Onderzoekingen, betreffende het herstel van de tonus bij de slakkevoet (Helix pomatia) door prikkeling en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop

ONDERZOEKINGEN, BETREFFENDE HET HERSTEL VAN DE TONUS BIJ DE SLAKKEVOET (HELIX POMATIA L.) DOOR PRIKKELING EN BETREFFENDE DE INVLOED VAN HET CENTRALE ZENUWSTELSEL DAAROP

N. POSTMA

ONDERZOEKINGEN BETREFFENDE HET HERSTEL VAN DE TONUS BIJ DE SLAKKEVOET (HELIX POMATIA L.) DOOR PRIKKELING EN BETREFFENDE DE INVLOED VAN HET CENTRALE ZENUWSTELSEL DAAROP.

Diss. Utrecht 1935

Onderzoekingen, betreffende het herstel van de Tonus bij de slakkevoet (Helix Pomatia) door prikkeling en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop

---

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 Dr. H. BOLKESTEIN, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 8 JULI 1935 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

NICOLA POSTMA

GEBOREN TE UTRECHT

DRUKKERIJ HOEIJENBOS & CO N.V. UTRECHT

AAN MIJN OUDERS.
AAN MIJN VROUW.

Ofschoon het samenstellen van een proefschrift mij de gelegenheid biedt, in het openbaar dank te betuigen voor alles, wat mij aan de Alma Mater is geboden, is het mij niet mogelijk, ieder, wien ik dank verschuldigd ben — immers welk onderwijs beperkt zich tot het verstandelijke? — met een persoonlijk woord te bedanken. Het aantal diergenen is te groot. Ik wil dan ook ermee volstaan, U, Hooggeleerde Van Romburg, Went, Nierstrasz, Ornstein, Moll, Pulle en Kruyt en U, Zeergeleerde Strengers, Van Cittert en Hirsch als docenten van de Faculteit der Wis- en Natuurkunde gelijkelijk mijn dank te betuigen voor het genoten onderricht. Verder ben ik dank verschuldigd voor de wijze, waarop U, Hooggeleerde Wolff, mij — als opvolger van wijlen Eykman — zijt tegemoet gekomen. Voorts waardeer ik zeer, dat ik de algemeene colleges van wijlen H. T. de Graaf en van U, Hooggeleerde Slotemaker de Bruïne, heb mogen volgen.

Een woord van bijzonderen dank ben ik verschuldigd aan U, Hooggeleerde Jordan, Hooggeachte Promotor, omdat U mij — nu reeds meer dan 11 jaar geleden — hebt uitgenoodigd, U in het bijzonder bij Uw onderwijstaak behulpzaam te zijn. Het is mij niet mogelijk, onder woorden te brengen, wat zulks voor mij, bij mijn verlangen, het onderwijs te mogen dienen, heeft beteekend en welke invloed Uw onderwijs op mijn vorming heeft gehad. Ik ben U daarvoor grooten dank verschuldigd.

In Uw persoon, Zeergeleerde Vonk, Hooggeachte collega, richt ik mij tot allen, die in de laatste 10 jaar een taak in ons

laboratorium hebben vervuld. De wijze, waarop ieder hunner — maar U in het bijzonder door de werkverdeeling — ertoe heeft bijgedragen, dat er — naar gelang de omstandigheden dat toelieten — voor mij gelegenheid zou zijn, mijn studie af te sluiten, wil ik hier dankbaar gedenken.

Verder moge ik mijn erkentelijkheid uiten voor de hulp, die ik heb mogen ondervinden van de leden van het niet-wetenschappelijk opgeleide personeel, ook van hen, die gedurende de eerste helft van mijn assistententijd aan de verschillende afdeelingen van het Zoölogisch Laboratorium verbonden waren.

Afzonderlijk komt U, geachte Brettschneider, die door het vervaardigen van een vignet, mij in staat stelde, daarmede den omslag van mijn proefschrift te versieren, een woord van hartelijken dank toe.

INHOUD.

HOOFDSTUK I.

ALGEMENE INLEIDING.

DE FUNCTIES VAN DE SPIER.

1. Onze spieren vervullen tweeërlei functies. In de eerste plaats bewegen zij verschillende delen van ons lichaam; in de tweede plaats geven zij die delen een bepaalde houding. Wij onderscheiden dus de beweging en de houding of tonus als afzonderlijke functies.

Reeds *Galenus* [1]) (± 175, *136*) onderscheidde scherp de twee genoemde functies van de spier: het zich spannen of de samentrekking [2]) en het gespannen blijven [3]), de houding, welke laatste hij toeschrijft aan een tonisch handelen of een tonische actie der spieren [4]). Verder meent *Galenus* het volgende:

> Tijdens een willekeurige houding zijn de spieren in actie, ofschoon zij niet bewegen [5]): ze blijven gespannen. Die spanning is een belemmering voor de beweging [6]). Om van houding in beweging over te gaan, moet de psyche aan de spieren als het ware bevelen, vrijaf te nemen [7]). De beweging vindt dus haar oorsprong in de hersenen en zenuwen [8]).

Ook voor de sphincters geldt volgens *Galenus* hetzelfde beginsel:

> De spier laat niet toe, dat iets zich naar buiten beweegt, voordat het verstand het beveelt [9]). Het is dus „onze plicht" [10]), er voor te zorgen, dat „door middel van" [11]) de spieren de opening gesloten blijft.

---

1) Voor de hulp, mij door mej. *H. W. Rinck* (litt. class. cand.), bij het raadplegen van de geschriften van *Galenus* en van *von Haller* verleend, betuig ik haar hier mijn hartelijke dank.

2) *τό μὲν τείνεσθαί τε καὶ εἰς ἑαυτοῦσ συνέλκεσθαι* (p. 390) en *συστέλλομαι* (p. 403) tegenover

3) *τεταμένος μένειν* (p. 403).

Uit dit overzicht blijkt, dat *Galenus* het verschijnsel, dat tegenwoordig met tonus wordt aangeduid, toeschreef aan *tonische* actie. Hij bezigde het woord *tonos* alleen in een morphologische beschrijving, die aan het hierboven besprokene vooraf gaat.

In het desbetreffende gedeelte van het eerste Boek lezen wij namelijk, dat onderscheiden moeten worden: de spier, de pees, de zenuw, terwijl de spier is omgeven door het perimysium en de pees door het peritenonium (vliezen). Nadat *Galenus* erop gewezen heeft, dat èn zenuw èn pees uit hersenen en ruggemerg stammen (*Heidenhain* vat dit op als physiologische herkomst van de tonos), merkt hij op, dat *zenuw en pees als het ware opeengehoopte en verdichte hersenen zijn, en daardoor harder en droger dan deze* (*Kühn 157, 367—369*). Eerst daarna komt het physiologisch verband van de spieren met hersenen en ruggemerg ter sprake.

BEWEGINGSSPIEREN EN TONUSSPIEREN.

2. Sommige spieren zijn meer in het bijzonder aangewezen om bewegingen tot stand te brengen, andere daarentegen om houding te verzekeren.

Zo moeten de vingers veel bewegen. De spieren van de nek en de romp dienen veeleer om houding te geven en worden wel t o n u s s p i e r e n genoemd. In beide gevallen hebben we te doen met skeletspieren, welke delen van het geraamte ten opzichte van elkaar bewegen of in verband houden.

3. Bij de mens (en bij de gewervelde dieren in het algemeen) onderscheidt men echter naast de skeletspieren nog tonusspieren van de ingewanden, zoals de spierwand van de maag en van de

---

[4]) *τοῖς τονικῶς ἐνεργοῦσιν ἀμφ' αὐτὸ μυσὶν ἐπτρέψῃς τὴν φυλακὴν τοῦ σχήματος* (p. 435) t. a. v. de naam „tonische bewegingen" (*τονικαὶ κινήσεις*), met welke naam anderen de houding als evenwicht tussen antagonisten aanduiden, doet G. zelf geen keuze.

[5]) *ἐνεργεῖν* tegenover *κινεῖσθαι* p. 399).

[6]) *πρὶν οὖν ταύτης ἐκλυθῆναι τελέως, οὐχ ἑδιόν τε μετακινηθῆναι τῇ χειρί* (p. 399).

[7]) *καὶ ἴσως ἂν φαίη τὴν τῆς ψυχῆς δύναμιν κελεῦσαι τοῖς μυσὶν ἄγειν σχολὴν* (p. 404).

[8]) *ὅθεν ἡ ἀρχὴ τῆς κινήσεως ἀυτῷ, καὶ δὶ ὧν ὡς ἀπ' ἐγκεφάλου τε καὶ διὰ νεύρων* p. 373).

[9]) *μηδὲν ἐπιτρέποντες ἔξω φέρεσθαι, πρὶν κελεῦσαι τὸν λογισμόν* (p. 439).

[10]) *ἡμέτερον ἔργον* (p. 438).

[11]) *διὰ* en niet *ὑπο* of een dativus (p. 438).

blaas [12]). Deze organen hebben een geheel ander bewegingstype dan de skeletspieren.

Bij de ledematen zijn de bewegingsmogelijkheden beperkt en bepaald door de rangschikking der skeletdelen en door die van de spieren (v a s t a n t a g o n i s m e). Die delen vormen in het gegeven verband een stelsel van hefbomen. Ten behoeve van de beweging werken de trekspieren en de buigspieren als antagonisten. Om houding — b.v. stand — te verzekeren, spannen zich echter beide; dan zijn ze s y n e r g i s t e n.

Bij vele z.g. holle spieren — die der maag b.v. — is van vast antagonisme echter geen sprake. De bewegingen van deze spieren hebben grotendeels het kneden van de inhoud, of wel het voortdrijven daarvan ten doel. Daarbij komt het aan op insnoering, een contractie op de dwarsdoorsnede dus en eventueel op een verplaatsing van die insnoering. Daarmee kan verplaatsing van het orgaan zelve gepaard gaan, maar op zichzelf is dat geen functie van het orgaan.

4. De vergelijkende physiologie heeft ook ongewervelde dieren, bij welke de tonus een rol vervult voor de verplaatsing van het dier, als studieobject voor tonusverschijnselen gebruikt. De tonusfunctie van de spieren bij deze dieren is niet minder belangrijk dan die der skeletspieren en onmisbaar in die gevallen, waarin verplaatsing van het dier aan deze tonusspieren is opgedragen. (*34*, 370). Dat de spierwand hier altijd onder een zekere — zij het ook geringe — spanning of tonus moet staan [14]), om te verzekeren, dat door éénzijdige contractie een doeltreffende beweging zonder vertraging tot stand komt, kan blijken bij beschouwing van een naaktslak b.v. de bruine regenslak (*Arion*).

Wanneer zulk een slak al kruipende een vrijwel rechtlijnige weg heeft afgelegd, en vervolgens van richting „wil" veranderen, laten we zeggen „naar rechts wil afslaan", dan zullen de spieren in de rechter flank van de huidspierzak zich samentrekken.

---

12) *Von Haller* (1762) merkte reeds op, dat holle spieren van de overige verschillen, doordat zij na een contractie streven naar gebogen-blijven door voortdurende contractie zonder afwisselende verslapping en hij noemde als voorbeeld de blaas: „Musculi cavi plerique hactenus a musculis reliquis dissident, quod irritati perpetua contractione in arctitudinem ninantur, absque alterna relaxatione. Ita in vesica urinaria vidi se habuisse" (*140*, 448).

14) *Tengevolge van de spanning in de spierwand oefent de inhoud enige druk op de wand; Jordan* heeft dat verschijnsel met de naam t u r g o r aangeduid.

Deze contractie oefent druk op de inhoud en die druk wordt overgebracht op de rest van de huidspierzak. Deze rest kan zich dan laten rekken, vooral aan de linker zijde, die tot buitenkant van de bocht wordt (c o n v e x), terwijl de actieve rechter zijde c o n c a a f wordt (v r ij a n t a g o n i s m e).

Indien de spierwand (de z.g. huidspierzak) de inhoud niet nauw omsloot, dan zou in het begin door eenzijdige contractie eerst dat gebrek verholpen moeten worden. Dat is echter niet nodig, omdat over het algemeen de tonus voldoende op peil wordt gehouden.

Het was dus niet de *beweging* van de slak, waarin men allereerst belang stelde, maar de *tonus*, waarmee de omsluiting van de inhoud wordt gehandhaafd. Die tonus is op zich zelf reeds een probleem, dat onze holle organen, en vele ongewervelde dieren met een huidspierzak en zonder coelom, ons stellen. *Jordan* heeft verschillende marine invertebraten onderzocht en als object voor het tonus-onderzoek in het binnenland met succes een landdier, de wijngaardslak (*Helix pomatia*), gebruikt.

Achtereenvolgens zullen de opvattingen over de tonus der skeletspieren (Hst. II), over die der ingewandsspieren (Hst. III) en over die der tonusspieren van invertebraten (Hst. IV) volgens hun historische ontwikkeling worden besproken.

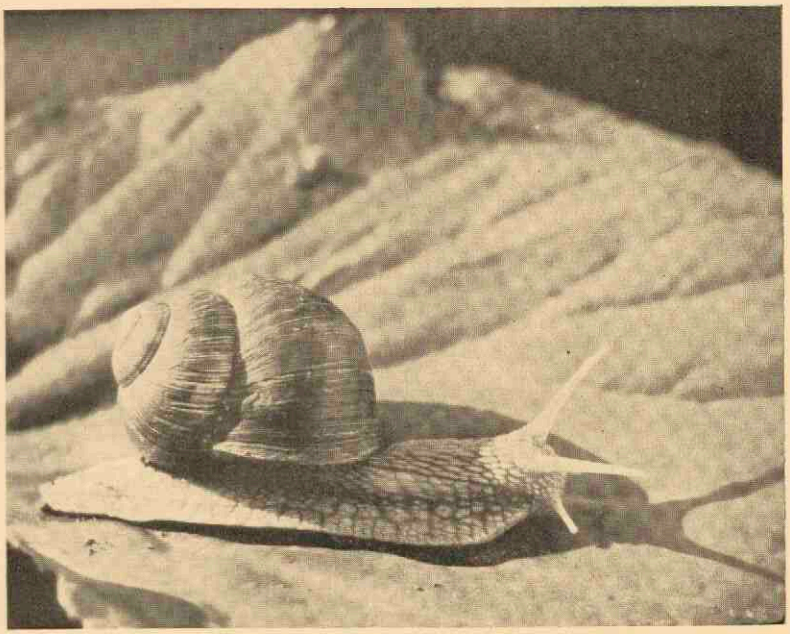


Foto Fashndrich

DE WIJNGAARDSLAK (HELIX POMATIA L.)

EERSTE GEDEELTE. HISTORIE.

HOOFDSTUK II.

DE TONUS VAN DE SKELETSPIEREN.

DE CONTRACTIE.

1. Bij de beweging wisselen samentrekking en verslapping elkaar af. Men kan met behulp van electrische prikkeling van spier of zenuw beweging opwekken [1]).

Bij zulke prikkelproeven aan spieren, die b.v. uit een kikkerpoot zijn los gemaakt, ziet men na één enkele prikkel één contractie: de spier trekt snel samen en verslapt vervolgens eveneens snel. In het myogram krijgen wij dan achtereenvolgens een crescente en een decrescente. — Laat men enige prikkels met tussenpozen van 2 sec. op elkaar volgen, dan krijgt men een reeks contracties, elke contractie eenvoudig een herhaling van de voorgaande (zie Pl. A, fig. 2). Dat wordt anders, als de prikkels sneller op elkaar volgen, zodat elke volgende contractie nog een rest van de voorafgaande vindt. Dan worden de opeenvolgende contracties als het ware bij de respectieve resten opgeteld en wordt de spier korter en korter (summatie). Bij sneller prikkelrhythme verdwijnen tenslotte de afzonderlijke toppen en handhaaft de spier een zekere verkortingsgraad (tetanus) [2]), totdat de prikkeling eindigt. Dan verdwijnt de samentrekking en gaat de spier over in rust: de spier verslapt. — Wordt door de bewegingsspier een dergelijke graad van samentrekking onderhouden onder invloed van de zenuwcentra (het ruggemerg b.v.) dan spreken wij van motorische tonus.

---

1) *Von Haller* onderscheidde de contractie, die via de zenuw wordt opgewekt (vis nervosa) van de samentrekking der spier, als deze direct wordt geprikkeld (vis contractilis musculis insita). *Bichat* sprak in dit geval van contractilité animale, als de opwekking van de hersenen uitging; verder onderscheidde hij de „contractilité organique sensible, l'irritabilité, action (du muscle) par l'excitation d'un agent chimique ou physique appliqué sur lui" (p. 102).

2) Onder tetanus verstaat *Galenus* het verschijnsel, dat — tegen de wil in — de antagonisten sterk samentrekken en daardoor een lid doen verstijven (p. 404).

DE TONUS.

De tonus als myogeen verschijnsel.

2. De oudste opvatting over de prestatie van de levende spier, waarbij deze een zekere graad van verkorting handhaaft, schreef die toestand toe aan een verschijnsel, dat wel moest worden onderscheiden van de beweging, namelijk aan het zich spannen van de spier (*Galenus*). Bovendien meende *Galenus*, dat die functie eigen aan dit orgaan en dus van myogene aard was.

De tonus als mechanische eigenschap.

3. De tonus werd ook wel toegeschreven aan mechanische eigenschappen van de spier. Men nam namelijk waar, dat de skeletspier, die niet meer in verbinding staat met zenuwcentra, elastisch reageert wanneer de spier aan vormverandering wordt onderworpen. Na zulk een deformatie tracht de spier tot de aanvankelijke vorm terug te keren en doet zij dat ook, zodra de deformerende kracht is opgeheven. Dat geschiedt des te sneller en de deformatie blijft meer beperkt, naarmate de elasticiteit groter is: de kracht, om een bepaalde deformatie te bereiken en te handhaven moet dus des te groter zijn, naarmate de elasticiteit sterker is (vgl. *Weber*).

