekenis zijn (geringe ventilatiegrootte!); bovendien volgt uit de op pag. 108 vermelde waarneming, dat b.v. bij Cybaeus tetricus deze dikteschommelingen der plaatjes niet of althans niet altijd voorkomen.

Volgens Schimkewitsch, Börner, Weiss en anderen (zie boven, pag. 17, 21 en 25) zouden bepaalde spieren in de buurt van de tracheelongen dienst doen als inspiratie- of exspiratiespieren. Het is natuurlijk zeer wel mogelijk, dat door de contractie van deze spieren luchtstroomingen bij de tracheelongen tot stand kunnen komen; een andere vraag is echter, of dit in het leven dezer dieren werkelijk een rol speelt. Na de hierboven besproken ervaringen van Menge (pag. 14), Willem (pag. 24) en Weiss (pag. 25) lijkt het mij zeer waarschijnlijk, dat de beteekenis van eventueele luchtstroomingen bij de verversching der tracheelonglucht zeer gering is, vergeleken met de beteekenis van de *diffusie.* Daarbij komt dan nog, dat uit de berekeningen van Krogh duidelijk blijkt, dat diffusie bij kleine Tracheaten veel meer vermag, dan men vroeger meestal heeft aangenomen.

Om na te gaan, of de perceptie van den koolzuurprikkel ook bij de

Spinnen perifeer plaats vindt, heb ik een dier (Epeira diademata) op de gewone wijze opgespeld en op elk der beide tracheelongstigmata een capillair gericht. Uit de eene capillair stroomde lucht, uit de andere een 10 % CO_2-mengsel. De resultaten kwamen geheel overeen met die bij Periplaneta americana:

1°. de beide tracheelongstigmata reageeren *totaal onafhankelijk van elkaar*;

2°. de stigmata reageeren zeer snel; het open gaan *begint vrijwel onmiddellijk* na het in werking stellen van den 10 % CO_2-stroom, en na 2 of 4 sec. heeft het stigma de definitieve openingswijdte reeds bereikt. (Dit ter onderscheiding van Periplaneta, waar de stigma-bewegingen een veel vlugger verloop hebben).

Proeven met den barospirator van THUNBERG hadden geen resultaat, hetgeen niet zoozeer behoeft te verwonderen, wanneer wij slechts bedenken, dat bij de zeer kleine tracheelongen van spinnen de diffusieafstanden veel kleiner zijn dan bij de langgerekte tracheeën der insecten, waardoor dus de vermeerdering van den koolzuurdruk bij de stigmata ten gevolge van een drukverlaging bij spinnen vermoedelijk veel geringer zal uitvallen dan bij Periplaneta.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat ondanks de zeer sterk uiteenloopende systematische plaats van de onderzochte Tracheaten (verschillende Insecten en Spinnen) een opvallende overeenstemming in de reacties der stigmata kon worden aangetoond. Bij alle onderzochte diersoorten zijn de stigmata in rust nagenoeg gesloten; door enkele percenten koolzuur worden de stigmata gedwongen tot opengaan; de stigmata reageeren onafhankelijk van elkaar, elk op den koolzuurdruk in zijn eigen naaste omgeving; een diffusieregeling dus met perifere perceptie van den koolzuurprikkel.

HOOFDSTUK V.

Slotbeschouwingen.

Wanneer wij ons afvragen, wat wel de biologische beteekenis kan zijn van het in de allereerste plaats opvallende verschijnsel, n.l. dat de stigmata bij een rustig liggend dier in het algemeen nagenoeg geheel gesloten zijn, dan kan ik hierop antwoorden, dat ik geneigd ben de beteekenis van dat verschijnsel te zoeken in de omstandigheid, dat het naar buiten diffundeeren van *waterdamp* door het bijna gesloten zijn der stigmata belangrijk moet worden belemmerd. Volgens deze opvatting zouden de sluitapparaten dus dienst doen om het *uitdrogen* van de fijnere tracheewanden *te verhinderen*.

Dat het verlies van waterdamp uit de tracheeën werkelijk moet worden belemmerd door het bijna gesloten zijn der stigmata, daaraan valt niet te twijfelen ; ik kom hierop terstond terug. De opvatting, dat dit tegengaan van de verdamping werkelijk *van beteekenis* is voor het dier, is uit den aard der zaak niet zoo gemakkelijk te verdedigen. Ik kom hierop terug op pag. 113.

In de eerste plaats dan het bewijs, dat het verlies van waterdamp bij bijna gesloten stigmata geringer is dan bij wijd geopende stigmata. Op het eerste gezicht lijkt het misschien, alsof dit volmaakt vanzelf spreekt ; toch komt het mij voor, dat een uitvoerig bewijs niet geheel overbodig is. Wanneer wij ons n.l. afvragen, hoe het gesteld is met het naar buiten diffundeeren van *koolzuur* bij open en bij bijna gesloten stigmata, dan kan hieromtrent het volgende gezegd worden : wanneer de stigmata een tijdlang wijd geopend geweest zijn en nu op een gegeven moment bijna gesloten worden, dan is *aanvankelijk* de koolzuurafgifte uit de stigmata natuurlijk vertraagd ; *daar evenwel de koolzuurproductie in de weefsels ongestoord doorgaat*, zal na korten tijd in het heele tracheeënstelsel een iets verhoogde koolzuurdruk optreden, en het koolzuurdrukverval tusschen de lucht juist binnen en de lucht

juist buiten het bijna gesloten stigma zal weldra dermate zijn gestegen, dat de koolzuurafgifte uit het (nog steeds bijna gesloten) stigma weer met de oorspronkelijke snelheid doorgaat. (Dat ten gevolge van den verhoogden koolzuurdruk het stigma nu weer zal open gaan, laten wij hier buiten beschouwing).