Reeds aan *von Haller* (1762, *140*) is het opgevallen, dat de elasticiteit van de spier na de dood (contractio fibrae animalis mortae) eerder groter dan kleiner is dan tijdens het leven [3]).

Bichat beschreef de meeste verschijnselen, die tegenwoordig aan de tonus worden toegeschreven, als rekbaarheid en samentrekbaarheid, eigen aan de weefsels. Deze eigenschappen zijn volgens hem slechts afhankelijk van de organische structuur der weefsels en niet gebonden aan het leven; ze gaan eerst bij de ontbinding, mèt de structuur verloren [4]). Deze contractiliteit komt zonder prikkeling tot uiting en wordt onderscheiden als „contractilité de tissu". Bichat maakt dus geen onderscheid tussen physische elasticiteit, die ook aan dode weefsels eigen is, en de elastische verschijnselen, die aan de levende weefsels zijn waar te nemen. Hij erkende te dien aanzien alleen quantitatieve verschillen.

---

3) „Vis contractilis mortua potius augetur, postquam chorda siccata est" (p. 453).

4) „Dans l'état ordinaire, la plupart de nos organes sont entretenues à un certain degré de tension, par différentes causes, les muscles locomoteurs par

Uitvoeriger heeft *Weber* (1846, *196*) de elasticiteitsverschijnselen van de spier bestudeerd (object: Musculus hyoglossus), zowel tijdens rust, als tijdens contractie en vergeleken met caoutchouc als model uit de levenloze natuur. Wij citeren:

„Die Muskeln besitzen nämlich, wie Kautschuk, eine sehr grosse elastische Ausdehnbarkeit, oder mit anderen Worten, ihnen kommt, wie diesem, eine geringe, aber sehr vollkommene Elasticität zu" (p. 108).

„Die Elasticität der thätigen Muskeln ist von sehr verschiedener und zugleich veränderlicher Grösse, was in ähnlichem Masse nicht von der Elasticität der unthätigen Muskeln gilt. Sehr verschieden gross ist die Elasticität bei verschiedenen Muskeln während ihrer Thätigkeit, aber sie ist auch bei einem und demselben Muskel äusserst veränderlich, indem sie bei fortgesetzter Thätigkeit immer noch kleiner wird"; .....„die Elasticität des ganz abgestorbenen Muskels ist, abgesehen davon, dass sie unvollkommener als die des lebenden Muskels ist, grösser als die des lebenden Muskels". (p. 116).

„Da die Elasticität eines Körpers, wie gesagt, seiner Ausdehnbarkeit umgekehrt proportional ist, so ist es gleichgültig, ob wir die Elasticität selbst, oder die ihr reciproke Ausdehnbarkeit bestimmen. Wir werden uns an die letztere Art der Bestimmung halten", (p. 111).

„Die Muskeln befinden sich am lebenden Körper auch während ihrer Unthätigkeit (wenn von den Nerven aus keine Einflüsse auf sie ausgeübt werden) nicht in ihrer natürlichen Form," .....„die Muskeln (werden) während ihrer Thätigkeit ausdehnsamer, oder ihre Elasticität wird kleiner. Die Muskeln werden also, indem sie sich contrahiren, bei sich gleichbleibender Spannung weicher, während man allgemein angenommen hat, dass sie härter werden, weil man sich durch die Erscheinungen der von äusseren Verhältnissen abhängigen Spannung hat täuschen lassen." (p. 115).

„Die Veränderung, welche die Muskeln beim Uebergange von der Unthätigkeit zur Thätigkeit durch den Einfluss des Lebens erfahren, besteht daher in einer Aenderung ihres Aggregatzustandes"..... [5]). „Worin nun aber diese kleinen Modificationen des Aggregatzustandes fester Körper selbst wieder bestehen und wie dieselben..... gleichmässig auf alle Muskeltheilchen ausgedehnt werde, lässt sich gegenwärtig..... einer näheren Untersuchung nicht unterwerfen." (p. 117).

De mechanische eigenschappen van de skeletspier zijn in de

---

leurs antagonistes; les muscles creux par les substances diverses qu'ils renferment. Or, si ces causes cessent, la contraction survient: coupez un muscle long, l'antagoniste se raccourcit; videz un muscle creux, il se resserre"; .....„Ce mode de contractilité est parfaitement indépendant de la vie; il ne tient, comme l'extensibilité, qu'au tissu, à l'arrangement organique des parties"; .....„elle n'a terme, comme l'extensibilité, que dans la désorganisation des parties par la décomposition" (p. 100).

---

5) Op de betekenis van de „aggregaatstoestand" voor de spanning in de

laatste decenniën nog uitvoerig onderzocht door *A. V. Hill* en zijn leerlingen. Daarbij werd vooral de spanningsontwikkeling bestudeerd tijdens de contractie en bij rekking. Zo is men tot de conclusie gekomen, dat de verhoudingen toch wat ingewikkelder zijn, dan na *Weber* tot het begin dezer eeuw algemeen werd aangenomen; o.a. hebben *Levin & Wymann* (*162*) de skeletspier als een *visco-elastisch* systeem gekarakteriseerd. Bij al dit onderzoek was echter niet het probleem, de betekenis der mechanische verhoudingen als basis voor de tonus te leren kennen, maar hun verband met de arbeidsprestaties van de spier in de vorm van contracties. In het bijzonder werden de resultaten in verband gebracht met de isotonische of wel met de isometrische voorwaarden, waaronder samentrekking en spanningsontwikkeling tot stand kwamen. Langs die weg kwam men dan tegelijk tot myogene verschijnselen van de tetanotonus.

De neurogene tonus.

De reflextonus, prestatie van de motorische functie.

4. Tot nu toe hebben wij ons beperkt tot de beschrijving van de ontwikkelingsgang der opvattingen over tonus en daarmee samenhangende verschijnselen als myogeen gebeuren. Hoewel *Weber* niet van tonus sprak, kunnen wij toch wel zeggen, dat hij het eerst zich een beeld heeft gevormd van de basis van de myogene tonus van *Galenus*.

Anderen, die de tonus aan samentrekking toeschreven, kregen steun voor hun opvatting door de verschijnselen, die erop wezen, dat de tonus van de dwarsgestreepte spieren niet myogeen, maar neurogeen zou zijn. Het lag toch wel zeer voor de hand, de tetanotonus als mechanisme voor de houding te aanvaarden, toen bleek, dat *impulsen* vanuit het ruggemerg via de motorische zenuw de spiertoestand moesten onderhouden.

M. Hall (1833, *139*) is de eerste geweest, die zich — mede aan

spier is volgens *Henle/Heynsius* (*142*) reeds door *Bichat* gewezen. Ik heb bij laatstgenoemde in de beschrijving van de „tonicité" alleen in een vergelijking iets in die geest gevonden: „On peut donner de toutes deux (contractilité organique sensible *en* contr. org. insensible) une idée assez précise, en comparant l'une à l'attraction qui s'exerce sur les agrégats de matière, l'autre à l'affinité chimique dont les phénomènes se passent dans les molécules des diverses substances" (*112*, 93).

de hand van de dierproef — een beeld vormde van de aard van de spiertonus. Reeds vóór zijn bevindingen was gebleken, dat de willekeurige beweging afhankelijk is van de hersenen (*Legallois & Flourens*) en dat de ademhalings-bewegingen beheerst worden door het verlengde merg (*Legallois & Bell*); terwijl daarnaast de onwillekeurige bewegingen van hart en ingewanden bekend waren.

Hall kwam tot de conclusie, dat naast de drie genoemde soorten van spierbeweging, die hij toeschreef aan „centric"-oorzaken, de „eccentric"-reflex-verschijnselen moesten worden onderscheiden. Hij rekende daartoe niet alleen bewegingen, maar ook — en als niet de minst belangrijke — de tonus. Daaraan was z.i. te weinig aandacht besteed:

„But the reflexfunction exists as a continuous muscular action, preserving a due degree of equilibrium of balanced muscular action, — a function, not, I think, hitherto recognised by physiologists."

De reflexverschijnselen zijn afhankelijk van het ruggemerg. De bewegingen vinden hun oorsprong niet in het centrale zenuwstelsel, maar worden opgewekt door een prikkel:

„(this mode of muscular action) is neither spontaneous in its action, nor direct in its course; it is, on the contrary, excited by the application of appropriate stimuli, which are not, however, applied immediately to the muscular or nervo-muscular fibre, but to certain membranous parts, whence the impression is carried to the medulla, reflected[6]), and reconducted to the part impressed or conducted to a part remote from it, in which muscular contraction is effected."

„The reflex function also admits of being permanently diminished or augmented,..... Certain poisons, as the strychnine induce excess in the reflex function; other poisons, as the hydrocyanic acid, destroy it altogether. In both cases the muscular irritability remains perfect and undiminished."

De eerste proeven werden op de schildpad genomen. *Hall* isoleerde de achterpoten en de staart met een gedeelte der wervelkolom van de rest van de romp, nadat door decapitatie pijn-gewaarwording was uitgesloten.

Poten en staart bleken een zekere stevigheid, tonus, te bezitten; werden ze passief bewogen, dan keerden ze in de oorspronkelijke positie terug en na prikkeling voerden ze krachtige bewegingen uit. Al deze verschijnselen bleven uit, als het ruggemerg in de wervelkolom voorzichtig was vernietigd.

De sluitspier van de anus is aan hetzelfde proefpraeparaat te bestudeeren. Als met behulp van *Read's* spuit water in de darm werd geperst, bleek aan een belangrijke druk weerstand te worden geboden. Eerder werden cloaca en blaas gevuld en daardoor gerekt, dan dat de sphincter water doorliet. Dit

6) *Prochaska* (1784), heeft deze verschijnselen, die *von Haller* „Nervensympathie" noemde, reflexen genoemd. *Descartes* heeft reeds eerder van reflex in algemener zin gesproken.

vloeide echter gemakkelijk weg, zodra het ruggemerg was vernietigd. *Hall* concludeert dan:

„It proves that the tone of the limbs, and the contractile property of the sphincter, depend upon the same reflex function of the medulla spinalis, effects not hitherto suspected by physiologists."

Overeenkomstige waarnemingen werden met hetzelfde resultaat gedaan aan de watersalamander, de kikker, de pad en aan Cavia, terwijl waarnemingen aan enkele anencephale geboorten *Hall* tot de overtuiging brachten, dat ook voor de mens de boven beschreven beginselen gelden.

Hall zag zelfs in de reflexfunctie de meest primitieve vorm van spierbeweging:

„Such is the order, then, in which this series of functions disappear in death; an order which is inverted when the same functions and their appropriate organs gradually came into existence, in the foetal and natal states, and in the progressive series of the animal kingdom."

Johannes Müller (1837, *169*), die — ten onrechte — algemeen als de vader van de moderne opvatting (tetanotonus) wordt erkend, kwam op tegen de mening, dat de levende spier ooit geheel verslapt zou zijn:

„Man darf sich übrigens die lebenden Muskeln nie ganz erschlafft denken. Sie sind beständig dem Prinzip der Nerven auch im Zustande der Ruhe ausgesetzt; dies sieht man deutlich an der Verstellung des Gesichts und der Zunge bei halbseitiger Lähmung" (II, 39/40).

Deze „Muscularcontractilität" (II, 30) zou typisch zijn voor de eiwitrijke, samentrekkende elementen (spieren), maar hij noemde die spiertoestand geen tonus. Hij sloot zich inzake het neurogene karakter, voor zover het de echte (dwarsgestreepte) spieren betrof, bij *Hall* aan.

Neurogene tonus behoeft geen impuls.

5. *Henle* (1855, *143*) ontkende echter, dat een reflex nodig was, om de tonus op te wekken. Ook gaf hij een opmerkelijke verruiming van het tonusbegrip:

Ich habe die Thätigkeit in scheinbar ruhenden, nicht gereizten Organen Tonus genannt. .....Normaler Tonus (ist) das geringe, gewöhnlich der Aufmerksamkeit sich entziehende Mass von Kraft, womit ein unter gewöhnlichen Verhältnissen ausgewachsenes Organ ohne besondere Anregung von aussen wirkt. Es ist z.B. im Muskel ein gewisser Contractionsgrad," (p. 110).

De spiertonus is dan tegelijk een maatstaf voor de energie van het zenuwstelsel in het algemeen (*142*, 388; *143*, 115). Evenals *Hall* meent *Henle*, dat de activiteitstoestand van zulke organen veranderlijk is:

„Ein zu anhaltender Thätigkeit ausgerüstetes Organ kann ..... nach zwei Seiten hin durch Reize verändert werden: seine Function kann, verglichen mit der normalen, beschleunigt und verstärkt, oder verlangsamt und geschwächt erscheinen. Eine Drüse z.B..... ein Muskel kann mehr oder weniger erregt sein, als er es dem normalen Tonus gemäss sein sollte" (p. 115).

Verder schrijft hij:

„dass die Nerven auch ausser der Reizung und ohne äussere Anregung wirksam sind, dass demnach der Reiz die Wirksamkeit nicht weckt, sondern nur ändert."

Nadat in de eerste helft der 19e eeuw voor de verschillende opvattingen omtrent de tonus, voor zover zij volgens de grootste tegenstellingen zijn de onderscheiden, de grondslag was gelegd, deden zich plotseling stemmen horen, die het bestaan van de tonus, als een voortdurende activiteit van de willekeurige spier tijdens de rust, ontkenden.

Zoals hierboven reeds bleek, nam *Weber* waar, dat ook in spieren van rustig hangende ledematen spanning aanwezig was, niettegenstaande de zenuwen waren doorgesneden. Daarmee is echter nog niet aangetoond, dat er met en zonder intacte innervatie evenveel spanning in de spieren is. Waarschijnlijk heeft het besef daarvan Heidenhain (1856, *141*) ertoe gebracht, na te gaan, of een belaste spier, die dus aan rekking onderhevig is, na doorsnijding van de zenuw plotseling meer rekking toelaat, omdat de neurogene spanning geen invloed meer oefent. Hij kon echter geen verandering van de spiertoestand aantonen en schaarde zich aan de zijde van *Weber*.

Toch reflextonus.

6. *Brondgeest* (1860, *123*) vond deze argumenten niet overtuigend. Hij meende, dat de spier vermoeid moest zijn, omdat *Heidenhain* te lang wachtte met het doorknippen van de zenuw. Dan zou er moeilijk meer sprake kunnen zijn van een actieve verkortingstoestand en dus ook niet van een vermindering daarvan. Bovendien geeft de doorsnijding een prikkeleffect, waarbij het effect van een eventueel aanwezige, aanhoudende werkzaamheid van de zenuw in het niet zal vallen, zo daarin niet tevens verandering is gebracht.

Door verbetering van *Heidenhain's* techniek, kon *Brondgeest* de oplossing van de strijdvraag niet nader brengen. Wel slaagde hij daarin, doordat hij een verstoring van de symmetrie in de houding van de ledematen van een hangende kikker (de hersenen waren weggenomen) kon vast stellen, als de ene poot niet, de andere wel met het ruggemerg in verbinding stond. Vervolgens

toonde *Brondgeest* aan, dat na doorsnijding van de achterste wortels van de zenuw (waarlangs de gevoelszenuwen meldingen vanuit de spieren naar het ruggemerg voeren) niet alleen reflectoire bewegingen uitbleven, maar tevens de symmetrie en dus de tonus gestoord was. Hierdoor had *Brondgeest* de reflextonus voor de willekeurige, dwarsgestreepte spier aangetoond, welk verschijnsel wel naar hem genoemd is.

Na *Brondgeest* is door *Sherrington* (1898, *188*) aangetoond, dat ook bij de dwarsgestreepte spieren der zoogdieren de contractiele reflextonus het mechanisme voor de houdingsfunctie is. Bij het opsporen van de herkomst der impulsen voor de tetanotonus heeft de school van *Sherrington* de leiding gehad. Daarnaast heeft die van *Magnus* (*168*) zeer belangrijk werk verricht met het onderzoek van de verschillende reflexen, die de houding (stand) waarborgen, resp. ten behoeve van de beweging opheffen.

Naar hun herkomst worden de impulsen onderscheiden in proprioceptieve, welke van de spier afkomstig zijn en exteroceptieve, welke buiten de betreffende spier ontstaan.

De zintuigcellen van de spierzin reageren op rekking; zij zijn niet bij alle spieren even gevoelig: die van de rode spieren hebben in het algemeen een lagere prikkeldrempel, dan die der witte (*Denny-Brown 125*). De impulsen veroorzaken spanning, voornamelijk in de strekspieren, en wel evenredig met de rekkende kracht: myotatisch reflex (*Buytendijk 125, Sherrington 189*). Bij de luiaard krijgen de buigspieren echter de meeste spanning, hetgeen past bij de hangende levenswijze van dit dier (*Richter* en *Bartemeier 179*).

Rekking van de pezen geeft reflectoir impulsen aan de strekspieren (Eigenreflex *P. Hoffman 147*). Bij de pees van de strekspier brengt rekking spanning teweeg, bij die van de buigspier verslapping. Door de eerste reflex wordt de stand gewaarborgd (kniepees en Achillespees worden door het gewicht van de romp *voortdurend* gerekt); door die van de pezen der buigspieren wordt de stand prijsgegeven. Beide reflexen samen geven aan de ledematen, die vrij hangen (rekkende kracht = gewicht van het lid) eniger mate een gebogen houding. — *Ruksgewijze* rekking

der pezen van de strekspieren, veroorzaakt door geringe, werktuigelijke bewegingen, welke — voortgezet — het evenwicht zouden doen verliezen, heeft een plotselinge tetanus van korte duur ten gevolge, waardoor die bewegingen worden gecorrigeerd.

Naast de proprioceptieve impulsen doen zich de exteroceptieve gelden. Zo heeft druk tegen de voetzool of tegen de palm van de hand tonus in de spieren tengevolge. Deze reflex wordt samen met de gecorrigeerde peesreflex tot de z.g. steunreflex gerekend, welke het „standpatroon" voor het ruggemerg inschakelt (*Schoen*). Andere corrigerende reflexen, maar exteroceptief van oorsprong, die o.a. aan de ene zijde strekspiertonus veroorzaken, zijn die, welker impulsen van de halsspieren en die, welke van het labyrinth afkomstig zijn (*Magnus, De Kleyn, Rademaker*). Tegelijk met de genoemde strekspiertonus wordt onder bepaalde omstandigheden echter voor de extremiteiten van de andere zijde het „bewegingspatroon" ingeschakeld, evenals zulks geschiedt door buiging van de voet (hand). Deze reflexen vormen dus een onderdeel van de bewegings-functie, welke hier verder buiten beschouwing blijft.

Tonus als roulerende tetanus.

7. Brachten de hierboven genoemde reflexen, welke tonus opwekken, altijd de hele spier tot samentrekking, dan zou de tonus wegens vermoeienis tenslotte verloren gaan. Immers, worden door electrische prikkels rhythmisch (b.v. iedere 2 sec.) contracties opgewekt, dan verminderen de amplituden spoedig en blijft tenslotte iedere samentrekking achterwege. *Forbes* (*132*) heeft echter vastgesteld, dat bij de tonus der skeletspieren slechts een deel der contractiele elementen tot actie wordt gebracht; de rest vormt een innerte massa, waarin de afzonderlijke contracties der actieve elementen worden gesmoord, terwijl de verslapping dier elementen, als zij vermoeid geraken, evenmin snel tot uiting kan komen (*Hill*). *Forbes* en *Sherrington* (*190*) menen nu, dat rustende elementen de rol overnemen van die, welke vermoeid zijn geworden; zij spreken daarom van een roulerende tetanus (recruitment). Moet meer spanning worden ontwikkeld (b.v. bij vermeerdering van de last), dan zouden volgens hen meer elementen actief worden.

Volgens de Engelsche school is de skeletspiertonus dus geheel neurogeen (reflex), in het leven geroepen door het centrale zenuwstelsel. Daarbij brengen de impulsen naar gelang van de behoefte minder of meer motorische elementen (motor units) tot contractie en fungeren de niet-actieve elementen slechts als „layer" (*Sherrington, Dusser de Barenne, Cobb, Forbes, Liddel, Fulton, Adrian, Briscoe*). Naast de *Sherrington*-school staat die van *Hill* (*145, 146*), welke ook een rol toekent aan de veranderingen in viscositeit der spiercolloïden, welke de contractie van de motorische elementen begeleiden (*Gasser & Hill, Levin & Wymann, Pollock & Davis, Bouckaert*).

De neurogene tonus als prestatie van een afzonderlijke tonusfunctie.

8. Verder zijn er vele onderzoekers, die ook bij de skeletspier naast de motorische functie een neurogene tonusfunctie onderscheiden en voor beide een afzonderlijk substraat aannemen (*Botazzi, Krüger, Duspiva & Fürlinger*) of ook een afzonderlijke innervatie n.l. door het vegetatieve stelsel (*Mosso, Boeke, De Boer, Piéron, Langelaan, Royle, Hunter, Ranson, Frank*).

9. Tenslotte zijn nog *Langley, Loewi* en *Riesser* te noemen, die een myogene component voor de tonusfunctie onderscheiden (vgl. VI, 26).

Algemeen heeft men zich echter bij *Sherrington* aangesloten, en wordt aan een tonische contractie, als component voor de tonus, naast de motorische verschijnselen, slechts een bijkomstige rol toegekend (*Bremer 121, Hess & Busch 144*). Ook wordt een bijzondere — n.l. vegetatieve — innervatie algemeen afgewezen.

HOOFDSTUK III.

DE TONUS VAN DE OVERLANGS-GESTREEPTE SPIEREN.

DE CONTRACTIE.

1. De contractie is bij de z.g. gladde spieren pas later bestudeerd, omdat de voor de samentrekking van dwarsgestreepte spieren aangewende faradische prikkeling bij gladde spieren zonder gevolg bleef. *Engelmann* (1869, *127*) vond, dat de ureter wel op een mechanische prikkel met contractie reageerde. Later heeft *Morgen* (1890, *166*) met chemische middelen en *Schultz* (1895, *182*) met behulp van gelijkstroom bij de maagspieren contracties opgewekt. Aan de uitvoerige studies, door laatstgenoemde aan de gladde spier gewijd, ontleen ik de volgende gegevens:

Het myogram wijkt voornamelijk in tijdsverhouding van dat van de contractie der skeletspieren af: deze contractie duurt 0,1 sec. (kuitspier van de kikker) à 1 sec. (bij de schildpad); bij de gladde spier uit de maagwand (kikker) loopt het myogram over 40 à 100 sec. De crescente kan op 30 % van de duur der contractie beslag leggen — vooral bij een symmetrisch verloop van het myogram — terwijl de top 40 % kan belopen en dan dus sterk in de lengte gerekt is.

De gladde spier is echter veel eerder „vermoeid" dan de skeletspier. Men meet die vermoeienis aan de amplitude der contracties. Door b.v. iedere 2 sec. te prikkelen, krijgt men een reeks enkelvoudige contracties (II, 1).

De skeletspier in z.g. tonische toestand kan 300 contracties uitvoeren, voordat de amplitude daalt en bij de 600e contractie is de spier nog niet uitgeput (ampl. 35 % van de 1e contr.) (vgl. Pl. A fig. 1 C.R.). — Bij de niet-tonische skeletspier zijn die getallen 70 resp. 400 (fig. 1 D.) — (vgl. *Wachholder, 94*). Wat op deze wijze is vast gesteld voor de gehele spier, zou dáár dan ook gelden voor de afzonderlijke motor-units.

De gladde spier is door electrische prikkeling niet tot zulke prestaties te brengen. *Schultz* vond, dat de contractiehoogte van een spierband uit de kikkermaag direct regelmatig afneemt, als iedere 5 min. wordt geprikkeld (vlg. Pl. A fig. 6). Na ± 50 contracties is het praeparaat uitgeput; bovendien daalt de abscis voortdurend, zodat de spier meer „verslapt" (tonus verliest) dan samentrekt. Snellere prikkeling (iedere 5 sec.) bleek zulk een maagband niet met een gladde dragende tetanus te kunnen beantwoorden: het myogram ging reeds na de 20e prikkel in een decrescente over, ofschoon nog 50 prikkels werden gegeven (vlg. Pl. A fig. 7).

2. *Sertoli* (1882, *187*) bestudeerde al eerder uitvoerig de *spontane contracties* van de Retractor penis. Deze duurden minstens 2 en soms meer dan 6 minuten. In de koude kwamen zij tot stilstand. Daar deze spier geen immanent zenuwnet heeft, moeten deze spontane contracties van zuiver myogenen aard zijn. Verder kreeg hij met zwakke gelijkstroom verslapping van de retractor.

DE TONUS.

3. Aanvankelijk is de naam tonus — voor wat de gladde spieren betreft — gegeven aan een vorm van samentrekking, welke „nooit tot stand komt, dan onder invloed van prikkeling" n.l. van koude. *Bichat* (1805, *112*) schreef daar het eerst over:

> „les seconds (phénomènes — la contraction du dartos par le froid, ... sont dus) à la tonicité (contractilité organique insensible) qui ne s'exerce jamais que par leur influence" (p. 101). ..... „Chacune de ces espèces peut isolément cesser dans un muscle; mais les deux modes de contractilités organiques subsisteront" (p. 102).

Hieruit blijkt, dat bij de tonicité het orgaan direct prikkelbaar is.

Johannes Müller (1837, *169*) onderscheidde de tonus van het gladde spierweefsel als die der „lijmgevende, contractiele elementen", die niet op electrische prikkels reageren. Zij trekken echter wel samen onder invloed van koude, terwijl warmte ze doet verslappen. Dit ontleende hij aan waarnemingen van *H. Jordan* [1]) (1834, *148*) bij zijn studie aan de Tunica dartos van het scrotum verricht. Door dit „organische Zusammenziehungs-Vermögen" bezit het weefsel elasticiteit, welke volgens *Müller* wèl moet worden onderscheiden van de physische (p. 23). De door *H. Jordan* waargenomen beweging wordt „auch zuweilen durch innere Zustände des Nervensystems bedingt" (p. 26). Het verschijnsel werd toegeschreven aan „eine lebendige, allmählig, nicht rhythmisch wirkende Zusammenziehungskraft (*tonus*)" (I, p. 196/7).

Grünhagen & Samkovy (1874, *138*) hebben die reactie op warmte en koude ook aan andere gladde spieren bestudeerd en bij zoogdieren tengevolge van warmteverkorting — o.a. der blaasspieren — verkregen, terwijl op koude met verslapping werd gereageerd. Deze tegenspraak met de eerder vermelde resultaten is door *Sertoli* opgelost: hij kon aan de Retractor penis vaststellen, dat de wijziging van de temperatuur de langzame contractie tengevolge heeft. Verwarming geeft eerst verlenging en

1) Het werk van deze leerling van *Müller* en naamgenoot van *H. J. Jordan*, mijn leermeester, komt alleen hier ter sprake; overal elders is met *Jordan* laatstgenoemde bedoeld.

vervolgens verkorting met spontane contracties. Is de spier aan de hogere temperatuur gewend, dan komt hij tot rust. *Nieuwe wijziging, hetzij afkoeling, dan wel verwarming, heeft weer een verkorting tengevolge.*

Neurogene en myogene tonus:

4. *Morgen* (*166*) vond, dat de kikkermaag slap werd, als de spier aan aetherdamp werd blootgesteld. Daaruit trok hij de conclusie, dat de tonus neurogeen moest zijn, hetgeen door *P. Schultz* is bevestigd. Deze heeft niet alleen de zenuwnetten bij de maag, de ureter en de darm histologisch kunnen aantonen, maar ze ook met behulp van vergiften (atropine en cocaïne) kunnen uitschakelen; de prikkelbaarheid voor electrische stroom blijft daarbij gehandhaafd:

> .....Es lässt sich nun nachweisen, dass die Curven, welche man erhält, Resultanten sind aus zwei Componenten. Die eine dieser Componenten stellt die Einwirkung auf die nervösen Elemente dar. Als solche dürften in diesem Falle die zahlreichen Ganglienzellen mit ihren Endverzweigungen anzusehen sein, welche ich in den längsgestreiften Muskeln nachgewiesen habe, und welche ich als sensibles System von dem bereits bekannten, dem motorischen System unterschied (*182*). Diese sensiblen Apparate sind äusserst empfindlich gegen Veränderungen der Temperatur und sie werden bei Kaltblütern selbst bei langsam fortschreitender Erwärmung bei etwa 28 bis 30° besonders heftig erregt. Reflectorisch werden dann die Contractionen der Muskeln ausgelöst. Der Nachweis hierfür lässt sich so führen, dass man die nervösen Elemente lähmt einmal durch Atropin, das andre Mal durch Cocaïn. In beiden Fällen bleiben bei langsamer und schneller Erwärmung die plötzlichen energischen Contractionen aus, ja eine eigentliche Contraction findet überhaupt nicht mehr statt. Selbstverständlich ist die sonstige Reizbarkeit der Muskeln (gegen den elektrischen Strom) vollständig erhalten.
>
> Wir haben dann die zweite Componente vor uns, welche den Einfluss der Temperatur auf die Muskelzellen selbst darstellt. Hier zeigt sich nun, dass diese bei Warmblütern wie bei Kaltblütern durch Wärme sehr allmählich gedehnt werden, durch die Kälte mässig, jene kräftiger als diese, verkürzt werden." (184, 30/1).

Deze laatste vorm van verkorting (door koude opgewekt) [2]) is dus een myogeen verschijnsel.

---

2) *Schultz* onderscheidt „Contraction und Zusammenziehung" als „echte Muskelzusammenziehung" van de „Verkürzung, eine Verringerung der Länge des Präparates, wobei über die Natur dieser Längenabnahme nichts ausgemacht sein soll".

Ook de *spontane, rhythmische contracties* zijn volgens *Schultz* van neurogene oorsprong en daarmee volgens hem de tonus ook:

„Wenn nun also die automatischen Bewegungen erklärt werden müssen nicht, als herrührend von einer den Muskelfasern innewohnenden Fähigkeit, sondern als ein einfaches Reflexphänomen, so fällt von hier aus sofort ein erhellendes Licht über die bis dahin dunklen Erscheinungen des Tonus....."

Unter Tonus der glatten Muskeln versteht man bekanntlich einen Zustand anhaltender mässiger Contraction, welcher nicht bloss im lebenden Körper, sondern auch an insolirten Stücken sich zeigt. Man nahm bisher an, dass dies auf einer besonderen Fähigkeit der Muskelzellen selbst beruhe. Auch an unserem Präparat zeigt sich nach der Präparation bald stärker bald geringer ein Tonus. Wir haben aber bereits gesehen, dass dieselben Mittel, welche die automatischen Bewegungen hemmen (Atropin, Aether, Chloroform) und dabei doch nicht die Muskeln selbst angreifen, auch den Tonus aufheben. *Wir müssen daraus schliessen, dass der Tonus nichts Anderes ist als ein Reflexphänomen, als ein durch beständige kleine Reize reflectorisch unterhaltener mittlerer Contractionszustand"* (185, 326/27).

Later is *Schultz* (1903, *186*) uitvoerig op de myogene samentrekking of „tonische Verkürzung" terug gekomen en heeft hij daaraan ook betekenis toegekend voor de tonus der gladde spier: Hij meende n.l., dat aan het myogram der contractie van de spierband uit de maag drie processen ten grondslag lagen: de (motorische) samentrekking, welke de crescente geeft; de verslapping, die het begin van de decrescente geeft, maar daarnaast en wel in het tweede deel van de decrescente een proces, dat het myogram rekt (vgl. Pl. A fig. 8):

„Wollen wir ein ähnliches Schema für den zweiten Process aufstellen, so stossen wir sofort auf eine Schwierigkeit. Betrachten wir z.B. den Einfluss der Reizstärke. Während bei der Steigerung derselben der erste Theil der Decrescente einen immer steilern Abfall zeigt, tritt weiterhin gleichzeitig in der Curve eine immer zunehmende Verzögerung in der vollständigen Rückkehr zur Abscisse ein. Wir sehen also, wie ich es oben schon einmal angedeutet hatte, zwei in gewissem Sinne antagonistische Vorgänge in der Decrescente ausgedrückt: der erste, der Anfangstheil, stellt das Bestreben dar, die durch den Reiz gesetzte Veränderung wieder rückgängig zu machen, der zweite asymptotische Theil der Curve, das Bestreben, einen Rest dieser Veränderung festzuhalten."..... (p. 122). Gegen das Ende der eigentlichen Erschlaffung setzt dann der zweite Vor-

gang ein,"..... .....„Thatsache (ist), dass das Präparat bei einer hinreichenden Reizstärke nach der Contraction ein gewisses Maass dauernder Verkürzung beibehält. Einen solchen Zustand pflegt man als Tonus zu bezeichnen".

„Vom „neurogenen Tonus" verschieden is jener andere, welcher oben zum ersten Mal erwähnt wurde als der Verkürzungsrückstand nach einer stärkeren Contraction. Er ist eine Eigenschaft der Muskelsubstanz selbst und stellt an ihr, im Gegensatz zu dem eben beschriebenen activen Vorgang, einen passiven Zustand, eine Substanzbeschaffenheit dar. Dieser „Substanztonus" bleibt noch übrig, wenn man das herausgeschnittene Präparat mit Atropin vergiftet hat, und also der neurogene Tonus gewichen ist. Er charakterisiert sich darin, dass das Präparat einen gewissen Verkürzungszustand zu bewahren strebt und, daraus entfernt, unter gewissen Bedingungen wieder zu erreichen sucht. Auf ihn ist der Endtheil, der asymptotische Theil der Decrescente, nach einer stärkeren Contraction zurückzuführen. Durch kleine, aber lange anhaltende Belastung wird er fortschreitend und dauernd verringert. Es kommt zu einer bleibenden Dehnung des Präparates. Nach grösseren, aber lange Zeit einwirkenden Gewichten stellt er sich wieder bis zu einem gewissen Grade er. Reizt man nach einer bleibenden Dehnung das Präparat mit einem maximalen Reiz so bildet er sich im Anschluss an die erreichte Verkürzung wieder aus: die folgenden Contractionen halten sich dauernd auf einer höheren, bisweilen beträchtlich höheren Abscisse, als vorher dem gedehnten Zustande entsprach" (vgl. Pl. A fig. 8).

„.....die Zusammensetzung der Decrescente aus der steil abfallenden eigentlichen Erschlaffung und dem anschliessenden flachen bis horizontal verlaufenden Tonus (tritt) grell zu Tage."..... (p. 124).

„Dieser Tonus zeigt an demselben Präparat keine Schwankungen; verringert man ihn durch ein angehängtes Gewicht, so fällt die verzeichnete Curve gleichmässig ab, ohne irgend welche Unregelmässigkeiten, Hebungen und Senkungen."..... „Er ist eine Erscheinung des lebenden Gewebes, nach dem Tode verschwindet er. Erhöhung der Temperatur setzt ihn herab....." (p. 126).