Met andere woorden : door het bijna geheel dicht gaan van de stigmata zal het naar buiten diffundeeren van koolzuur *aanvankelijk wèl, maar op den duur niet* verminderd zijn. Wèl zal de koolzuurdruk *in het heele dier* iets hooger worden (en blijven, totdat de stigmata weer open gaan). Ook het omgekeerde is waar : door het open gaan van stigmata, die langen tijd achtereen bijna gesloten zijn geweest, zal het naar buiten diffundeeren van koolzuur aanvankelijk wèl, maar op den duur niet meer vermeerderd zijn ; maar de koolzuurdruk zal natuurlijk in het heele dier iets lager worden en blijven, totdat de stigmata weer meer dicht gaan.

Voor het naar binnen diffundeeren van zuurstof geldt mutatis mutandis geheel hetzelfde : het bijna gesloten zijn der stigmata geeft aanvankelijk een belemmering, maar zoodra ten gevolge van *het regelmatig doorgaande zuurstofverbruik* de zuurstofdruk in het heele dier maar sterk genoeg gedaald is, zoodra m. a. w. het zuurstofdiffusieverval tusschen de lucht juist buiten en de lucht juist binnen het bijna gesloten stigma voldoende gestegen is, zal het naar binnen diffundeeren van zuurstof weer met de oorspronkelijke snelheid doorgaan. In overeenstemming hiermee zien wij, dat GUSTAWA ADLER („De la tension de l'oxygène dans les tissus de quelques Invertébrés". Skandinavisches Archiv für Physiologie, Band 35, 1917, pag. 153) gevonden heeft, dat de zuurstofspanning in de weefsels van Cossus ligniperda omstreeks 12.8 % van een atmospheer bedraagt, en niet ongeveer 18 %, zooals men wellicht verwachten zou op grond van het hierboven (pag. 33) besproken artikel van KROGH, waarin berekend wordt, dat een zuurstofdiffusieverval van 2 % van een atmospheer voldoende moet zijn om in de zuurstofbehoefte van dit dier te voorzien.

Voor het naar buiten resp. naar binnen diffundeeren van koolzuurgas resp. zuurstof geldt dus, dat deze processen door een verandering van de openingswijdte der stigmata aanvankelijk wèl, maar op den duur niet meer worden beïnvloed. (Het spreekt vanzelf, dat dit alleen geldt,

zoolang de openingswijdte niet al te nauw wordt, daar dan het diffusieverval al te groot zou moeten worden). *Voor het naar buiten diffundeeren van waterdamp geldt dit alles evenwel niet*: door het bijna dicht gaan der stigmata moet het afgeven van waterdamp niet alleen aanvankelijk, maar ook op den duur belemmerd worden.

Dit is gemakkelijk in te zien, wanneer wij bedenken, dat het *ontstaan van nieuwe hoeveelheden waterdamp* in het tracheeënstelsel uit den aard der zaak wèl afhankelijk is van *de reeds aanwezige hoeveelheid* waterdamp. Het ontstaan van nieuwe hoeveelheden koolzuur is niet afhankelijk (althans binnen zekere grenzen) van den koolzuurdruk in het tracheeënstelsel, zoodat de koolzuurdruk na het bijna dicht gaan der stigmata eenvoudig gelijkmatig zal stijgen; het ontstaan van nieuwe hoeveelheden waterdamp daarentegen zal door het bijna dicht gaan der stigmata al zeer spoedig sterk belemmerd worden, en wel des te meer naarmate de relatieve vochtigheid van de lucht in het tracheeënstelsel dichter bij 100 % komt. De waterdampdruk zal dus al heel gauw volstrekt niet meer stijgen, n.l. zoodra de rel. vochtigheid 100 % bedraagt; of m. a. w. de waterdampdruk in het tracheeënstelsel kan bij 7° C. nooit hooger worden dan 1 % van een atmospheer, bij 17° C. nooit hooger dan 2 % van een atmospheer, enz. Het waterdampdrukverval tusschen de lucht in het tracheeënstelsel en de buitenlucht blijft in 't algemeen natuurlijk nog belangrijk kleiner, omdat de relatieve vochtigheid van de buitenlucht nooit 0 %, maar dikwijls belangrijk grooter is.

Daar dus het waterdampdrukverval (in tegenstelling met het koolzuurdrukverval) nooit belangrijk zal kunnen stijgen, moeten wij aannemen, dat ten gevolge van het bijna dicht gaan der stigmata de waterdampafgifte niet alleen aanvankelijk, maar ook op den duur belangrijk moet worden belemmerd. Of anders uitgedrukt: *de omstandigheid, dat bij rustig liggende insecten en spinnen de stigmata voortdurend bijna geheel gesloten zijn, maakt, dat het waterdampverlies zeer beperkt blijft, terwijl de gaswisseling er toch niet door gestoord wordt*; het effect is alleen, dat de koolzuurdruk binnen in het dier iets hooger en de zuurstofdruk binnen in het dier iets lager zal zijn, dan men uit de berekeningen van Krogh zou moeten afleiden (zie boven, pag. 112).

In de tweede plaats iets over de opvatting, dat dit tegengaan van waterdampverlies voor de dieren een voordeel is.