6. Krijgen wij uit het voorgaande de indruk, dat de Substanztonus een statische toestand zou zijn — niet meer dan een stoffelijke eigenschap van het gladde spierweefsel — toch is dat niet de opvatting van *Schultz*. Reeds de verbinding met de „tonische Verkürzung" wijst in een andere richting, maar ten overvloede werkt *Schultz* zijn zienswijze nog nader uit:

„Ich habe den eben beschriebenen Tonus als passiven Zustand, der Contraction als activen Vorgang und damit zusammenhängend dem neurogenen Tonus gegenüber gestellt. Dies geschah nur, um sie in der Betrachtung zu sondern, und ist daher nicht so zu verstehen, als ob dies zwei wesensverschiedene Vorgänge seien. Im Gegentheil weisen verschiedene Umstände darauf hin, dass Contractionsvorgang und Substanztonus in

innigem Zusammenhang mit einander stehen. Dafür spricht, 1° dass mit der Zunahme der Reizstärke, wie die Contraction grösser wird, so auch der Tonus stärker hervortritt, 2° dass der Tonus, einmal gelöst, sich von selbst nicht wieder herstellt, sondern dass er dazu einer Contraction bedarf, 3° dass er durch Widerstände, welch sich dem Contractionsvorgang selbst entgegen stellen, vermindert wird. Diese Thatsachen, insbesondere die letzte, sprechen eindringlich meines Erachtens auch dafür, dass Contraction und Tonus an dieselben Elemente innerhalb der Muskelzelle, an die Fibrille, gebunden sind,....." (p. 126/27).

Wij komen zo tot drie mechanismen voor de tonus van de gladde spier: 1° een „tetanus" van de spontane contractie, de neurogene tonus van *Schultz;* 2° een „tetanus" van de „tonische Verkürzung", de myogene of „Substanz-tonus" van *Schultz;* 3° een tetanus van de prikkel-contracties, vergelijkbaar met de motorische basis van de skeletspier-tonus.

Bezwaren tegen de prikkel-tonus.

Laatstgenoemd mechanisme zou op dat der skeletspieren voor hebben, dat wegens de langgerekte top der contracties met veel minder impulsen volstaan kan worden, om de tonus te onderhouden. Daar men zich voorstelt, dat bij iedere contractie door stofwisselingsprocessen de energie voor de gepresteerde arbeid moet worden geleverd, is de houding hier betrekkelijk economisch te handhaven. Er zijn weinig salvo's nodig (b.v. 2 p. min. tegen 60 bij de skeletspier) en in dat opzicht zouden de tonusspieren der ingewanden dus beter op de tonusfunctie zijn ingesteld dan de skeletspieren. — Daartegenover staat, dat, zoals wij zagen, de gladde spier veel eerder „vermoeid" is, dan de skeletspier. Vandaar dat de motorische tetanus als basis voor de tonus der gladde spieren niet algemeen is aanvaard. Hèt karakteristieke voor de gladde spier was immers, dat de spontane verslapping gering is of zich uiterst traag voltrekt (I, 2); er is een specifiek ingrijpen van het centrale zenuwstelsel voor die verslapping nodig. (vgl. ook *Biederman* (*113*), die over de wijze, waarop zich dat zenuwstelsel doet gelden met *J. J. von Uexküll* en *H. J. Jordan* van opvatting verschilt).

7. Naast de bezwaren, die er tegen zulk een mechanisme van de tonus waren in te brengen, wegens het gebleken onvermogen van de gladde spier tot handhaving van een bepaalde graad van verkorting door motorische tetanus, waren er nog andere be-

zwaren tegen aan te voeren (vgl. *Jordan 27*). In de techniek toch gebruikt men niet bij voorkeur een motor om een voorwerp, dat op zichzelf niet in rust is, te handhaven op de plaats, welke het inneemt. Een motor verbruikt energie en die bezigt men, om beweging op te wekken. Voor het handhaven, van wat bereikt is, ware het aanwenden van een motor oneconomisch. Daartoe gebruikt men een rem. Men kan daarbij verschillende remmechanismen aanwenden:

Een pal en een tandwiel laten slechts de keuze tussen twee uitersten: zij sluiten voortgang der beweging geheel uit, of laten die onbelemmerd toe.

Moet de beweging meer of minder geleidelijk worden vertraagd, dan maakt men gebruik van een rem. Naar gelang van de kracht, die men aanwendt en de wijze, waarop men zulks doet, kan het remvlak blijven slippen ofwel de beweging wordt trager en trager, totdat stilstand is bereikt. (s l i p p e n d e resp. p r o g r e s s i e v e r e m r e a c t i e). In het laatste geval kan de progressie worden bereikt, doordat dezelfde remkracht de beweging meer en meer vermindert (wijl de remkracht zich achtereenvolgens op steeds kleiner wordende resten van de bewegende kracht — traagheid — doet gelden) of doordat (al of niet bovendien) de remkracht geleidelijk wordt verhoogd.

Jordan heeft zich afgevraagd, of naar analogie van voorgaande technische beschouwing de tonusverschijnselen, welke hij bij slakkevoeten waarnam, niet veeleer op een myogeen remmechanisme, dan op het kostbare van de motorische contractie zouden berusten. Gebleken is, dat door de natuur van de verschillende — boven aangegeven — mogelijkheden is gebruik gemaakt.

De tonus als mechanische eigenschap.

8. Reeds aan *Mosso & Pellacani* (1882, *167*) was het opgevallen, dat bij de blaas na vulling de spanning niet of slechts zeer langzaam in evenwicht komt met de last en dat de vullingstoestand niets zegt omtrent de druk, waaronder die inhoud staat; *Genouville* (1894, *137*) bevestigde dat. *Kelling* (1903, *152*) stelde t.a.v. de maag de geringe spanningstoename vast bij vergroting van de inhoud. Zo wordt door de vulling de „verslapping" dus geforceerd onder overwinning van een zekere weerstand.

Het is duidelijk, dat zulk een reactie voor de genoemde organen en de eerder genoemde diergroep (I, 4) van groot belang is. Wij hebben gezien, dat de tonusspieren der organen steeds een geringe spanning ontwikkelen. De inhoud, welke zij omsluiten, is aan grote schommelingen onderhevig; b.v. de maag voor en na een maaltijd; de blaas voor en na een lozing. De zee-anemoon omsluit eigenlijk alleen een maagholte, waarvan de inhoud ook wisselt. Ciona, met de kieuwdarm, is eveneens zakvormig; de inhoud van dit dier hangt af van de voortdurende aanvoer van voedings- en ademhalingswater door middel van trilharen door de ingestie-sipho.

Ook een slâk heeft geen constante inhoud. Niet alleen door voedselopname, maar eveneens ten gevolge van opname van water door het gehele huidoppervlak b.v. bij regen neemt het volume toe. Dan laat de huidspierzak zich rekken, zonderdat van belangrijke spanningstoename sprake is. De spieren reageren dus niet elastisch, zoals de skeletspier volgens *Weber* doet (II, 3).

Wij hebben eerder gezien, dat *Müller* eveneens van elasticiteit sprak, maar die terdege van de physische elasticiteit onderscheidde. *Fick* (1863, *131*), *Triepel* (1898, *194*) en *Stewart* (1900, *192*) hebben de mechanische eigenschappen van overlangs gestreepte spieren ook nog als elasticiteit beschouwd. *Schultz* (1903, *186*) heeft de reactie van de maagwand op vulling uitvoerig bestudeerd, mede door belasting van de spierband. Hij beschrijft de rekkingsverschijnselen ook nog als meer of minder volkomen elasticiteit. (Vgl. Pl. A, fig. 9).

Mechanische eigenschappen van lichamen.

Bij belasting van verschillende lichamen onderscheidt men al naar gelang van de physische eigenschappen, welke uit het verloop van de deformatie blijken, vier reactie-typen. Daar zulke deformaties in een zeker tijdsverloop tot stand komen, kunnen zij, naar de duur van dat tijdsverloop gerangschikt, in een grafiek worden weergegeven.

9. *Elastische lichamen* bereiken snel een maximum-lengte, waarbij de spanning in evenwicht is met de deformerende kracht. Grafisch voorgesteld krijgen wij de lijn a-b (Pl. I, fig. 2). Wordt de deformerende kracht opgeheven. dan herstelt zich de oude vorm evenzeer snel: c-d.

10. *Visco-elastische* lichamen bereiken ook een maximum-lengte, met evenwicht tussen spanning en kracht (van f tot c is er evenwicht). De elastische component wordt echter belet, de deformerende kracht zo prompt te volgen, als deze component dat op zich zelf zou doen. Een visqueuse component geeft n.l. vertraging (parallel-geschakelde viscositeit — zie punt 14). Naarmate de spanning in de elastische elementen toeneemt, doet de remmende of smorende viscositeit zich natuurlijk meer gelden. Daarom geeft de elastische component in de aanvang snel mee en veroorzaakt een sneltraject (a-e), gevolgd door een geleidelijke overgang (e-m-f) tot de evenwichtstoestand. — Wordt de deformerende kracht verwijderd, dan volgt een verloop, dat een spiegelbeeld geeft van dat der deformatie: c-g verloopt snel, g-h vertraagd. Het lichaam keert dus vrijwel tot de oorspronkelijke vorm terug; de deformatie is bijna volkomen reversibel. Dit reactie-type is o.a. door *Levin & Wymann* voor de skeletspier geanalyseerd. (zie I, 3).

11. Bij *visqueuse lichamen* wordt de weerstand tegen vormverandering op den duur altijd overwonnen. Dat gaat bij ideale viscositeit met eenparige snelheid (b-k); de helling varieert met de „viscositeit". Na het wegnemen van de deformerende kracht blijkt de vormverandering volkomen irreversibel (k-l).

12. *Plastische lichamen* komen evenmin tot een evenwicht tussen spanning en de deformerende kracht. Na een steil traject a-e, dat veroorzaakt wordt door elastische componenten van het lichaam (in-serie-geschakelde viscositeit

— zie punt 14) gaat de grafiek geleidelijk (e-m) over tot een verglijdend evenwicht m-n. Wordt bij n de kracht opgeheven, dan doen zich verschillende mogelijkheden voor ten aanzien van hetgeen daarna volgt.

Was de kracht klein en is het punt n dus na langdurige, geleidelijke deformatie bereikt, dan is het in verglijdend-evenwicht afgelegde traject irreversibel; de grafiek volgt dan de lijn n-o-p. Was de kracht groot en is de gehele deformatie snel doorlopen, dan reageert het lichaam min of meer elastisch: de grafiek volgt tot q (onvolkomen elastisch) of komt eerder tot een asymptotisch verloop. Deze geleidelijke terugkeer heet *elastische nawerking*. *Schultz* stelde vast, dat de spierband uit de kikkermaag onvolkomen elastisch reageert. *Jordan* en *von Uexküll* vonden dit reactie-type voor verschillende gladde spieren der invertebraten. Zulk een reactie werd verkregen, door de spieren met een gewicht te belasten; de rekkingsreactie werd dan opgetekend. *Winton* (1930, *198*) heeft laatstelijk de Retractor penis in dit opzicht onderzocht en een overeenkomstge rekkingsreactie verkregen.

Constructie van de rekkingskromme voor de slakkevoet.

13. Aan de hand van een bepaalde voorstelling omtrent de bouw van zulk een gladde spier, kan men de rekkingskromme construeren. *Jordan* dacht zich de niet-tot-contractie-gebrachte tonusspier als een sol of een gel (*67*, 23; *62* en *63* resp. *46*, 316; *60*, 1) [3]. Wij hebben daarbij dus colloïdale deeltjes, omringd door een dispersiemiddel. De ligging van die deeltjes is veranderlijk, want een colloïd (sol) is fluïde. Ook leveren de deeltjes onderling en t.o.v. het dispersiemiddel wrijvingsvlakken op. Wil men een zekere deformatie forceren, dan moet dus een wrijvingsweerstand worden overwonnen, welke overeenkomt met die, welke geboden wordt door de visqueuse stoffen. Vandaar, dat die weerstand ook wel viscositeit is genoemd. Die viscositeit is voor een bepaald proefobject constant, mits niet wordt geprikkeld. Bij onderscheidene slakkevoeten echter kan ze verschillen, omdat de watermantel der deeltjes tengevolge van hydratatie of dehydratatie aan verandering onderhevig is (*54*, 232). Bovenbedoelde wrijvingsweerstand vormt dus een goede basis voor een remmechanisme van de tonus en is als zodanig door *H. J. Jordan* uitvoerig bestudeerd.

---

3) Op andere plaatsen (*54*, 232; *61*, 130) uit *Jordan* het vermoeden, dat eerst na prikkeling de geltoestand uit de soltoestand ontstaat; dan treedt dus structuur op: de vezels vormen een eenheid — de hele spier bewerkt het effect van de samentrekking.

14. *Herter* heeft een model van de tonusspier gegeven (*65*, 731), waaruit de rekkingskromme kan worden geconstrueerd. Hij rangschikte daarbij de elastische en visqueuse elementen achter elkaar (i n s e r i e). Hij verwaarloosde daarbij, dat de colloïdale deeltjes (elastische elementen) alzijdig door het dispersiemiddel (plastische elementen) zijn omgeven en hield dus geen rekening met p a r a l l e l geschakelde viscositeit (naast die in serie). Hij kwam daartoe, omdat hij bij zijn probleemstelling de twee genoemde schakelingen als alternatief koos.

Bij het schema is één segment weergegeven (Pl. I fig. 1), de plastische component met gebroken lijn, het elastische met een gesloten lijn. De constructie geeft het volgende (tijdseenheden op de abscis, verlenging op de ordinaat):

Eerst is de last gearrêteerd (0-1); op het tijdstip 1 wordt de last vrijgegeven en daarna zal aanvankelijk het elastische element snel van vorm veranderen, totdat de spanning gelijk is aan de visqueuse weerstand van het plastische element; zo zou het snelle traject aan het begin van de rekkingskromme tot stand komen (tot 2). Is de last geringer dan het „verglijdend evenwicht", dan zal de rekking zich tot de elastische component beperken. Is de last groter dan de weerstand, die het plastische element ontwikkelen kan, dan zal de rekking op het plastische deel overgaan en zal dit deel meegeven (2-10) met constante weerstand — overschrijding van de elasticiteitsgrens („yealding value"). [3]). „Het meegeven heeft plaats tegen de elastische resp. visqueuse weerstand in en is omgekeerd evenredig met de door elk dezer krachten geboden weerstand" (Regel van *Jordan*).

Wordt de spier geheel ontlast, dan zal de elastische spanning zich snel vereffenen (10-12); de plastische rekking is echter irreversibel: na 10 blijft de lijn in hetzelfde niveau (10-13).

Wordt de spier ten dele ontlast, dan zal de spanningsvereffening over een kleiner traject plaats hebben (10'-11'). Is de restlast te klein, dan zal na de partiële herverkorting geen hernieuwde rekking volgen; in het tegengestelde geval begint de rekking opnieuw en wel eerder en sneller (12'-14'), naarmate van de verhouding, die zich voordoet tussen restlast en viscositeit.

Men zal inzien, dat spanningsvereffening ook zal optreden, al wordt de spier niet ontlast, indien slechts de uiteinden na rekking worden gefixeerd (rem aangeschroefd); het plastische element zal zich laten rekken door het elastische, hetwelk daardoor zijn spanning verliest (fig. 1 C, 10*—16*) (relaxatie). Daarvoor is tijd nodig en dat blijkt, als de rem na verschillende tijdsintervallen wordt losgemaakt: naarmate de spanningvereffening zich verder heeft voltrokken, is het snelle rekkingstraject bij opening van de rem groter. Dit gevolg en verschillende andere consequenties zijn door *Herter* in beginsel geverifieerd; voor werkelijk quantitatief onderzoek was de

3) Het schema van *Herter* geeft ten onrechte aan, dat de visqueuse rekking direct inzet.

door hem gebezigde schrijver niet geschikt (zie Hst. V, 5). Ik zal dat werk dan ook verder onbesproken laten.

Later heeft *Jordan* de betekenis van de parallel-geschakelde viscositeit proefondervindelijk aangetoond (Sneeuwploeg-effect, zie VI, 27).

15. Na *Schultz* is de contractie algemeen als mechanisme ook voor de tonus van de gladde spieren der ingewanden aanvaard:

„Length of plain muscle cell, as has been said before, is the resultant of two things, an extending force and the tonus or resistance to deformation of the cell; these are balanced, and change in lenth can only result from a temporary disturbance of this state of balance" (*Evans* 1926, *130*, 386/87).

„If we regard contraction as the consequence of certain chemical and physical changes in the cell, and relaxation as their reversal to a former state, there should be no difficulty in considering a state of tonus as either a continued contraction (vgl. ook *Cannon & Lyman* 1913, *126*) or as an inhibited or partly inhibited relaxation". (*Evans* 1923, *128*).

Veel arbeid is besteed aan het bestuderen der werking van chemische prikkels en vooral aan het nagaan der verspreiding van „exciting substances" (*Langley*) in het dierlijk organisme zelve, welke de spontane rhythmische contracties zouden veroorzaken. Zo vond men de hormonen met sympathicotrope (adrenaline) en parasympathicotrope werking (o.a. choline, *le Heux* 1918 enz.). Maar aan de tonus zelve is weinig onderzoek meer gewijd. Ook is men veel te veel uitgegaan van de veronderstelling, dat de gladde spieren onderling gelijk behoorden te reageren. Dientengevolge leveren de onderzoekingen schijnbaar veel tegenspraak op. De opheldering daarvan zal eerst mogelijk zijn, als men bij de probleemstelling niet van een onjuiste praemisse uitgaat, n.l. dat alle gladde spieren onderling gelijk zijn.

DE PLASTICITEIT VAN DE SKELETSPIER.