Door vele auteurs is er reeds op gewezen, dat de vochtigheidstoestand van de lucht voor vele landdieren evengoed van beteekenis is als voor de landplanten (men denke b.v. aan de structuurverschillen tusschen hygrophyten en xerophyten!) [1]). Terwijl men bij de hoogere landplanten de verdampings*regeling* door stomata kent, is van een overeenkomstige regeling bij dieren tot op heden niets bekend. Nu is het weliswaar in verband met het veel grooter uitwendig oppervlak der planten (in vergelijking met den meer compacten bouw der dieren) gemakkelijk in te zien, dat een verdampingsregeling voor landplanten onontbeerlijker moet zijn dan voor landdieren; maar toch ben ik van meening, dat ook bij vele landdieren (en vooral bij die soorten, die door hun geringe afmetingen een betrekkelijk groot uitwendig oppervlak hebben) het probleem, hoe een al te groote waterdampafgifte kan worden voorkomen, een belangrijke rol speelt. Maar ook voor de grootere soorten, die ter wille van de uitwisseling van koolzuur en zuurstof ademhalingsorganen (longen, tracheeën, tracheelongen) met een groot en uiterst teer oppervlak bezitten, geldt m. i. hetzelfde. Zeer bekend is b.v. de ervaring, dat vele landdiersoorten in de natuur alleen aangetroffen worden op plaatsen, waar de relatieve vochtigheid van de lucht hoog is; ook is het van algemeene bekendheid, dat dergelijke landdieren in droge lucht meestal spoedig sterven. Ook bij het kweeken van vele diersoorten moet men er zorg voor dragen, dat de lucht altijd vochtig blijft („droog" en „nat" terrarium!). — In de literatuur vindt men omtrent deze vraagstukken zeer verspreide opgaven, doch weinig samenvattende beschouwingen. Zoo zegt MENGE b.v. („Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig", Band IV, Heft I, pag. 20, 1843), dat Lycosa ruricola (een Arachnide) in droge lucht binnen enkele dagen sterft, terwijl men ze in een vochtige omgeving wekenlang in leven kan houden. — In het Tijdschrift voor Entomologie, Jaargang 38, 1895, pag. 169, vermeldt OUDEMANS, dat Campodea staphylinus (behoorende tot de Thysanura) in vochtige aarde leeft, en dat dit dier binnen enkele minuten sterft, wanneer men het op een drogen ondergrond aan de vrije lucht blootstelt.

SIMROTH vermeldt (Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Band 42, 1885, pag. 314) de volgende bijzonderheden over Limax arborum:

[1]) Ik herinner hier ook nog even aan de luchtvochtigheids-groeireactie, die door WALTER (Zeitschr. für Botanik, Band 13, 1921, pag. 673—718) gevonden is bij Phycomyces.

vooral bij en na regenachtig weer zijn de dieren bijna geheel doorschijnend, doordat zij een zeer groote hoeveelheid water hebben opgezogen. „Die Quellungsfähigkeit ist Folge und Grund der Anpassung der Nacktschnecke für einen in unserem Klima diesen Thieren ganz ungewöhnlichen Aufenthalt auf Bäumen oder in Felsenritzen, da doch alle anderen bei trockenem Wetter sich am Boden verkriechen. Die Flüssigkeit bildet ein Reservoir für trockene Zeit." Dikwijls vindt men een aantal dieren dicht bij elkaar: „Die Geselligkeit dürfte weniger auf einem psychischen sozialen Triebe beruhen, als auf der Interessengemeinschaft, von der Feuchtigkeit der anderen zu profitieren (wie man denn in einem trockenen Behältnis gern alle Nacktschnecken zusammenfindet)."

En even verder nog: „Was die Gehäuseschnecken durch ihre Schale und das erhärtete Schleimseptum leisten — Widerstand gegen das Austrocknen — wird hier durch den Wasservorrath erreicht." — In de Fransche vertaling van Carl Gegenbaur's „Vergleichende Anatomie" („Manuel d'Anatomie Comparée", Paris 1874) vindt men op pag. 521 de volgende zinsnede: „Chez les Pulmonés terrestres la condition d'un milieu humide subsiste encore comme le montre la préférence de la plupart d'entre eux pour les localités qui sont dans ce cas. Même les genres habitant les lieux secs, ou vivant sous le soleil ardent de la zone chaude, subissent l'influence d'une plus grande humidité de l'air."

Ook Hoffmann („Die Vaginuliden", Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Band 61, 1925, pag. 8) merkt nog eens op, dat deze dieren altijd op zeer vochtige plaatsen leven en alleen bij regenachtig weer uit hun schuilhoeken te voorschijn komen. „Feuchtigkeit ist für die Vaginuliden, wie für Nacktschnecken überhaupt, vielleicht der ausschlaggebendste Lebensfaktor."

Duvernoy en Lerebouillet („Annales des Sciences naturelles (2) Tome 15, 1841, pag. 211) zeggen, dat landisopoden in het algemeen alleen kunnen leven in vochtige lucht. In droge lucht (en ook in water) gaan ze spoedig dood.

Stoller („On the organs of respiration of the Oniscidae", Zoologica, Heft 25, Stuttgart 1899, pag. 17 en 18) zegt, dat Insecten in het algemeen wel in droge lucht kunnen leven, landisopoden evenwel niet. Dat de laatste in droge lucht sterven, wordt volgens Stoller veroorzaakt door het uitdrogen van de „inner gills" [1]); de tracheeachtig

[1]) = endopodieten.

vertakte luchtbuizen van het corpus album der „outer gills" [1]) (STOLLER spreekt over de „tree" der „outer gills") loopen volgens hem geen gevaar uit te drogen, evenmin als de tracheeën der insecten: „We have seen that the mass of air present in the tree is changed very slowly, due to the shape of the tree (having only a single orifice) and the lack of any mechanism for inspiration and expiration. This secures also a retardation in the escape of the water of respiration — that passing off from the blood — to the outer air. It results that the water of respiration becomes distributed through the mass of air in the tree and thus prevents a dessiccating action of the air upon the blood. Thus while it might happen that if ordinary dry atmospheric air were brought into relation with the respiratory surface of the blood cavity it would be fatal to the respiratory process, yet it remains true that the *outer gills* are capable of functioning when the animals are surrounded by the ordinary atmospheric medium". (Dat de dieren in zoo'n milieu toch sterven, komt volgens STOLLER alléén door 't uitdrogen van de platte „*inner* gills". — In overeenstemming hiermee kan Ligidium, die geen corpora alba bezit, dan ook alleen in zeer vochtige lucht leven (l. c. pag. 20).

In 1921 verscheen over hetzelfde onderwerp een uitvoerig onderzoek van VERHOEFF („Ueber die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Entstehung der Landtiere", Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Band 118, 1921, pag. 365—447). Volgens dezen auteur moeten wij drie physiologische groepen van Isopoden onderscheiden (pag. 411):

1°. Uitgesproken amphibische Isopoden, die altijd op zeer vochtige plaatsen leven (b.v. Ligidium);

2°. De meeste gewone landisopoden, die meestal op vochtige, maar ook weleens op vrij droge plaatsen kunnen worden aangetroffen. Al deze soorten bezitten een door VERHOEFF ontdekt systeem van capillaire buizen, gootjes en spleten („capillares Wasserleitungssystem"), waardoor alle waterdruppeltjes, die op den rugkant van het dier terechtkomen, voortgeleid worden naar de pleopoden. De pleopoden, die in lucht altijd in rust zijn, beginnen nu terstond vlugge bewegingen te vertoonen, hetgeen door VERHOEFF wordt opgevat als een bewijs, dat de endopodieten der pleopoden nu fungeeren als kieuwen (pag. 375: „das Schlagen der Pleopoden im Wasser ist das äuszere Zeichen ihrer

[1]) = exopodieten.

Tätigkeit als Kiemen"). Ook wanneer men het heele dier in water brengt (en dus de normale ademhaling door de corpora alba der exopodieten belemmert), beginnen terstond de vlugge bewegingen der pleopoden. In lucht daarentegen zijn de pleopoden stil, en de endopodieten zijn dan vastgekleefd aan de exopodieten door het secreet der pleopodenklieren (pag. 377). Volgens VERHOEFF (pag. 376—380) en anderen dient dit secreet om het uitdrogen der endopodieten te verhinderen. — Niet alleen waterdruppeltjes, die op den rugkant van het dier terechtkomen, worden op deze wijze naar de endopodieten der pleopoden gevoerd; ook op den bodem liggende waterdruppeltjes weten de landisopoden op te nemen met behulp van de als capillairen werkende endopodieten der uropoden. (pag. 382—384). „Was diese wichtige Rolle der Uropodenendopodite für das Leben der Landasseln zu bedeuten hat, kann man sich leicht ausmalen, werden sie doch durch dieselben instand gesetzt, bei jedem Regenschauer ihre Atmung durch Aufnahme frischen Wassers zu steigern und zugleich dem Enddarm einen neuen Wasser*vorrat* zuzuführen." (het overtollige water wordt n.l., zooals op pag. 381 besproken is, opgezogen door den einddarm).

3°. Enkele soorten Isopoden (Armadillo, Syspastus en Hemilepistus) leven in gewone, droge lucht; door een dik huidskelet zijn zij beschermd tegen uitdrogen, en het bij groep 2 beschreven systeem van capillairen komt hier dan ook evenmin voor als bij groep 1. Ook het vlug heen en weer bewegen der pleopoden komt hier nooit voor. De endopodieten zouden hier eenvoudig dienst doen als luchtademhalingsorganen. Hoe meer de Isopoden op het droge leven, hoe geringer de beteekenis van de endopodieten wordt voor het ademhalen in water, en hoe grooter de beteekenis der exopodieten met hun corpora alba wordt voor het ademhalen in lucht.

Door HAASE („Die Abdominalanhänge der Insekten, mit Berücksichtigung der Myriopoden", in GEGENBAUR's Morphologische Jahrbücher, Band 15, 1889) zijn bij vele insecten (speciaal Thysanura) en bij Myriapoden ventraal geplaatste, dunwandige, intrekbare blaasjes en buizen beschreven, die naar alle waarschijnlijkheid dienst doen als ademhalingsorganen, en die alleen in warme, *vochtige* lucht uitgestulpt worden. Collembola b.v. vertoonen in droge lucht spoedig teekenen van „Mattigkeit" (l. c. pag. 360); brengt men ze nu weer in vochtige lucht, dan wordt de ventrale buis weer uitgestulpt. — De abdominale

aanhangselen, die bij verschillende insectenlarven voorkomen, en die volgens verschillende auteurs eveneens dienst zouden doen als ademhalingsorganen, zijn volgens HAASE (pag. 370) alléén goed ontwikkeld, „wenn der Embryo in *feuchter* und vielleicht zugleich erwärmter Luft, also unter denselben Bedingungen lebt, unter welchen die Ventralsäcke der Thysanuren ausgestülpt werden". — Op pag. 362 wordt nog vermeld, dat de tot de Myriapoden behoorende Polyzonium germanicum in de natuur alleen voorkomt op zeer *vochtige* plekken (b.v. in nat mos), nooit op droge.

In „Tierbau und Tierleben", Deel I, 1910, schrijft HESSE (pag. 361), dat landdieren in het algemeen *instulpingen* hebben als ademhalingsorganen ; kieuwen (uitstulpingen) zouden hier immers al te gemakkelijk blootstaan aan het gevaar uit te drogen. Longen zijn daar beter tegen bestand : „Die Schicht Wasserdampfreicher Luft, die sich den Atemepithelien auflagert, wird hier nicht so leicht beim Gaswechsel entfernt, und das Austrocknen wird dadurch verhindert." Men denke hier b.v. aan de vochtige slijmvliezen der toevoerende ademhalingswegen bij den mensch : vóór de ingeademde lucht in aanraking komt met de dunwandige longblaasjes, wordt zij op lichaamstemperatuur gebracht en nagenoeg verzadigd met waterdamp (bij een paard b.v. bedraagt volgens LILJESTRAND en SAHLSTEDT, Skandin. Archiv für Physiologie, Band 46, 1924, pag. 94, de relatieve vochtigheid der inspiratielucht in de luchtpijp ongeveer 99 % bij een temperatuur van 35.6° C. !). Bekend is ook het onaangename, droge gevoel, dat optreedt, wanneer men langen tijd achtereen ademhaalt door den mond in plaats van door den neus ; het schijnt dus, dat de mondslijmvliezen niet berekend zijn op het lang achterelkaar afgeven van groote hoeveelheden waterdamp, in tegenstelling met de slijmvliezen van de neusholten en de neuskeelholte, die dit wel kunnen. Volgens MINK (Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde, 1916, II, afl. 3 ; Archiv für Laryngologie und Rhinologie XXX, 1916, pag. 228 ; Geneeskundige Bladen, XIX, afl. 6, ibidem XX (1918), pag. 212.) zouden de tonsillen beschouwd moeten worden als de organen, wier speciale functie het is, de inspiratielucht (die te voren al verwarmd is in de neusholten) nu ook te verzadigen met waterdamp. Inderdaad gaat volgens MINK de baan van den inspiratieluchtstroom juist langs alle tonsillen. —