16. Ook bij de skeletspier is een irreversible rekkingsreactie bekend, reden, waarom is gesproken van plasticiteit der skeletspieren. — Bij de samenwerking van antagonisten ten behoeve van een beweging, zou het wel zeer oneconomisch zijn, als een spier zich tegen elastische weerstand van de antagonist in zou moeten samentrekken. Volgens *Sherrington* (*190*) en *Fulton* (*135*) is zulks door een reflex uitgesloten. Werd het onderbeen n.l. passief naar het dijbeen gebogen, dan ondervond men eerst veel weerstand, daarna bleek plotseling alle weerstand opgeheven te zijn en kon de buiging gemakkelijk worden doorgevoerd: lengthening reaction. Het opheffen van de weerstand zou reflectoir geschieden; de impuls daarvoor kon worden nagebootst door een tak van de N. cruralis centripetaal te prikkelen. De remming van het tonuswekkend reflex zou dus centraal (in het ruggemerg) plaatsvinden. Werd

de buiging beëindigd, dan greep de tonus weer in en fixeerde de passief gegeven houding. Werd het been passief gestrekt (s h o r t e n i n g r e a c t i o n), dan deed de tonus zich aanvankelijk evenzeer tegen hernieuwde rekking gelden.

Samojloff & Kisseleff (1927, *181*) kwamen naar aanleiding van de electrogrammen van de beschreven reacties tot een geheel andere opvatting. Tijdens de strekking van het been verdwenen de actiestromen van de M. quadriceps, hetgeen zij toeschrijven aan een remmend reflex bij de shortening reaction. Daarbij zouden bijzondere receptoren (aequatoriale zône der spindels — *Matthews* 1932) een rol spelen. Daarentegen namen zij niets van remming waar tijdens de lengthening reaction. — Volgens *Bremer* is de laatste tegenspraak met *Sherrington* toe te schrijven aan het feit, dat de Russen niet aan de eigenlijke lengthening reaction zijn toegekomen; deze moet n.l. gepaard gaan met een lengtevermeerdering van ± 15 %. De rekkingsreactie van *Samojloff* bleef beperkt tot viscoïde verschijnselen (*Bouckaert c.s. 120*), waardoor kleine deformaties van de tonisch samengetrokken skeletspier mogelijk zijn.

HOOFDSTUK IV.

DE TONUS VAN ENIGE GLADDE SPIEREN VAN ONGEWERVELDE DIEREN.

Wij beperken ons — na de overzichten in de twee vorige hoofdstukken — bij het volgende overzicht tot de beschrijving der voornaamste resultaten zowel van het onderzoek van *J. J. von Uexküll* betreffende de tonus als van dat van *H. J. Jordan*. De aanleiding tot die afzonderlijke behandeling in dit hoofdstuk is gelegen in het feit, dat beiden voor hun objecten de algemene geldigheid bestrijden van de opvattingen van andere physiologen omtrent de tonus.

Beiden menen, dat de invloed van het centrale zenuwstelsel op de tonus in verschillende gevallen niet door middel van impulsen tot stand komt. Op deze opvatting gaan wij hier niet in, omdat wij naar aanleiding van enige resultaten, daarop in een latere publicatie hopen terug te komen (vgl. VII, 24).

Ten aanzien van het mechanisme van de tonus menen beiden dat men niet te maken heeft met een onvolkomen verslapping van de motorische tetanus, noch met een partiële samentrekking, maar dat aan de tonus een voor deze functie zelfstandig mechanisme ten grondslag ligt.

Het werk van J. J. von Uexküll.

1. Inzake het tonus-begrip sluit *v. U.* zich aan bij *Henle* (vgl. II, 5), zonderdat hij zich daarvan bewust is *(4, 77/79)*. Daar door middel van passieve rekking de spier langer wordt, kan de tonus door belasting van de spier worden verlaagd. Bij *v. U.* geraakt in de loop der jaren de tonus op de achtergrond en eist de z.g. S p e r r u n g — als aan de spier waar te nemen (myogeen) verschijnsel — de meeste belangstelling op.

v. U. stelt zich niet ten doel, het wezen van de tonus te leren kennen (*5, 287*) en legt aan zijn onderzoek geen theorie ten grondslag (*6, 31/32*). Hij poogt slechts enige kenmerkende verschijnselen ten aanzien van de neurotonus in een schema onder te brengen, uitgaande van het axioma, dat aan de zich verkor-

tende spier tonus wordt toegevoerd, terwijl verlenging overeen zou komen met afvoer van tonus. *v. U.* past zijn schemata betreffende tonustransport (*6, 7* en *8*) bij de verkregen resultaten aan en hij wil dan ook voor die schemata geen aanspraak maken op algemene geldigheid (*8*, 372/378). Het schema, noch enige conclusie, is uitgangspunt vóor voortgezet onderzoek.

De verschijnselen in de spier zelve zouden volgens *v. U.* eerst later geanalyseerd kunnen worden (*5*, 288). Hij beperkt zich dan ook tot de onderscheiding der beide functies: *beweging* en *„Sperrung"*. De spier zou de door contractie bereikte lengte met behulp van de tweede functie handhaven, een proces, dat zich onafhankelijk van de lengte van de spier kan doen gelden. Hèt bezwaar tegen het algemeen doen aanvaarden van deze zienswijze is gelegen in het feit, dat geen kunstmatige prikkel bekend is, om in alle gevallen de „Sperrung" op te heffen. Wèl is het *v. U.* gelukt, met dezelfde prikkel bij Pecten een tegengestelde reactie op te wekken, naar gelang hij de ene of de andere commissuur prikkelde: g r e n d e l i n g resp. *ontgrendeling* (*10*, 317).

2. *v. U.* onderscheidde verschillende typen van Sperrung. Daar hij de verschijnselen alleen beschreef en geen gebruik maakte van registratie of van een grafische voorstelling, lijkt het mij gewenst, aan te geven, met welk reactie-type de verschijnselen overeen komen (Pl. I fig. 2).

Stellen wij ons voor, dat de lengteverandering, die de spier toelaat, op de ordinaat wordt aangegeven (verlenging naar beneden), dan zal de verandering in weerstand (Sperrung) blijken uit de helling van de kromme. — Is elke Sperrung afwezig, dan zal een vrijwel verticale lijn worden opgetekend (a-b. *„plastische tonus"*). Zetten wij in horizontale richting de tijd af, gedurende welke de waargenomen verschijnselen zich voltrekken, dan zal in geval van „a b s o l u t e S p e r r u n g" een horizontale lijn worden opgetekend (b-c): de spier geeft in het geheel niet mee (bij de stekel van de zee-egel door de binnenste spier-mantel). Is er minder Sperrung, en blijft die gelijk, z.g. „m a x i m a l e S p e r r u n g" (bij de huidspierzak van Sipunculus — *slippende reactie*), dan zullen wij eveneens een rechte lijn krijgen, die echter schuin naar beneden loopt (b-k). Neemt daarentegen gedurende de belasting de Sperrung toe, „g l e i t e n d e S p e r r u n g" (bij de „Sperrmuskel" van de stekel van Echinocardium — *progressieve remreactie*), dan zal de lijn van het vorige type afwijken en vlakker gaan lopen (e-m-r) [1]). — Werd de last weggenomen, dan verkorte de spier zich aanzien-

[1]) Bij Echinocardium is er wel toenemende Sperrung, terwijl de lengte der spieren ongewijzigd blijft. In de grafische voorstelling lette men dus alleen op de wijziging van de helling; de ordinaat heeft hier niets met de lengte van de spier uit te staan.

lijk; volgens *v. U.* geschiedde dat door middel van „Steuerung" (van de neurotonus) naar de bewegingselementen, dus door een samentrekking b.v. bij de huidspierzak van Sipunculus, als een deel van de inhoud geloosd wordt (zodra de inhoud weer constant blijft, grijpen de grendelings-elementen weer in tengevolge van „Rücksteuerung". — Bij Echinocardium gaat het juist andersom: de bewegingsspieren van de stekel zijn voortdurend in actie; eerst als zij weerstand ondervinden, neemt de Sperrung wegens de Steuerung toe, totdat de weerstand kan worden overwonnen; dan treedt de beweging weer op door Rücksteuerung —). Ook kan de verkorting na de ontlasting vrijwel uitblijven: „Übersperrung".

Om het mechanisme van de Sperrung bekommerde *v. U.* zich weinig. — Met betrekking tot de absolute Sperrung sloot hij zich aan bij de voorstelling overeenkomstig het model van *Grützner:* pal en tandwiel, en, wat de gleitende Sperrung betreft, bij dat van *Weiss:* een remblok, dat door een motor vaster tegen het remvlak wordt aangedrukt. *v. U.* meent dat dezelfde effecten verzekerd zouden zijn, als de spiercolloïden meer of minder tot stolling konden geraken (1908, *12*), een verschijnsel, dat naast de contractiele functie zou verlopen (vgl. ook *Hermann* 1879 en *Biedermann*).

„Innere Sperrung" en „Unterstützungshemmung".

3. De invloed van de last op de innerlijke toestand van de spier (innere Sperrung) (gleitende Sperrung) was v. U. reeds bekend na zijn bestudering van de huidspierzak van Hirudo *(7)*. Bij dit object zijn beide spierfuncties in één spiersysteem verenigd. v. U. heeft aangetoond, dat hier de lengtespieren kunnen samentrekken onverschillig, of er van grendeling al dan niet sprake is: bewegings- en tonuselementen werken samen, maar ook afzonderlijk. Dat blijkt het duidelijkst in geval van belasting.

Van een bloedzuiger werd de achterste zuignap afgesneden, en het dier opgehangen aan een speld, die bij het snijvlak werd aangebracht. De voorste zuignap was vrij en kon zich aan een aangeboden voorwerp (b.v. een glazen buisje) vast zuigen (Pl. A fig. 5). Werd, als het praeparaat geheel rustig hing (fig. 5b), het buisje ondersteund (fig. 5c) en vervolgens vrij gegeven, dan liet de bloedzuiger zich aanzienlijk rekken (fig. 5d) door hetzelfde buisje, dat eerst zonder rekking gedragen werd (Unterstützungshemmung). De ondersteuning heeft echter geen invloed op de bewegingselementen: van verkorting tijdens de ondersteuning is geen sprake. Alleen de Sperr-elementen reageren dus op vermindering en vermeerdering van last; deze blijft steeds uitgebalanceerd. Van echte grendeling is dan ook geen sprake bij deze spieren. Wordt de last door de spieren naar boven verplaatst (opgetild), dan kan hij op het nieuwe niveau worden gedragen; bij een vergroting van de last, moet de spier echter toegeven. *De last, die door de spier getild is, wordt gedragen, mits de aanwezige tonus voldoende is.* — (Vgl. *7*, 386—389: Verkürzung und Sperrung).

Absolute Sperrung en „feste Länge".

4. De pelgrimmossel (Pecten) vertoont een ander type van reactie n.l. de grendeltonus bij de „vaste lengte" *(10)*. Bij dit dier zijn beweging en grendeling van de schalen (Pl. A fig. 4, 1 en 2) over twee delen van de sluitspier verdeeld; de antagonist van deze spier is de slotband (4), die op de sluitspier voortdurend rekking uitoefent. Het grootste deel (5) van de spier bestaat uit dwarsgestreept spierweefsel en heeft tot taak bij het overgaan van geopende in gesloten toestand tegen de rekking van de slotband in samen te trekken (beweging). De grendeling van de spier wordt tot stand gebracht door een bundel glad spierweefsel (6): deze bestendigt, òf hetgeen door de bewegingsspier is bereikt, òf de verkorting (samenschuiving), die — bij drukking op de schelp — door de experimentator wordt gegeven. Iedere poging om de schalen daarvoor of daarna van elkaar te trekken, stuit — onder elastische verschijnselen — op volkomen verzet van de tonusspier. Alleen door middel van een reflex verdwijnt de grendeltonus en geeft de spier mee aan rekking door de slotband. Zolang de reflex zich doet gelden, bestaat er geen weerstand; dan is de grendeling „geremd" (vgl. plastische tonus III, 16).

De tonus gaat echter geleidelijk verloren, als de spier van het visceraal ganglion (7) is geïsoleerd. Na een dag of drie valt er niets meer van te bespeuren. Zolang het ganglion daarvoor kan zorgen, wordt het verlies van tonus, hetwelk waarschijnlijk voortdurend plaats heeft, gecompenseerd. — Het tonusverlies blijkt niet alleen uit het feit, dat de slotband na een dag of drie geen weerstand meer ondervindt en de schelp geheel geopend blijft, maar ook uit de verandering van reactie, welke wordt waargenomen, wanneer men de niet geheel gesloten schelp met de hand verder sluit. Zolang de visceraalzenuwen (8) niet zijn doorgesneden, wordt de door de experimentator veroorzaakte houding door de spier gehandhaafd. Wordt de spier echter van het ganglion geïsoleerd, dan laat de spier de tweede dag na de isolatie zich na de samenschuiving weer rekken *en wel tot op dié lengte, welke de spier had, toen de naar de spier voerende zenuwen werden doorgesneden. Is die lengte bereikt, dan treedt plotseling grendeltonus op.* Dit verschijnsel heet „feste Länge". Eerst werd nog weerstand tegen de rekking geboden, maar aan het einde van de tweede dag, is ook die weerstand verdwenen en laat de spier zich snel rekken tot de vaste lengte is bereikt. Na drie dagen is ook het vermogen tot grendeltonus bij die bepaalde spierlengte verloren en gaapt de schelp meer en meer.

Niet steeds is er met het verloren gaan van de tonus een tijdsduur van drie dagen gemoeid. Dit is alleen het geval, als er grendeltonus bestond, toen de visceraalzenuwen werden doorgesneden. Is door middel van de openingsreflex de tonus verlaagd, en daarna de spier van het ganglion geïsoleerd, dan gaat de tonus sneller verloren. De verschijnselen hangen dus af van de „tonus-voorraad", die er was; *v. U.* spreekt van „Tonusfang". — In beginsel was dit verschijnsel aan *v. U.* reeds bekend n.l. van een spier van Sipunculus. De spier, waarmee de slurf wordt ingetrokken (retractor), handhaaft de tonus alleen dán ten volle, indien de worm sterk geprikkeld is, voordat de zenuwen naar de buikzenuwstreng zijn doorgesneden. Oorspron-

kelijk werd alleen in zulk een geval van algehele handhaving van Tonusfang gesproken.

De skeletspier.

5. In het laatste decennium is door *v. U.* en enkele zijner leerlingen met de skeletspier geëxperimenteerd (*18, 22, 24*). Terwijl aanvankelijk waarschijnlijk kon worden gemaakt, dat beide functies (beweging en Sperrung) afzonderlijk konden worden aangezet, naar gelang van willekeurige innervatie, is uit het laatste onderzoek gebleken, dat zulks niet juist is. De proeven werden door *Heinrich & Sussner* verricht aan vrij gepraepareerde spieren van geamputeerden. Daarbij bleek, dat wel de bewegingsfunctie afzonderlijk kan optreden, maar dat verhoging van de Sperrung altijd gepaard gaat met verkorting. Alleen, wanneer een last of een antagonist de beweging absoluut verhindert, blijft Sperrung waar te nemen. Wèl kan in pathologische gevallen de Sperrung van de begeleidende verkorting gedebrailleerd zijn.

Resumerende kunnen wij dus zeggen, dat von *Uexküll's* wijze van beschrijving der verschijnselen zich aansluit bij die van *Galenus*. Hij onderscheidt n.l. beweging en grendeling, zoals laatstgenoemde beweging en tonische actie der spieren onderscheidde. Deze overeenstemming valt te meer op, daar volgens *v. Uexküll* de Sperrung ook bij de dwarsgestreepte skeletspieren wordt aangetroffen (*7*, 389). Hij ziet in de verschillende verschijningsvormen van de Sperrung zowel de myogene als de neurogene tonus gerealiseerd n.l. naar gelang van de rol, die aan de spier in het bouwplan van zijn objecten is toebedeeld. De huidspierzak van Sipunculus kan voor de aanpassing aan wijzigingen in de vulling de buikzenuwstreng missen (myogeen); de bloedzuiger verliest daarentegen zijn tonus, nadat de zenuwstreng is verwijderd (neurogeen en motorisch — vgl. *Cohnheim & v. Uexküll, 14*). Ook meent *v. U.* naast de reflextonus een ander type te moeten onderscheiden, waarbij het zenuwstelsel zich onafgebroken doet gelden (vgl. *Müller 169* en *Henle 143*) n.l. door transport van de z.g. neurotonus: regulaire tonus. In al deze gevallen wordt z.i. het gedrag van de spier bepaald door mechanische eigenschappen, die mogelijk door stollingsverschijnselen worden bepaald. De contractie zou echter alleen een rol spelen bij de beweging en daarmee komt *von Uexküll* te staan tegenover *Müller* en *Henle*.

Het werk van H. J. Jordan.

De opvattingen van *Jordan* onderscheiden zich in tweeërlei opzicht van die van v. *Uexküll*. In de eerste plaats heeft *Jordan* een andere groep van dieren onderzocht. Hem interesseerden voornamelijk die dieren, wier levensverrichtingen met die van onze holle organen overeenkomen. Het essentiële van deze levensverrichtingen is: ten eerste weerstand bieden tegen slechts geringe druk (dus geen eigenlijke Sperrung) en ten tweede soepel meegeven bij elke verandering van de inhoud der holle spier.

In de tweede plaats heeft *Jordan* meer dan *v. Uexküll* zich er op toegelegd, het wezen te begrijpen van de spiertoestanden, die bij deze verrichtingen een rol spelen.