Op pag. 367 vermeldt HESSE nog, dat de long der Pulmonate slakken

door het vergroeid zijn van den mantelrand met het lichaam beschermd is tegen uitdroging; iets soortgelijks geldt voor de op 't droge levende krab Birgus latro (pag. 364). —

Wat betreft de landisopoden neemt HESSE de voorstellingen van STOLLER over[1]).

In „Tierbau und Tierleben," Deel II, 1914, pag. 767—785, bespreekt DOFLEIN nog eens den invloed van de vochtigheid. Verschillende diersoorten kunnen alleen in zeer vochtige lucht leven, zoo b.v. landplanaria (pag. 768), regenwormen (pag. 768), landbloedzuigers (pag. 768) naakte slakken (pag. 775). Op pag. 784 en 785 wordt besproken, dat de reptielen door hun stevige hoornlaag en vele Arthropoden door een flinke chitinelaag beschermd zijn tegen uitdrogen.

Schuimcicaden gebruiken schuim, vele bladluizen, enz. was tegen uitdroging. Op pag. 775 lezen wij, dat woestijnslakken een bijzonder dikke schaal hebben; gedurende den drogen tijd wordt de opening van het slakkenhuis bovendien nog afgesloten door een epiphragma (bij Helix pomatia eveneens!). — Soortgelijke opvattingen vermeldt ook SEMPER reeds („Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere", Deel I, 1880, pag. 222; men zie verder pag. 167, 213, 225, enz.). — STECHE („Grundrisz der Zoologie", Leipzig 1919) neemt op verschillende plaatsen deze gedachten van SEMPER, HESSE en DOFLEIN over; ik noem slechts pag. 56, 67, 75, 78 (Peripatus[2]) en ook Myriapoden leven alleen in vochtige lucht), 82—83, 426.

ZACHER („Die Geradflügler Deutschlands", 1917) zegt op pag. 30: „Tiere des dichten Waldes gehen in Luft mit hoher Verdunstungskraft zugrunde: Frösche, Salamander, *Insekten*, Tausendfüszer". Op pag. 34 sqq. wordt voor talrijke soorten Orthoptera opgegeven, of zij op droge of op vochtige plaatsen plegen te leven. Op pag. 36 lezen wij, dat het een enkelen keer ook voorkomen kan, dat een bepaalde soort in de eene streek op vochtige, elders evenwel juist op droge plaatsen voorkomt. — Ook VOSSELER, „Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens", Zool. Jahrb. XVII (Syste-

[1]) Men zie ook het artikel „Oekologie der Tiere" (door HESSE) in het Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Band VII, 1912, pag. 244 en 245.

[2]) In „The Cambridge Natural History", Vol. V, 1895, pag. 9, schreef SEDGWICK reeds over Peripatus: „They require a moist atmosphere and are exceedingly susceptible to drought".

matik) 1903, pag. 15, maakt onderscheid tusschen „steppen-woestijn-Orthoptera" („Bewohner heisser, trockener Gegenden mit mangelhafter Vegetation") en „kust-Orthoptera" („Bewohner von Gegenden mit feuchterem Klima, reicherer Vegetation"); alleen de eerste kunnen in de woestijn leven.

WINTERSTEIN („Handbuch der vergleichenden Physiologie", Band I, 2, pag. 150) spreekt het vermoeden uit, dat bepaalde slijmcellen in het labyrinth der labyrinthvisschen zorgen voor het vochtig houden van het ademhalingsepitheel. Ook bij Birgus latro is de binnenwand van de z.g. „long" altijd eenigszins vochtig (l. c. pag. 97). Op pag. 252 neemt WINTERSTEIN de gedachte van HESS over, dat als luchtademhalingsorganen altijd *in*stulpingen dienst doen: „Vor allem aber bedürfen die Atmungsorgane der Luftatmern eines besondern Schützes gegen zu starken Wasserverlust durch Verdunstung, der, da die atmenden Flächen ihre zarte Beschaffenheit und leichte Durchgängigkeit nicht einbüszen dürfen, gar nicht anders erzielt werden kann als durch ihre Lagerung in *eine ständig mit Wasserdampf gesättigte Höhlung* des Körpers."

Verschillende onderzoekers hebben zich afgevraagd, hoe bepaalde, in droge omgeving levende dieren toch telkens nieuw water krijgen. Zoo stelt b.v. BUXTON („Heat, moisture and animal life in deserts". Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Vol. XCVI, 1924, pag. 123) zich de vraag, hoe woestijndieren, die dikwijls een lichaamstemperatuur hebben, veel lager dan die van hun omgeving, en die dus zeer veel water zullen moeten verdampen, aan al dat water komen. De oplossing is volgens BUXTON, dat dergelijke dieren hygroscopische, doode plantendeelen eten. Deze plantendeelen nemen n.l., zooals door zijn proeven gebleken is, des nachts (wanneer de relatieve vochtigheid van de woestijnlucht vrij hoog is) groote hoeveelheden water op (tot 60 % !).

NECHELES („Ueber Wärmeregulation bei wechselwarmen Tieren". PFLÜGER's Archiv, Band 204, 1924, pag. 72) heeft de waterdampafgifte van Periplaneta onderzocht bij verschillende temperaturen. Boven 25° C. blijkt de waterdampafgifte plotseling sterk toe te nemen. Een hoeveelheid water, overeenkomende met 13 % van zijn lichaamsgewicht,

is Periplaneta al gauw kwijt. Daar de lichaamstemperatuur van Periplaneta bij lage buitentemperaturen hooger, bij hooge lager is dan die buitentemperatuur [1]), spreekt NECHELES hier van een soort warmteregeling door verdamping.

Op pag. 79 spreekt NECHELES de veronderstelling uit, dat deze sterk vermeerderde verdamping bij hoogere temperaturen het gevolg zou kunnen zijn van het open gaan der stigmata of ook van het optreden van ademhalingsbewegingen. Het eerste is door hem niet waargenomen, het laatste wel (n.l. bij temperaturen boven 32° C. ; vgl. dit proefschrift, pag. 72, noot 1). Zooals uit het voorgaande reeds gebleken is (pag. 72), heb ik kunnen waarnemen, dat inderdaad de stigmata bij hoogere temperaturen hoe langer hoe meer open gaan, waarschijnlijk ten gevolge van den steeds grooter wordenden CO_2-druk in hun nabijheid. De „temperatuurregeling" van NECHELES zou dus a. h. w. een bijkomend effect kunnen zijn van de diffusieregeling en van de ventilatieregeling ! — Daarenboven evenwel wordt, zooals ik herhaaldelijk heb waargenomen, de heele huid van Periplaneta bij hoogere temperaturen bedekt met waterdruppeltjes. Indien deze waterdruppeltjes niet uit de omgevende lucht op het iets koelere lichaam van Periplaneta gecondenseerd zijn, maar werkelijk uit het lichaam van het proefdier afkomstig zijn, dan zou men hier dus een verschijnsel aantreffen, vergelijkbaar met het transpireeren van vele Mammalia ! — In het „Archiv für Schiffs- und Tropen-Hygiene", 1925, Band 29, pag. 289, vermeldt NECHELES, dat malariamuggen (Anopheles) gewoonlijk de vochtigste plaatsen opzoeken van de afgesloten ruimte, waarin zij zich bevinden. NECHELES spreekt zelfs (pag. 290) het vermoeden uit, dat Anopheles „in haarähnlichen Anhängen Organe besitzt, die auf die Feuchtigkeitsänderung der Luft ähnlich unseren Haarhygrometern reagieren und einen Reiz auf Nervenendapparate ausüben". — Op pag. 288 citeert NECHELES de volgende woorden van MARTINI, uit hetzelfde tijdschrift, 1922, Band 26, pag. 258 : „Die relative Luftfeuchtigkeit scheint mir geradezu der beherrschende Faktor im Leben unserer Stechmücken zu sein".

In het Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 1, pag. 763 wordt vermeld, dat Dytiscus marginalis aan de lucht zoo sterk uitdroogt, dat de vriespuntsverlaging van het bloed van 0.56 stijgt tot 1.435.

---

[1]) Bij een luchttemperatuur (droge lucht !) van 40° C. b.v., is de lichaamstemperatuur slechts 34° C. In *vochtige* lucht daarentegen is de lichaamstemperatuur *altijd* hooger dan die van de omgeving.

Voor verdere literatuur omtrent dit onderwerp verwijs ik naar JORDAN, „Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere", Band I, Ernährung, Jena, 1913, pag. 20, 21, 444, 450, 504, 507, 512, 513, 517, 576, 630, 631, 738. Hier wordt b.v. ook besproken het artikel van BERGER, PFLÜGER's Archiv, Band 118 (1907), en de mededeeling van KÜNKEL, Zoologischer Anzeiger, Band 27 (1904), pag. 571. Ik noem verder nog: DUBOIS en COUVREUR, Annales de la Société Linnéenne de Lyon, Tome 48, 1902, pag. 157 (afgifte van waterdamp door zijderups); WINTERSTEIN's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Band I, 1, pag. 20 (Rana kan 39 % van zijn gewicht aan water verliezen en toch in leven blijven); VON BUDDENBROCK en VON ROHR, Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Band 20, 1922, pag. 120 en 121 (afgifte van waterdamp door de huid van Dixippus); FRIESE, „Die Europäischen Bienen," Berlin und Leipzig, 1923, pag. 58; UEKI, PFLÜGER's Archiv, Band 205, 1924, pag. 246; PARNAS, „Allgemeines und Vergleichendes des Wasserhaushaltes", Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Band XVII, 1926, pag. 137; en SIEBECK, „Physiologie des Wasserhaushaltes, ibidem pag. 161.

Eindelijk lijkt mij nog de volgende opmerking van Prof. JORDAN [1]) in dit verband van groot belang: terwijl de ademhalingsbewegingen bij waterdieren meestal van dien aard zijn, dat het ademhalings*water* werkelijk langs de ademhalingsepitheliën stroomt, is het effect der ademhalingsbewegingen bij luchtademende dieren altijd zóó, dat de ademhalings*lucht niet* direct langs de ademhalingsepitheliën strijkt, maar dat de luchtstroomingen op eenigen afstand van deze epitheliën blijven, of m. a. w.: bij landdieren wordt het *laatste* gedeelte van den weg, dien de zuurstofmoleculen moeten afleggen om de ademhalingsepitheliën te bereiken, altijd afgelegd door *diffusie* [2]). Wanneer de lucht*stroomingen* werkelijk langs de ademhalingsepitheliën streken, zou het verlies van waterdamp natuurlijk belangrijk grooter zijn. — Ten slotte citeer ik nog de volgende woorden van BETHE uit het Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Band II, Atmung, pag. 19: „Das eben geschilderte Prinzip, das Atemmedium auf

[1]) Men zie b.v. JORDAN, „De levensverrichtingen van den mensch", Utrecht, 1926, pag. 49.