Tot 1918 heeft J. zijn aandacht vooral gewijd aan het verschil tussen zuiver motorisch reagerende en plastische spieren. De plastische tonus werd allengs als verschijnsel van bijzondere aard tegenover de motorische verschijnselen geplaatst. Van het jaar 1918 af veranderde het probleem enigszins. In 1913 had J. te Napels de zeer eigenaardige tonus van de cutis van Holothuria tubulosa en Stichopus regalis gevonden en geanalyseerd: een tonus, die (reeds daarom) geen vastgehouden motorische contractie kon zijn, omdat een dergelijke contractie bij de cutis ontbreekt. Later had J. de dissertatie van *Arisz* leren kennen en daardoor gezien, dat de meeste verschijnselen, die hij bij tonusspieren had waargenomen (viscositeit en elasticiteit in eigenaardige samenwerking), ook bij een gelatinestaafje zijn op te merken. Daarna concentreerde J. zijn aandacht op de statische toestand van de tonusspier, voor zover deze door het model (gelatine, later rubber) verklaard kan worden. De dynamisch-physiologische basis van deze verschijnselen bleef voorlopig buiten beschouwing, behalve wanneer de invloeden van het centrale zenuwstelsel op de tonus in het geding kwamen. De kenmerkende eigenschappen, die bij Holothuria vanzelf naar voren komen, werden nu ook bij andere tonusspieren gevonden en dientengevolge werden „viscosoïde" en motorische reacties scherper van elkander onderscheiden.

In zijn proefschrift (26) behandelde *Jordan* de tonus nog als iedere door samentrekking of verslapping gewijzigde graad van verkorting (object Aplysia limacina). Ook ten aanzien van het

myogram van de snelle (motorische) contractie werd door hem eerst toename (bij de crescente), later weer afname van tonus (decrescente) vastgesteld. — Nadien werden motorische en visqueuse tonus onderscheiden.

6. Waren beide functies (motorische contractie en visqueuse tonus) in één spier vermengd, dan moest gezocht worden naar typische kenmerken, zoals *verhoogde stofwisseling, spontane verslapping* en *elastische rekkingsreactie* dat zijn voor de spieren met *motorische tonus*. Was er tijdens het bieden van weerstand tegen rekking geen verhoogde stofwisseling (*Bethe* bij Aplysia — *111* — *Parker* bij Actiniaria — *172* — *Parnas* bij de sluitspier van verschillende schelpdieren — *173* — *Evans & Underhill* bij de Uterus — *128* —), werd geen spontane verslapping in een bepaalde graad van verkorting waargenomen en was de rekkingsreactie plastisch, dan was de tonus van het viscosoïde type, hetgeen ook kon blijken uit de *invloed van warmte*. — Verder zijn beide functies vaak door het bezit van een eigen zenuwcentrum van elkaar te onderscheiden.

SPIEREN VAN INVERTEBRATEN MET ELASTISCHE REKKINGSREACTIE.

7. De spieren van inktvissen (*30*), kwallen (*32*), Lumbricus (*114*) en Hirudo (*14*) en de lengtespieren der Holothuria bleken elastisch te reageren. Deze spieren zijn verder gekenmerkt door een bepaalde lengte, als zij in rust zijn, d.w.z. als zij geen impuls ontvangen (*36*, 222) en dus tevens de tonus nihil is (*37*, 376/7 en *43*, 91). Werd de spier tendele ontlast, dan volgde enige herverkorting, maar nooit leidde de restlast opnieuw tot rekking. Evenmin bleek de prikkelbaarheid van de spier door rekking te worden gewijzigd. Natuurlijk zijn deze spieren evenzeer bij het overschrijden van de elasticiteitsgrens irreversibel te rekken; de daarvoor vereiste kracht ligt echter buiten biologische grenzen.

Bij de lengtespieren der Holothuria is de invloed van het centraal zenuwstelsel (slokdarmring en radiaire zenuwen) op de elastische tonus uitvoerig bestudeerd. Is het gehele centrale zenuwstelsel aanwezig, dan is de elasticiteit het zwakst; zij is het sterkst, als alleen de radiaire zenuwen intact zijn. De myogene elasticiteit wordt dus door de radiare zenuwen versterkt: „Zentraltonus" („Wir haben es hier also mit einem ausserordentlich typischen Fall für rein „muskulären Tonus" und den sich hier stets hinzugesellenden Zentraltonus zu tun" -*35*, 136-). De slokdarmring regelt die tonus, door de elasticiteit meer of minder te verlagen. De tonus is hier dus van motorische

aard[2]) (tetanisch -40, 147-149; 43, 123-): hij vertoont spontane verslapping (30, 114). — De elastische nawerking[3]) (*35, 153*) wijzigt zich natuurlijk met de elasticiteit.

INVERTEBRATENSPIEREN MET PLASTISCHE REKKINGS-REACTIE.

De rekkingsreactie.

8. Bij deze spieren is de tonus geen contractie (*27*, 194), maar een remmechanisme — viscosoïde tonus[5]) —. Daar de spieren geen bepaalde rustlengte hebben, noch een maximale samentrekking, is de tonus als graad van verkorting moeilijk te meten. *Jordan* maakte hiertoe gebruik van de rekkingsmethode. Daarbij wordt de spier op een horizontale rekbaan gelegd en door een gewichtje belast (bij verticale opstelling zou de spier tevens door het eigen gewicht gerekt worden). Dat deze methode de natuurlijke verhoudingen goed nabootst, is door *Van Swinderen* (51) uiteen gezet:

> (de rekkingsreactie) „is een rationele nabootsing van werkingen, waaraan in het levende dier de spierwand beantwoordt. Immers, de binnendruk van een blaas wordt in evenwicht gehouden door krachten, die alle in de spierwand liggen en waarvan de richting overal samenvalt met raaklijnen

---

2) „*Brondgeest*-Tonus = *Dauerverkürzung* = Reiztonus; deze tonus met spontane verslapping is door electrische prikkels op te wekken. Dit is ook bekend bij Helix (*28*, 544; *43*, 139; later ook bij Aplysia 77 en 78).

3) Dit heette eerst „*Nachschrumpfung*" (*34*, 387). Bij dit verschijnsel is ook contractuur in het spel: de belaste spier gaf soms een langzame contractie (*35*, 387-92). Deze is door „*Dauererregung*"[4]) te versnellen (*35*, 131). In 1910 werd de de „Kontraktur" zowel van de „Dauererregung" als van de motorische „Tonus" onderscheiden. Het was volgens *Jordan (37)* een trage contractie, waarvan de decrescente gerekt is, of de verslapping onderbroken wordt. Dan is de spier in contractuur („*tonisch*"). Zulk een toestand kan worden bereikt door chemische middelen, warmte en beschadiging (*40*, 153; *43*, 127). Hij is voor de tonusspieren pathologisch (*37*, 376). Het verschijnsel komt overeen met de elastische tonus van *Sherrington* (*43*, 94). Later (1918) bleek, dat deze contractuur wordt toegeschreven aan een prikkeleffect op de motorische spierelementen en dus als een vorm van Reiztonus moest worden opgevat.

4) Aanvankelijk gaf de Dauererregung de neurogene tonus met tonische contractie (-*37*, 375/6- motorisch), waarvan de verslapping vertraagd is. („Daneben vermittelt der Radialnerv dem Muskel noch weitere Dauerregung, weiteren Tonus (Zentraltonus)" -*35*, 154-). De impulsen bleven hierbij nog toestromen, nadat de prikkeling reeds was geëindigd (*40*, 150; *43*, 124). Bij de lengtespieren der Holothuria wordt dit verschijnsel door de radiaire zenuwen versterkt. — Later wordt in dit verband van *Tetanus* gesproken (*43*, 181).

5) *Sperrtonus* (1901—1905) = *echte Tonus* (1905—1910) = *Tonusfunktion* (1910—1916) = *viscosoïde Tonus* (na 1916).

aan de oppervlakte van de blaas. De eenvoudige voorstelling van het parallelogram van krachten doet ons zien, dat bij sterkere plaatselijke welving van het oppervlak de spanningskrachten, die met een bepaalde binnendruk evenwicht moeten maken, geringer kunnen zijn, maar dat overal de welving van dezen soepelen wand zoodanig is, dat de spier bij volumeverandering niet reageert op druk, maar op rekking" (p. 17).

Aanvankelijk (tot 1907) werd de spier auxotonisch belast met behulp van het contragewicht van een brievenweger; op de schaalverdeling was de kracht in gr. af te lezen. Als de spier zich samentrok, werd het contragewicht omhoog getrokken en de kracht groter. Zij belastte dus zichzelf, evenals bij het intacte dier (de druk van de inhoud of de turgor wordt groter). Verslapping en rekking hebben het tegengestelde gevolg: vermindering van de rekkende kracht. Verlenging van de spier komt overeen met verlaging van tonus-niveau [6]) (*27*, 203). Altijd onstond er bij deze methode tenslotte evenwicht tussen last en weerstand: „Konstanz" [7]).

Na 1907 wordt met constante kracht gerekt (isotonisch; de last doet zich via een katrol op de spier gelden), maar dan is „Konstanz" moeilijker te bereiken, behalve bij objecten met ganglia, die „Zentralkonstanz" vertonen — welke hier buiten beschouwing blijft —. Daarom is in het vervolg de snelheid van rekking of wel de helling van de tijd-lengte-kromme een maat van de tonus (*31*, 231).

Rekking zonder ganglia.

9. De eenvoudigste rekkingsreactie gaf de cutis der Holothuria. De rekkingsreactie is van het type a-b-k (Pl. I, fig. 2), waarbij a-b klein is en de helling van b-k gering. Wordt tendele ontlast, dan volgt eerst herverkorting, maar na enige tijd opnieuw rekking door de restlast (vgl. III, 14) evenals bij gelatine en bij ongevulcaniseerde rubber [8]).

Daar de cutis niet tot motorische contractie is te brengen, kan de weerstand tegen rekking geen tetanus zijn, maar moet hij als *Sperrung* worden opgevat (*39; 34*, 425). Door mechanische prikkeling wordt de cutis hard; daarbij kan verkorting optreden.

10. Een overeenkomstige rekkingsreactie vertonen Aplysia (*26*) en Actinoloba (*31*), terwijl Ciona (*30*) en Helix (*27* en *28*) zulks doen mits de ganglia

---

6) Tijdens mijn werk is het nuttig gebleken, bij de tonus onderscheid te maken tussen tonusniveau, de lengte van de spier, waarbij hij weerstand begint te bieden (de lengteverandering door de snelle contractie wordt daarbij buiten beschouwing gelaten), en tonusspiegel, de graad van weerstand tegen rekking (onafhankelijk van de lengte — *41*, 582 —).

7) „Diesen beibehaltenen Verkürzungszustand will ich Sperrtonus nennen" — (*27*, 195).

8) Aanvankelijk stelt J. dit gedrag van de cutis tegenover dat van gevulcaniseerde rubber. Daar deze stof geen hernieuwde rekking geeft, moest bij deze spieren (*27*, 210) een activiteit van het weefsel (*34*, 402) spanningsverlies veroorzaken.

zijn verwijderd. Alleen wijkt de rekkingsreactie bij Helix en Actinoloba van het aangegeven type in zoverre af, dat bij de plastische rekkingsreactie de weerstand toeneemt en de grafische voorstelling dus volgens de lijn a-m-r zal lopen. Overeenkomstig de Regel van *Jordan* (blz. 26) neemt dan ook de spanning toe [9]). Deze rekkingsreactie is door *Arisz* ook bij het gelatinestaafje gevonden. (De hernieuwde rekking door de restlast vindt men voor de voet van Helix afgebeeld op Pl. A, fig. 10, object II; bij - is 10 gr. weggenomen).

Jordan schrijft naar aanleiding van de ervaringen met het gelatine staafje die toename van weerstand toe aan mechanische effecten, welke de rekking veroorzaakt: de deeltjes in de spierelementen, die door hun onderlinge wrijving de viscositeit geven, naderen elkander (de spier wordt smaller) en worden gelijkgericht, waardoor een groter wrijvingsoppervlak ontstaat; zo is het ook bij de genoemde plastische stoffen (*62*). De viscositeit wordt hier dus als een statische toestand opgevat, als een physisch element (*43*, 223). Er was geen reden, om aan te nemen, dat het bij de spier anders zou zijn [10]).

In 1922 publiceerde *Jordan* proeven van *Van der Feen (46)*, waarbij met-cocaïne-verdoofde voeten van Helix werden onderzocht. De voeten waren door electrische prikkeling niet meer tot motorische contractie te brengen en toch boden zij nog plastische weerstand tegen rekking. Dat kan dus geen partiële tetanus zijn. Van 4° tot 50° C. bleek met toenemende temperatuur de weerstand te dalen, juist zoals dit bij viscositeit te verwachten is. Er is dus voor de rekkingssnelheid geen temperatuursoptimum bij 21°, zoals voor de amplitude der motorische contractie (*49;* vgl. punt 15). Bij hogere temperaturen treden tenslotte irreversibele lengteveranderingen op.

De viscosoïde tonus is dus geen „Erregungszustand" (*35*, 155), maar een eigenschap van de stof (*46, 320)*, die zich als rem doet gelden (*56*, 407). Toch moet die spiertoestand reflectoir worden opgewekt (*30*, 88; *40*, 148), want door verdovende middelen (cocaïne) wordt de tonus verlaagd [11]).

Rekkingsreactie onder invloed van het tonuscentrum.

11. Vergeleek men vervolgens de rekkingsreactie van slakkevoeten, waarvan de pedaalganglia intact waren gelaten, met die van voeten zonder ganglia, dan bleken zich in beginsel twee afwijkingen voor te doen (isotonische methode, vgl. Pl. A, fig. 10):

---

9) In de publicaties van *Jordan* wordt op verschillende plaatsen (*41*, 580; *48; 50*, 547; *54*, 229; *55*, 313; *56*, 414; *60*, 936; *61*, 129; *64*, 137) meegedeeld dat de visqueuse weerstand constant is en dat er dus ook de spanning ongewijzigd blijft (*56*, 410), vandaar ongelimiteerde rekking (*49*, 111).

Op andere plaatsen wordt wel over toename in weerstand (*34*, 431; *43*, 180; *54*, 230; *55*, 322; *65*, 713) en spanning (*56*, 415) geschreven.

10) *Van Swinderen* (*51*) meende, dat er ook tonusproductie in het spel was, dus actieve verhoging van de viscositeit; het bewijs daarvoor is niet geleverd.

11) Later schrijft *Jordan* dat de viscosoïde tonus een spiertoestand is (*46*, 315), die zonder reflex denkbaar is, d.w.z. zich een tijdlang als residu handhaaft (*49*, 112); vgl. ook *55*, 318).

Het steile rekkingstraject, dat de voet met pedalia (object III) geeft, is veel langer, dan dat, van de voet zonder ganglia (I). De tonusspiegel is door de ganglia verlaagd. Dit geschiedt ook, zonderdat de voet belast wordt. De voet met ganglia ligt als het ware over de rekbaan uitgevloeid; die zonder ganglia is smaller en meer „opgehoopt" (vgl. de photo's bij *Herter* — *65* —). De verlaging van de tonus is dus het gevolg van een permanente invloed der pedalia en behoeft niet door een reflex b.v. door rekking te worden opgewekt.

Dezelfde invloed was bekend voor Aplysia en voor het enige ganglion van Ciona en bij de Holothuria voor de radiaire zeuwen ten opzichte van de weerstand, die de cutis tegen rekking biedt.

De tweede afwijking is de verhoogde weerstand, ingeval de Helix-voet over een zeker traject is gerekt. Met een korte bocht (de z.g. omslag ↗▸▸) gaat de voet de last dragen, zodat de rekkingskromme, die van de voet zonder ganglia snijdt (⋆). Bij aanwezigheid van de ganglia komt de rekking dus niet beneden een bepaald niveau; de tonusspiegel is snel gestegen. — Hetzelfde verschijnsel is alleen bekend bij Ciona.

Zentralkonstanz, Muskelkonstanz en Zentraltonus.

12. Met de auxotonische rekkingsmethode verkreeg *Jordan* tweeërlei tegenstelling tot de rekkingsreactie van de voet zonder ganglia, naar gelang de last klein, dan wel groot was. In geval van rekking met geringe kracht gaf de voet met ganglia voortdurend meer mee, zodat ook de „Konstanz" lager kwam, dan wanneer de ganglia zich niet deden gelden [12]) (bij exstirpatie of verlamming met cocaïne). — Werd echter met grotere kracht gerekt, dan wijzigde zich de verhouding tot de reactie van de voet zonder ganglia, doordat sneller evenwicht met de last werd bereikt, dus evenals dat voor de isotonische methode was gevonden. (De rekking wordt dus eerst versneld, maar ook wordt er door de pedalia eerder paal en perk aan gesteld: z.g. *Zentralkonstanz* [13]).

De herverkorting na ontlasting wordt óók gewijzigd door de pedalia. Was er met geringe kracht gerekt, dan was de herverkorting veel zwakker of ontbrak zij geheel; na rekking met grotere kracht daarentegen was de reactie versneld en versterkt, vergeleken met gelijke proeven aan objecten zonder ganglia.

---

12) „Muskelkonstanz, weil sie unabhängig vom Zentrum eintritt, ja, von diesem herab gedrückt wird."

13) „Zentralkonstanz, da sie durch das Zentrum bedingt wird. (Möglicherweise haben wir es da mit *Sperr- und Zentraltonus* [14]) zu tun."

14) „Der *Zentraltonus* ist im Gegensatz hierzu eine dauernd vom Zentrum (daher der Name) unterhaltene Erregung (*„energetischen Tonus"*), und kommt in Frage, wenn der Muskel keine Sperrvorrichtung besitzt oder aber die Wirkung dieser durch irgend welche Umstände gehindert wird".

13. Ook de zeeanemoon (Actinoloba dianthus, *31)* geeft de „Tonusfunktion" te zien. Hier ontbreekt elk regelend centrum. Alleen zijn de voet, het muurblad en de mondschijf bij dit dier doorweven met een zenuwnet. Het is klaarblijkelijk niet onverschillig, of het spierweefsel, dat aan rekking wordt onderworpen, met meer of minder zenuwelementen in verbinding staat. Een stuk van de voet met mondschijf of — in plaats hiervan — muurblad, gaf bij hoge belasting een minder steile rekkingskromme dan een gelijk stuk voet zonder mondschijf of muurblad en zelfs „Konstanz" (*31,* fig. 2) (De last werkte in beide gevallen alleen op de voet). Van verlaging van de tonus door aanwezigheid van bepaalde delen van het zenuwnet is geen sprake. Er is dus ook geen omslag. Daar de invloed van meer zenuwweefsel niet kenmerkend bleek te zijn voor een bepaald deel, kon niet van een tonuscentrum worden gesproken en dus ook niet van „Zentraltonus" (*31,* 248—255).

14. De opvatting over de Zentralkonstanz wijzigde zich. Het eerst bleek daarvan in 1919, waar *Jordan* schreef, dat keukenzout, als het op de pedalia is gebracht, verhoogde tonus geeft door hogere viscositeit (*44* en *45*); van een motorische component is daarna geen sprake meer. Het verschijnsel heet dan verder steeds centraaltonus, die dus wel moet worden onderscheiden van de „Zentraltonus" van het snelle stelsel.

Eerst in 1926 werden nieuwe resultaten meegedeeld, die de gewijzigde opvatting steunden. De slakkevoet bleek in centraaltonus op verhoging van de last niet elastisch te reageren en de centraaltonus kon door snelle verhoging van temperatuur worden gebroken (*v. Swinderen 49,* 560). Verder vond *Hardenberg,* dat de typische verhouding tussen de rekkingskrommen van voeten met en zonder pedalia (omslag en overkruising) bij 16° optimaal is en reeds bij 28° C. niet meer voorkomt: de rekkingskromme van de voet met pedalia bleef practisch van het begin af aan boven die van de voet zonder ganglia. Bij 12° C. werkt de lage temperatuur zodanig weerstand verhogend, dat de centraaltonus gemaskeerd wordt. Was de centraaltonus motorisch, dan moest het optimum bij 21° liggen en zij zou eerst bij 35 à 40° C. vernietigd kunnen zijn, terwijl zij bij 28° ongeveer gelijk moest zijn aan die bij 16°. (vgl. *47*).

Herstel van een geringere lengte na de rekking.

De contractie van het motorische stelsel.

15. Indien men tijdens de rekking de slakkevoet prikkelt, krijgt men slechts een **zeer tijdelijk** herstel van een geringere lengte, d.w.z. een snelle contractie. Bij Aplysia b.v. bereikte de verslapping na de samentrekking in 2 min. dezelfde verlenging als de rekking in 23 min. — Ook voor Helix werd hetzelfde gedrag gevonden (vgl. de kromme op Pl. II, waar de voet bij × werd geprikkeld en kromme 4 van obj. CP^{II} op Pl. VI). De decrescente eindigt, waar de rekking zou zijn aangekomen, indien geen contractie was opgewekt en de rekkingskromme zet zich daar voort. *Het myogram van deze snelle contractie is hetzelfde, of de pedalia intact danwel geëxstirpeerd zijn* (CP^{II} no. 4 - *43,* 182/85 -).

Hieruit blijkt, dat de rekkingskromme een verschijnsel is van een ander stelsel — met een eigen centrum — dan dat van de motorische decrescente. Ook dit stelsel heeft een afzonderlijk centrum: de cerebralia verlagen de prikkelbaarheid.

De motorische contractie van de Helix-voet had verder een temperatuursoptimum bij 21° C.:

v. Dillewijn en s'Jacob (47) maten om dit te bepalen de uitslaghoogte der contractie van de constant belaste spier bij constante prikkel in centraaltonus — om van een vast tonusniveau verzekerd te zijn — en bij verschillende temperaturen. Op overeenkomstige wijze werd de prikkelbaarheid gemeten aan de prikkeldrempel; ook daarvoor ligt het optimum bij 21° C. De cerebralia wijzigen niets aan de ligging van het optimum; wèl is de verhouding tussen de amplitude bij het optimum en die bij 7° C. b.v. niet dezelfde: mèt cerebralia 140 : 100; zonder cerebralia 1000 : 100.

Ook *Segaar* en *v. Eekelen* (*49* en *50*) onderzochten de motorische verschijnselen. Zij brachten de belaste slakkevoet door electrische prikkeling van de cerebralia of door het aanbrengen van keukenzout op de voet, tot tetanus. Het bleek dan, dat de voet bij verhoging van de last een elastische reactie vertoonde en dat verhoging van de temperatuur (van 12½° op 34° C.) de weerstand niet verlaagde, noch ook het elastische reactie-type wijzigde.

De motorische verschijnselen van de slakkevoet wijken dus niet principieel af van die der vertebraten-skeletspieren. Zij worden beheerst door vormverandering der spierelementen, welke laatste zich als vaste lichamen elastisch gedragen.

Waren de beschreven tegenstellingen tussen de rekkingskromme en de decrescente van de snelle contractie voor de analyse der verschijnselen van groot belang, voor het leven van de slak moest het verlies aan tonusniveau na een (eenzijdige) contractie toch weer hersteld kunnen worden. Zolang de z.g. tonische verkorting[15]) na rekking niet te realiseren was, ontbrak het eigenlijke sluitstuk aan het verschijnsel van de viscosoïde tonus.

---

15) *Jordan* noemt dit door hem gezochte verschijnsel ook *tonische contractie* (*59*); hij heeft met dezelfde naam eerder de algehele verkorting (synchrone contractie) van de vleugel of de voet van Aplysia aangeduid, tegenover de successieve en regionale contractie der zwem- resp. kruipgolven (*26*, 11). Verder noemde J. vroeger ook de langzame contractie door Dauererregung zo of wel tonische tetanus (*54*, 235; *56*, 407).

De samentrekking van het viscosoïde systeem.

16. Tot 1931 was men er niet in geslaagd, door middel van electrische prikkeling het niveau van de viscosoïde tonus te wijzigen. Men kreeg òf „Reiztonus" òf snelle contractie.

Wel waren van voeten met pedaalganglia spontane rhythmische contracties bekend, maar die gaven alleen *schommelingen* van het tonusniveau. Alleen van de z.g. halfdier-proef was een tonische verkorting van de ene belaste voethelft bekend (*27*, 214; *28*, 592), na welke verkorting de last op hoger niveau gedragen werd. Bij deze proef werd echter evenmin electrisch geprikkeld en de reactie betrof slechts het halve dier. De samentrekking mèt tonusherstel bleef dus een probleem.

17. Bij het onderzoek aan de Holothuria drong zich de vraag betreffende het tonusherstel opnieuw op. De cutis liet zich immers rekken, maar was door de meest gebruikelijke prikkels niet tot samentrekking te brengen. De vraag bleef dus, hoe nu na een samentrekking van de lengte-spieren, waardoor water uit de waterlong wordt gestoten, de kleinere inhoud toch juist omsloten blijven kon.

Het bleek, dat na passieve samenschuiving (telescoperen) van de gerekte cutis, deze opnieuw — onder overwinning van weerstand — was te rekken. Het lag dus voor de hand, te veronderstellen, dat de lengtespieren de cutis passief meenemen (*34*, 374, 423 en 434). Wij kunnen het ook anders zeggen: de cutis legt door haar viscositeit vast, wat door de contractie van de spieren is bereikt (*41*, 582; 42). Bij Pecten heeft *v. Uexküll* later een soortgelijk verschijnsel aangetroffen.

Ook bij spieren, die zich niet laten scheiden in een deel dat voor de contractie en een deel, dat voor de tonus dienst doet, zouden de motorische elementen de tonuselementen kunnen meenemen en zouden deze kunnen vasthouden, wat door de eerstgenoemden is bereikt (vgl. *Bottazzi, Langelaan* e.a.). Zulk een verhouding moest voor Helix uitgesloten worden geacht, want op de steile decrescente na samentrekking wordt geen invloed geoefend door de pedalia (*43*, 182—185). Hier moet dus naast de samentrekking een proces plaatsvinden, dat actief (vermoedelijk door verplaatsing der uiteengetrokken deeltjes) na voorafgaande rekking, de oorspronkelijke spiertoestand herstelt. De helling van een daarop volgende rekkingskromme moet n.l. door verwarming van de voet groter worden (*49*, 117/19; *50*, 551) en de pedaalganglia moeten een dergelijke rekking op specifieke wijze beïnfluenceren, ook daarbij de weerstand verlagen.

18. In 1926 werd een theoretische basis voor de tonische verkorting gelegd. Men kwam n.l. tot de opvatting, dat de tonusverschijnselen moesten berusten op dynamische verschijnselen in de periferie (myogeen) en op die in de pedalia (neurogeen). *Jordan* had reeds in zijn dissertatie het verschijnsel beschreven, dat exstirpatie van de pedalia niet slechts de tonusspiegel verhoogt, maar dat er van lieverlede een schrompeling optreedt, die

met de tijd toeneemt. Afgezien van een onvolledig uitgewerkt resultaat van *Biedermann*, was deze schrompeling bij Helix nog niet aangetoond. Eerst *Van Swinderen* slaagde erin bij Helix na de exstirpatie gedurende slechts ± 10 minuten een stijging van de tonusspiegel vast te stellen; er trad geen verkorting (schrompeling) op.

In ieder geval bleek uit deze proeven, dat de tonus niet slechts als statische spiertoestand is op te vatten, maar dat het een stationnaire toestand is — in dit geval een evenwichtstoestand tussen periphere tonusproductie en centrale tonusvermindering. Bij Helix treedt na de verstoring van het evenwicht door de exstirpatie dus reeds na 10 minuten een nieuw evenwicht op, met hogere spiegel. Dit evenwicht is echter in zijn wezen nog geenszins gekarakteriseerd: het kan zuiver statisch zijn, of er kan naast „verbruik" voortdurend aanvulling door een dynamische component plaats hebben. Deze component zou voor ons probleem van de grootste betekenis zijn.

Jordan meende (*50*, 549) dat in de periferie tonusverbruik een rol speelde.

Hij verwees daarvoor naar de resultaten van *von Uexküll*, die vond, dat bij de cutis der Holothuria de tonus in 24 uur verloren gaat [16]) en dat bij de sluitspier van Pecten het verschijnsel van de „feste Länge" uiterlijk na 3 dagen verdwenen

Ten aanzien van de perifere dynamiek onderscheidde *v. Swinderen* alleen meer of minder tonusproductie als surplus, maar geen negatieve verandering van de *basaaltonus* (*51*, 72 e.v.).

10. *Jordan* (*50*, 552) en *Van Swinderen* (*51*) achtten het mogelijk, dat de tonusproductie in de periferie het proces zou zijn, dat bij de tonische verkorting een rol zou spelen. *Van Swinderen* greep het probleem voor het eerst experimenteel aan.

Volgens *v. Swinderen* moest door de invloed van snelle temperatuurswisseling de tonusproductie reflectoir te verhogen zijn, voordat die andere temperatuur zich op de spieren zelf deed gelden (de viscositeit door warmte b.v. werd verlaagd). Hierdoor zou er een teveel aan weerstand ontstaan en dat zou verkorting van de spier tengevolge moeten

16) Ervaringen aangaande dit verschijnsel hebben J. tot de overtuiging gebracht (1930), dat hier geen viscosoïde tonus in het spel is.

hebben[17]). Inderdaad werd een verkorting verkregen en wel met een kritische temperatuur van 18° C. Bij de overgang van iedere temperatuur lager dan 18° naar een hogere was er eerst verkorting en daarna opnieuw een snel doorzakken van de kromme. De pedaalganglia hebben echter geen bijzondere invloed op dit verschijnsel (p. 46). Ook door afkoeling van iedere temperatuur boven 18° af werd een verkorting en vervolgens opnieuw rekking verkregen[18]).

Van prikkelwerking door warmte of koude kon volgens *v. Swinderen* geen sprake zijn: de tonische verkorting was niet sterker, als de temperatuurswisseling sneller werd doorgevoerd, integendeel. Bovendien bleek een prikkel-contractie zich ook op de kromme van de tonische verkorting te superponeren.

Wij komen dus tot de conclusie, dat *v. Swinderen* het bestaan van twee verschillende functies, welke beide verkorting van de slakkevoet geven, heeft aangetoond. Of wij echter te maken hebben met viscosoïde tonus — naast de contractie — is een open vraag gebleven: de pedaalganglia hebben geen invloed op de „decrescente", noch op de verkorting; de verandering van de temperatuur werkt na het passeren van het kritische punt (18°) altijd in het nadeel, ook koude. *Eigenaardig is, dat de temperatuursschommeling alleen een zichtbaar effect heeft tijdens rekking van de spier;* de onbelaste spier reageert niet. *Van Swinderen* is echter in gebreke gebleven, aan te tonen, dat aan de toename van de weerstand tijdens de rekking behalve het mechanisch effect — zoals bij plastische stoffen — ook nog tonusproductie ten grondslag ligt. Daardoor is de basis, waarop *v. Swinderen* zijn mening aangaande de tonische verkorting heeft opgetrokken, onvoldoende gefundeerd.

20. *Jordan* bleef dan ook naar de z.g. tonische contractie zoeken (*69*, 419) en in 1930 slaagde hij er niet alleen in, tonusherstel met verkorting te realiseren, maar bovendien die verkorting geheel van de contractie te discrimineren (*70—74* en *89; 90*). Aplysia bleek daarvoor een geschikt object te zijn.

Als de pedaalganglia geëxstirpeerd waren, trad de bekende „schrompeling" op, een bewijs van ongelimiteerde toename van

---

17) De consequentie moet hier m.i. zijn, dat contractuur volgt bij overproductie; vermeerdering van weerstand geeft hoogstens grendeling.

18) Waarom de afkoeling de viscositeit niet dermate verhoogt, dat na de verkorting de last gedragen blijft, vermeldt *v. Swinderen* niet.

tonus. Het bleek nu, dat Aplysia zijn tonus geheel verloor door langdurig verblijf in de koude (5° C.): de tonusproductie bleek een vitaal proces te zijn, dat in de koude tot stilstand kwam. Daarop volgende verwarming gaf verkorting van de voet en opnieuw weerstand tegen rekking. Zo was er dus een actieve, tonische verkorting gevonden, die tevens de tonus herstelde.

Warmte en koude hadden op deze herstelde tonus hetzelfde effect als op viscositeit in het algemeen, mits aan de tonus enige tijd werd gelaten, om zich z.g. te vestigen; dan is het „oude *viscositeit*" *(62)*.

Werd te snel opnieuw afgekoeld, dan was koude schadelijk voor de weerstand: de „jonge" viscositeit ging daardoor weer verloren.

Verder bleken de pedalia de tonische verkorting te beperken: tonusverlies bij 5° C. bij een voet zonder ganglia, heeft tengevolge, dat daarop volgende verwarming tot abnormaal sterke schrompeling voert.

Naast de invloed van warmte op de gevestigde tonus en van de pedalia op de tonische verkorting, bleek de verhouding van anorganische ionen (calcium en magnesium) deze verschijnselen te beïnvloeden. Werd de voet onderzocht in afgekoeld zeewater met een *surplus* aan Mg, dan bleef de verkorting door verwarming uit. Een *tekort* aan Ca gaf verhoogde tonus. — De snelle contractie daarentegen kwam in het eerste geval als gewoonlijk of zelfs beter tot stand; in het tweede geval bleef iedere contractie na prikkeling uit of was zij uiterst zwak.

Aplysia heeft dus evenals Helix twee mechanismen om verkorting tot stand te brengen; het ene maakt bij Aplysia stellig deel uit van de „Tonusfunktion".

Tonusproductie door rekking.

21. In verband met het onderzoek van *v. Swinderen* valt dat van *Van Overbeek* nog te noemen, al heeft dat ook niet betrekking op viscosoïde tonus (*82* t/m *84*). Hij vond, dat in het contractiele deel der sluitspier van de mossel (Anodonta cygnea) — welk deel direct prikkelbaar is — na exstirpatie van het visceraalganglion de tonus *door rekking* moet worden opgewekt. Wanneer de slotband was vernietigd en daarmee de rekking was vervallen, verloor de spier in de koude tonus en ging de schelp open. Bij de spier, die in de koude onder invloed van de slotband was gebleven, trad dit tonusverlies niet op. De tonusproductie tijdens de rekking bleek ook uit het myogram: na het snelle traject volgde de plastische rekking, waarbij de weerstand snel toenam; het myogram was dus geen rechte maar een holle lijn. — Het tonische deel van de sluitspier, dat niet direct prikkelbaar is, was ongevoelig voor rekking en handhaafde de tonus ook in de koude. Warmte verlaagde daar de weerstand tegen rekking: dit is dus viscosoïde tonus.

De tonische verkortingen, die door *v. Swinderen* en *Jordan* zijn waargenomen, hebben de oplossing van het probleem van tonusherstel bij de samentrekking echter niet gebracht. De slak kan niet afhankelijk zijn van zeer bepaalde temperatuursschommelingen, om het tonische systeem na de samentrekking de verschijnselen te doen beheersen.

TWEEDE GEDEELTE. EIGEN WERK.

HOOFDSTUK V.

HET PROBLEEM.

1. Hèt probleem bleef dus, de slakkevoet na rekking zó tot samentrekking te brengen, dat de spier na de samentrekking over evenveel tonus beschikt als vóór de rekking.

In de literatuur van *Bozler* vond ik een aanwijzing voor de richting, waarin de oplossing van het probleem kon worden gezocht. Hij vermeldt n.l. „Wenn man den Muskel (sluitspier van Pecten, welker functie en wijze van reageren geheel van die van de slakkevoet afwijkt) entlastet, ihn zur Kontraktion bringt und ihn dann einige Minuten in Ruhe lässt, ist der Dehnungswiderstand wieder wie zuerst und man kann den Versuch wiederholen". (*117*, 596). *Bozler* geeft dit alleen als ervaringsfeit en heeft er geen verklaring voor gegeven, noch voor de keuze van die proefvoorwaarde. Nu waren er van de slakkevoet wèl enige verschijnselen bekend, die verband konden houden met het succes van de samentrekking van de onbelaste spier.