[2]) Dit geldt volgens de voorstelling van BETHE (Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Band II, Atmung, pag. 25) ook voor de op zeer eigenaardige wijze geventileerde longen der vogels.

verschiedenen[1]) Wegen ein- und austreten zu lassen und dasselbe so nur in *einer*[1]) Richtung an den respiratorischen Oberflächen vorbeizuführen, finden wir bei wasseratmenden Tieren sehr häufig (Dekapoden, Tunicaten, Fische, Kaulquappen), bei den Luftatmenden Tiere dagegen nirgends. Hier wird die Luft bei der Inspiration durch dieselbe Oeffnung aufgenommen, durch die sie bei der Exspiration den Körper wieder verläszt. Da der Rezipient für die Luft meist sackförmig ist (Amphibien, Reptilien und Säuger) *und sich nie volkommen entleert*, so stehen die in seiner Wand gelegenen respiratorischen Oberflächen nicht unter besonders günstigen Austauschbedingungen." Men zou hieraan nog kunnen toevoegen, dat door dergelijke minder gunstige gaswisselingsvoorwaarden uit den aard der zaak ook de afgifte van waterdamp beperkt wordt. — BETHE zelf laat zich over de vermoedelijke beteekenis van het door hem opgemerkte verschil tusschen de ventilatie der waterdieren en die der landdieren niet verder uit.

Het hier aangeduide compromis tusschen een zoo goed mogelijke zuurstof- en koolzuuruitwisseling eenerzijds en een zoo gering mogelijk verlies van waterdamp anderzijds komt ook telkens ter sprake in de botanische literatuur omtrent de functie der huidmondjes. Men zie b.v. BENECKE-JOST, „Pflanzenphysiologie", Band I, 1924, pag. 207—208; eveneens PFEFFER, „Pflanzenphysiologie", Band I, 1897, pag. 159, 160, 172, 216, 313 en 322.

Dit alles bewijst natuurlijk niet, dat het doorgaans bijna gesloten zijn der stigmata voor Periplaneta en andere Tracheaten werkelijk een voordeel beteekent. Toch komt het mij voor, dat deze opvatting door de beschouwingen van HESSE, DOFLEIN, WINTERSTEIN en zoovele anderen in zekere mate wordt gesteund. Herhaaldelijk heb ik geprobeerd, of ik eenig verschil in de openingswijdte der stigmata in *droge* en in *vochtige* lucht kon ontdekken; dit is evenwel nooit gelukt. Men krijgt dus den indruk, dat de normale, ongeprikkelde toestand van de stigmata is: gesloten zijn. Alleen wanneer de stigmata (door koolzuur in hun nabijheid) geprikkeld worden, gaan ze open. Het is wellicht in dit verband de moeite waard even te vermelden, dat er ook dieren zijn, waarbij dat geheel anders is, en waarbij de vochtigheidstoestand van de omringende lucht wel degelijk invloed heeft op het open of

[1]) Cursiveering van BETHE.

gesloten zijn van de ademhalingsopening; dit is n.l. het geval bij Helix pomatia. (En vermoedelijk ook wel bij andere Pulmonate landslakken [1]).

Reeds lang is het bekend, dat de longopening van deze slakken niet voortdurend open staat, maar dikwijls enkele secunden of soms zelfs enkele minuten achterelkaar gesloten is [2]). Het is mij nu gebleken, dat *de longopening* van een in zijn schaal teruggetrokken Helix pomatia *in een omgeving met een relatieve vochtigheid van 100 % voortdurend wijd geopend is*; wij moeten dus aannemen, dat in dit geval het telkens even dicht gaan in gewone, *niet* met waterdamp verzadigde lucht werkelijk veroorzaakt wordt door de *droogte* van die lucht. Wat de prikkel is, die het weer open gaan van de longopening veroorzaakt, heb ik niet nader onderzocht; het eenige, wat uit deze proeven met zekerheid volgt, is, dat de longopening door droge lucht geprikkeld wordt tot dicht gaan. Het is m. i. geoorloofd deze reactie op te vatten als een reflex, waardoor een al te snel uitdrogen van het dier wordt voorkomen. Uit den aard der zaak komt een dergelijke reflex bij Periplaneta niet voor; immers, bij deze diersoort (en ook bij de andere, door mij onderzochte Tracheaten: zie Hoofdstuk IV !) zijn de stigmata juist in *ongeprikkelden* toestand *gesloten* (of althans nagenoeg gesloten). — Wij zien dus, dat er een kenmerkende tegenstelling bestaat tusschen de bij voorkeur in vochtige lucht levende wijngaardslakken eenerzijds, en de meestal in drogere lucht levende Insecten en Spinnen anderzijds: bij Helix staat de longopening in ongeprikkelden toestand voortdurend *open*, en een bepaalde prikkel (b.v. droogte) is noodig om de longopening tot dichtgaan te dwingen; bij de onderzochte Tracheaten daarentegen zijn de tracheeën en tracheelongen in ongeprikkelden toestand juist (nagenoeg) *gesloten*, en een bepaalde prikkel (n.l. enkele percenten koolzuur) is noodig om de stigmata tot opengaan te dwingen.

---

[1]) Volgens ongepubliceerde proeven van Schuurmans Stekhoven met Arion en Limax.

[2]) Schuurmans Stekhoven, Tijdschrift der Nederl. Dierk. Vereeniging (2), Deel XVIII, pag. 1.

SAMENVATTING.

Reeds TREVIRANUS heeft in 1814 gedacht aan de mogelijkheid, dat sommige Tracheaten *zonder* ademhalingsbewegingen, dus eenvoudig door diffusie, voldoende zuurstof zouden kunnen krijgen. De meeste onderzoekers na hem hebben deze mogelijkheid òf weer geheel uit het oog verloren, òf wel ze zijn van meening, dat diffusie lang niet toereikend is om voor de zuurstofvoorziening der weefsels te zorgen. In 1920 heeft KROGH evenwel door berekeningen en proeven aangetoond, dat gasdiffusie volmaakt toereikend is om bij niet al te groote en niet al te bewegelijke Tracheaten in een voldoende uitwisseling van ademhalingsgassen te voorzien.

Uit mijn waarnemingen is zelfs gebleken, dat bij rustig liggende Tracheaten (Insecten zoowel als Spinnen) de tracheeën (resp. tracheelongen) *doorgaans nagenoeg afgesloten* zijn van de buitenlucht. De zuurstofspanning in de weefsels en in het heele tracheeënstelsel van het dier zal ten gevolge van deze belemmering van de diffusie iets lager, de koolzuurspanning in de weefsels en in het tracheeënstelsel omgekeerd juist iets hooger moeten zijn, dan uit de berekeningen van KROGH (die gebaseerd waren op de veronderstelling, dat de stigmata doorgaans wijd open zijn) zou moeten volgen. De bepalingen van de weefselzuurstofspanning bij verschillende Tracheaten, uitgevoerd door GUSTAWA ADLER, bevestigen deze conclusie.

Uitvoerig wordt beredeneerd, dat het verlies van waterdamp door het nagenoeg gesloten zijn der stigmata beperkt moet worden. Het vermoeden wordt uitgesproken (en aan de hand van verschillende citaten uit de literatuur toegelicht), dat dit vooral voor die Tracheaten, die in een omgeving van geringe relatieve vochtigheid leven, van beteekenis is. In aansluiting hiermee worden proeven met Helix pomatia besproken, waaruit blijkt, dat de longopening van dit dier in met waterdamp geheel verzadigde lucht voortdurend wijd open staat, terwijl (zooals bekend is) dezelfde longopening in drogere lucht telkens even gesloten wordt. Bij de Tracheaten kon een overeenkomstige in-

vloed van de relatieve vochtigheid der lucht niet worden aangetoond; in normalen, ongeprikkelden toestand zijn hun stigmata immers gesloten.

Na spartelen gaan de stigmata eenigen tijd open en later ook weer dicht. Verder staan de stigmata gemiddeld des te meer open, naarmate de temperatuur hooger is. Door proeven met verschillende gasmengsels bleek, dat de stigmata door enkele percenten koolzuur tot wijd open gaan worden gedwongen; zuurstofgebrek heeft lang niet zoo'n sterken invloed. Blijkbaar hebben wij hier te doen met een soort *ademhalingsregeling*, die men *diffusieregeling* zou kunnen noemen: bij verhoogden koolzuurdruk worden de stigmata gedwongen tot open gaan, en de diffusiesnelheid der ademhalingsgassen wordt dus nu versneld; ten gevolge daarvan zal de koolzuurspanning in het heele tracheeënstelsel en ook in de weefsels nu weer iets dalen, en de zuurstofspanning zal omgekeerd natuurlijk juist iets stijgen. — Na heviger spartelen, en eveneens na een verblijf van 6 of 3 minuten in een gasmengsel met 5 of 10 % CO_2 treden bij Periplaneta *bovendien* pompbewegingen op: heeft dus de diffusieregeling niet voldoende effect, dan treedt een andere, meer bekende vorm van ademhalingsregeling op, n.l. de *ventilatieregeling*. Door 15 % CO_2 wordt bij Periplaneta een zeer hevige, lang aanhoudende dyspnoe opgewekt; daarentegen is de dyspnoe, die Periplaneta krijgt in gasmengsels met slechts 5 of $2\frac{1}{2}$ % zuurstof, minder hevig en vooral veel minder langdurig. Op grond van deze proeven en van enkele nieuwere opgaven uit de literatuur wordt het vermoeden uitgesproken, dat koolzuur bij de ventilatieregeling der Insecten een veel belangrijker rol speelt, dan BABÁK en andere auteurs aannemen.

Wanneer men op het eene voorste thoracale stigma van Periplaneta een luchtstroom, op het andere voorste thoracale stigma een 5 % CO_2-stroom richt, dan blijkt, dat deze twee stigmata totaal *onafhankelijk van elkaar* reageeren, elk op het koolzuurgehalte van zijn eigen omgeving. Hetzelfde geldt ook voor de beide tracheelongstigmata van bepaalde spinnen. De zwakke trillingen, die een nagenoeg gesloten stigma van een rustig liggende Periplaneta pleegt uit te voeren, blijven geheel of bijna geheel achterwege, wanneer men op dat stigma een luchtstroom richt. Stelt men op een gegeven moment den 5 % CO_2-stroom op het andere stigma in werking, dan gaat dit stigma na zeer korten tijd (soms reeds binnen 1 secunde !) wijd open. Dit alles wijst erop, dat de stigmata alleen reageeren op den koolzuurdruk in hun *onmiddellijke nabijheid*. Door verschillende contrôleproeven wordt deze

opvatting, dat de koolzuurprikkel voor de diffusieregeling *perifeer* gepercipieerd wordt, nog bevestigd. Ik noem hier b.v. de proeven met den barospirator van THUNBERG, welke proeven hierop neerkomen, dat de koolzuurdruk bij de stigmata *hooger*, en de koolzuurdruk in het dier daarentegen lager gemaakt wordt ; het gevolg hiervan is inderdaad, dat de stigmata opengaan. Omgekeerd kan men, door op een of andere wijze den koolzuurdruk in de weefsels hoog, en den koolzuurdruk bij een bepaald stigma (met behulp van een luchtstroom) laag te houden, het proefdier dwingen tot het uitvoeren van pompbewegingen, terwijl het stigma, waarop de luchtstroom gericht is, bijna voortdurend gesloten blijft. Dit alles bevestigt de opvatting, dat de ventilatieregeling van Periplaneta een centrale, de diffusieregeling daarentegen een perifere regeling is. — Bij spinnen komen in het algemeen waarschijnlijk geen ventilatiebewegingen voor.

Het bovenstaande is niet alleen een bevestiging van de opvatting van TREVIRANUS en KROGH, het werpt tevens eenig licht op de *functie der sluitapparaten*, die bij de stigmata van bijna alle insecten voorkomen ; een onderwerp, waaromtrent in de literatuur tot nog toe alleen een aantal zeer heterogene, voor het meerendeel niet door proeven of waarnemingen gesteunde hypothesen voorkomen.

h 6642