Aan de hand van de door *Bozler* opgedane ervaring, vormde ik mij het volgende beeld van een overeenkomstige situatie bij de slak, zoals die zich onder natuurlijke omstandigheden zou kunnen voordoen:

Het is immers waarschijnlijk, dat bij de slak de ene kant zich passief laat rekken door de binnendruk, die verhoogd wordt, als de andere zijde zich samentrekt. De samentrekking behoeft dan niet tegen een aanmerkelijke druk in tot stand te komen. Bovendien is het mogelijk, dat in de te rekken zijde de tonus actief wordt verlaagd door de pedaalganglia. *Hoe komt echter vervolgens de normale houding weer tot stand?* De zijde, die eerst samentrok, verslapt. De con-

vexe zijde zal dus bij de samentrekking geen enkele weerstand ondervinden. Naar aanleiding van deze overwegingen en de gegevens van *Bozler* (omtrent een ander object), heb ik getracht, gerekte voeten van *Helix* in onbelaste toestand te prikkelen, in de hoop, dat de tonus zich op het oorspronkelijke niveau zou herstellen (bij belaste spieren toch krijgt men een contractie, die het ontstaan van tonus op hoger niveau uitsluit). Inderdaad is dit gelukt.

METHODE EN TECHNIEK.

De beginselen der rekkingsmethode zijn reeds in de vorige twee hoofdstukken ter sprake gekomen. Voor de algemene, technische bijzonderheden verwijzen wij naar de uitvoerige verhandeling van *Jordan & Van der Feen* in *Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* (55). Hier zullen wij ons in hoofdzaak beperken tot een beschrijving der wijzigingen in de toestel van *Van Swinderen* (51) en in de wijze van registratie der krommen, zoals *Herter* (65) die heeft gebezigd. Wij sluiten dus met die beschrijving bij de twee laatstgenoemden aan. Ten aanzien van bijzondere voorzorgen e.d., bij bepaalde proevenreeksen in acht genomen, verwijs ik naar de toelichting, bij de beschrijving van die proeven gegeven, (VI, 3 en VII, 3 en 9).

De rekkingsmethode.

2. Zoals wij gezien hebben, maakte *Van Swinderen* bezwaar tegen de totaal onbelaste toestand, waarin de spier tijdens de rust na de praeparatie verkeerde, omdat de spier bij het intacte dier ook in rust door de bloeddruk is belast, welke na de praeparatie is vervallen. *Van Swinderen* heeft zijn proefobjecten dan ook nooit geheel onbelast laten staan; daaraan moet worden toegeschreven, dat in zijn grafieken geen steil aanvangstraject (elastische component) is waar te nemen.

Ik heb tijdens de pauze na het opspannen van het proefobject niet belast, om de resultaten beter met die van *Jordan* te kunnen vergelijken.

De tonustoestel.

3. *Van Swinderen* heeft een toestel geconstrueerd, die toeliet de proefomstandigheden belangrijk te variëren, zonder het proefobject tot storende spontane reacties te brengen (zie Pl. II A en de toelichting daarbij). De toestel bestaat uit twee delen: 1° de eigenlijke rektoestel en 2° de watermantel met reservoirs (31 en 32) voor de temperatuursregeling.

De watermantel van de *Van Swinderen*-toestel levert voor het verzekeren van lage temperaturen in de luchtkamer bij aanwending van ijskoeling bezwaren op. IJsgruis kan alleen in de mantel worden gebracht, als de messingplaten (19) worden los gemaakt. Vulling met ijs en verwijdering hiervan kan dus niet plaats hebben, als de toestel gesloten moet blijven, opdat spontane reacties van het proefobject zullen worden voorkomen. Om dat

bezwaar te ondervangen, is *de mantel met de platen vervangen door een aquarium* (18, Pl. II). In twee tegenover elkaar gelegen wanden daarvan is een opening geboord. Door deze openingen wordt de luchtmantel (20) aangebracht. De ruimte tussen deze en de rand van de gaten is met plasticine gedicht.

De temperatuur.

4. Daar het bij de tonische contractie er om te doen was, de motorische verschijnselen zoveel mogelijk uit te sluiten bij de rekking, die op de samentrekking moest volgen, werd bij iedere proevenreeks over de perifere verschijnselen aanvankelijk bij lagere temperaturen gewerkt (2—5° C.) en vervolgens nagegaan, hoe de verschijnselen veranderden, indien de voet op hoger temperatuur werd gebracht. Hierbij zijn temperatuursintervallen van ± 10° C. gebezigd.

De notering der bewegingsverschijnselen.

De Schrijver.

5. Veelal heeft men een — door de langzame beweging van de tonusspier verkregen — getallenreeks in een grafiek weergegeven. Ik heb de voorkeur gegeven aan registratie van de beweging met behulp van een schrijver op beroet papier.

Bij deze wijze van registratie wordt de lopende draad (10) via een schijf (14) naar de ene arm van een schrijver gevoerd (Pl. II C). De meest gebruikte schrijvers bewegen zich als een hefboom om een as. Daarbij wordt de ordinaat een boog, hetgeen de vorming van een juist beeld der opgetekende verschijnselen bemoeilijkt, ingeval de uitslag groot is en de resultaten quantitatief moeten worden vergeleken.

Naast de boogbeschrijvende hefbomen is door *Keith Lucas* een z.g. rechtschrijvende hefboom geconstrueerd (Pl. II C, en toelichtende beschrijving), waarvan *Herter* voor het eerst heeft gebruik gemaakt om rekkings- en contractie-verschijnselen van de slakkevoet te registreren. *Langley*, die de schrijver het eerst beschreef (160), vermeldt daarvan, dat slechts een gedeelte van de schrijfbaan bruikbaar is voor proeven, waarbij het nodig is, dat iedere uitslag van b.v. 1 cM. over het gebruikte traject overeenkomt met een bepaalde en constante verlenging of verkorting van de spier. Bij zijn schrijver was dat het geval binnen een traject van 10 cM.; daarbuiten blijft de verhouding niet rechtevenredig. Op de uiteinden van het bruikbare traject plaatste *Langley* klemmetjes, die de uitslag van de schrijfstift (50) tot dat deel van de schrijfbaan (51) beperkten.

Herter vermeldt bij zijn proeven alleen de vergrotingsfactor (vermoedelijk voor de maximale uitslag van de schrijver bepaald), maar van enige contrôle aangaande de vergroting voor iedere cM. van boven tot beneden blijkt niets Ik heb daarom nagegaan, welk deel van de schrijfbaan bruikbaar zou zijn. Daartoe werd om de tubus (68, Pl. II D) van een microscoop een strop (69) bevestigd, waaraan een haakje (70) en een naald (71) waren gesoldeerd. Met behulp van de micrometerschroef (72) werd de naald over een schaalverdeling (73) mM. voor mM. verplaatst. Van het haakje liep een draad

(10) over een katrolletje (14') naar de *Lucas*-schrijver. Als de schrijfstift zoveel gezakt was, als overeenkomt met een verplaatsing der naald over 1 mM., werd de trommel met het beroete papier even heen en weer gedraaid (dode gang), waardoor een merkteken dwars op de verticale lijn ontstond. Bij deze meting bleek, dat de schrijver geenszins aan de te stellen eis voldeed:

vergroting van de 1e mM. 1,75 ×,
2e „ 2,33 ×,
.....
35e „ 6,66 ×.

Een dergelijke schrijver is dus niet bruikbaar, als het er op aan komt, verschillende rekkingskrommen quantitatief te vergelijken — *zoals ook voor Herter het geval was* (65 en 68). —

6. Wij hadden nu de keuze tussen een correctie van iedere kromme òf een *wijziging van de schrijver.* Tot dit laatste werd besloten (zie Pl. I en Pl. II C). De hefboom werd verwijderd, zodat alleen de schrijfstift en de staaldraad (51), waarlangs de schrijfstift zich verplaatste, overbleven, benevens de houder, waartussen de schrijfbaan is gespannen, en de inrichtingen aan de *Lucas*-schrijver, die een fijne regeling van de opstelling mogelijk maken (in de tekening weggelaten). De blokjes (mnq en a), waartussen de staaldraad is gespannen, werden doorboord om een draad (55) door te laten, die aan de schrijfstift werd bevestigd. De draad, die van de stift naar boven gaat, wordt over een katrolletje (56), dat op het bovenste klosje is aangebracht, naar beneden gevoerd. Zowel het stijgende als het dalende gedeelte van deze draad is over een kleine afstand vervangen door een drager voor de belasting (een metalen staafje, dat voorzien is van een daarmee onbeweeglijk verbonden en er loodrecht op staand schijfje), zoals die door *Van Swinderen* werd gebezigd (57, met een haakje onderaan, en 59). Op het schijfje aan het dalende gedeelte van de draad kan wat plasticine worden gekleefd, om de wrijving van de schrijfstift te compenseren. In de draad (58) zijn twee lussen aangebracht, waardoor het mogelijk is, de schrijfstift op te trekken of neer te laten, als deze dreigt vast te lopen tegen een einde van de schrijfbaan.

De vergrotingsschijf.

7. Zou de stijgende draad zelf — zoals bij *Herter* — via een katrolletje aan de spier worden bevestigd, dan zouden de bewegingen zonder enige vergroting worden opgetekend. Om vergroting van de uitslagen te behouden (bij de *Lucas*-schrijver is die vergroting verkregen door de verhouding van de lengte der armen van de hefboom), werd in plaats van de katrol een schijf (12) genomen, waaraan op dezelfde as een schijfje onbeweeglijk (14) is bevestigd. Beide schijven zijn n.l. uit één stuk koper gedraaid; de gemeenschappelijke as loopt in agaatsteentjes, evenals die van het katrolletje (56) boven aan de schrijver. De kleine schijf komt dus overeen met de „koperen as, waarop een aantal schroefwindingen", uit de toestel, zoals *Van Swinderen* die heeft beschreven, de schijf met de „schijf met schaalverdeling". In mijn toestel echter is de schijf van een holle velg (13) voorzien, waarin de draad (58)

ligt, waarvan het einde op een bepaald punt in de velg is bevestigd. De draad (10), die van de spier komt en waaraan de last wordt opgehangen, is één maal om de kleine schijf gewikkeld en onderaan voorzien van een haakje, waaraan de last kan worden gehangen (15). De vergroting der verlenging van de slakkevoet hangt dan af van de verhouding in lengte der stralen van grote en kleine schijf. Op de drager van de vergrotingsschijf (16) is een vaste wijzer aangebracht (17) en op het zijvlak van de schijf een schaalverdeling van 120 eenheden, ieder dus van 3°, zodat eventueel ook nog veranderingen in lengte hierop kunnen worden afgelezen. De drager is geheel vrij van de tonustoestel opgesteld. — De vergroting van dit systeem werd op de hierboven aangegeven wijze gecontroleerd en bleek 3,84 × te bedragen; bovendien bleek de schrijver geen „dode gang" te hebben. Een liniaal met een schaalverdeling in 3,84 mM. vergemakkelijkte het nameten van de ordinaten. (Nadat de boven beschreven schrijver enz. reeds in gebruik waren genomen, beschreef *U. G. Bijlsma (199)* een verticaal schrijvende hefboom, die veel minder plaats inneemt dan die van *Lucas* en die met minder wrijving dan deze en de mijne loopt, maar slechts een rekking van 1¼ cM. bij een 4-voudige vergroting zou kunnen registreren; ik heb de *Bijlsma*-schrijver dan ook niet gebezigd. — (Vgl. verder de beschouwingen en berekeningen van *E. Brouwer* (200) —).

Er dient nog op te worden gewezen, dat mijn schrijver met de daarbij behorende schijf *slechts bruikbaar* is *voor de registratie van langzame bewegingen;* bij snelle bewegingen zou de schijf als vliegwiel gaan fungeren en de schrijfstift nog worden voortbewogen, als de spier reeds in rust was.

De last.

8. Bij alle onderzoek, verricht aan voeten zonder ganglia (Hst. VI), werd een last van 20 gr. gebezigd; bij het onderzoek naar de invloed van de pedaalganglia op de herhalingskromme heb ik de last gevarieerd n.l. 5, 10 of 20 gr. gebruikt.

De wijze van belasting heb ik veranderd: de drager is vervangen door een haakje (15), terwijl de schijfjes (blokjes) koper, die als last worden gebezigd, aan de ene zijde van een haakje, aan de andere zijde van een oogje zijn voorzien. Dit vergemakkelijkt het toevoegen van een last, evenals het gedeeltelijk ontlasten.

Het kymografion.

9. Daar het bij mijn proeven te doen is om rekkingsverschijnselen, waarvan het grafisch beeld zich op de ordinaat aftekent, zullen de veranderingen in de rekkingssnelheid het best zijn te volgen bij een geringe omwentelingssnelheid van het registratie-vlak (67). Het gebezigde kymografion was het grote model volgens *Hürthle*, vervaardigd door *Albrecht* (Tübingen). De snelheid kan door verwisseling van verschillende onderdelen van het stelsel waarmee het drijfwerk aan de draaibare trommel (65) is verbonden, sterk worden gevarieerd. Volgens de beschrijving, die bij de toestel behoort, is de langzaamste gang te verkrijgen met de combinatie van trommelrad No. 4, verwisselrad No. 4 en het grote vleugelpaar als luchtweerstand; de omloops-

snelheid zou dan 0,1 mm. per secunde bedragen. Bij contrôle bleek het volgende:

eerste	10 cM.	in	510	sec.,	ofwel	gemiddeld	11,8	mm.	p.	min.
tweede	„	„	„ 510	„	„	„	11,8	„	„	„
derde	„	„	„ 515	„	„	„	11,6	„	„	„
vierde	„	„	„ 525	„	„	„	11,4	„	„	„
vijfde	„	„	„ 525	„	„	„	11,4	„	„	„
zesde	„	„	„ 560	„	„	„	10,7	„	„	„
zevende	„	„	„ 640	„	„	„	9,4	„	„	„

Het blijkt dus, dat gedurende het afleggen van de eerste 50 cM. de trommel 10 cM. loopt in 517 ± 7½ sec. (d.i. 0,19 mm. p. sec.). Daarna wordt de afwijking van de rotatiesnelheid t.o.v. dit gemiddelde te groot. Er werd dan ook zorg voor gedragen, dat het uurwerk in voldoende mate opgewonden bleef.

Tijdmarkering.

10. De tijdmerken op de abscis werden met behulp van een uurwerk-tijdsignaal (63/64) van Jacquet, dat iedere 6e secunde een teken zette, aangebracht. Met de hand werden de minuten van een merkteken voorzien. Ook werd aangetekend, wanneer werd belast en ontlast.

De prikkeling.

11. Daar mijn onderzoek er op gericht moest zijn, de z.g. tonische contractie op te wekken onder voorwaarden, die in de natuur aanwezig zijn, moest de slakkevoet na voorafgaande rekking door een prikkel tot contractie worden gebracht.

Gewoonlijk is bij de proeven aan de slakkevoet geprikkeld met inductiestroom. Voor de bepaling van de prikkeldrempel prikkelde men met de openingsslag *(Jordan 28, Dillewijn & s' Jacob 47)*. Om behoorlijke contractieuitslagen te krijgen, kan men echter beter faradisch prikkelen; deze wijze van prikkeling heb ook ik gebezigd. Ik heb de prikkel aangegeven in sterkte (klosafstand in cM.) en duur (in sec.).

Jordan prikkelde de spier soms direct, door middel van uit bladtin vervaardigde prikkelelectroden, waaroverheen de slakkevoet werd gelegd. *Herter* gebruikte de spelden, die door de voet gehaakt werden ten behoeve van de bevestiging, tevens als prikkelelectroden. Deze laatste wijze van overbrenging werd ook door mij aangewend. De hamer van *Neeff* werd aan een 4-Volts-accu aangesloten; de leiding (38) werd onderbroken door een tuimelschakelaar (40). De primaire klos (39) van het inductietoestel (Dubois Reymond) kreeg van de hamer intermitterend stroom. De inductiestroom van de secundaire klos (41) werd naar een drievoudige schakelaar (45) gevoerd, die behalve de draden (46) van de klos, ook de stroomkring (44) voor het prikkelsignaal (60—62) sloot en verbrak. Dit signaal had een eigen accuvoeding.

12. Ik heb de bevestiging van de *electroden en hun verband* met de draden, die van *de secundaire klos* komen, *gewijzigd*. Aan de knop van de spelden zijn uiteinden van dunne, soepele draden gesoldeerd, die ieder met het andere

uiteinde zijn verkit aan de koperen blokjes (33), welke op de electrodenhouders kunnen worden vastgeschroefd. Die houders staan op hun beurt in verbinding met de draden (37), die naar de inductieklos voeren. De verbinding tussen de speld met het verplaatsbare einde van de slakkevoet (het kopeinde) en het blokje op de houder bleek door haar veerkracht de rekking te storen. Daarom heb ik alleen voor de achterste electrode de gebruikelijke verbinding met de electrodenhouder gebezigd. Van de voorste electrode-speld werd de dunne draad door de opening in de steunplaat naar buiten gevoerd, waar hij eindigde in een schroefmoertje (34). Een draad, verbonden aan het daarin passende schroefje (35), hing in een bakje met kwik (36). De dompelelectrode werd alleen voor de prikkeling even in het schroefmoertje gedraaid. Dit kwik nu stond in verbinding met de tweede contactknop van de inductieklos. Op deze wijze werden rekking noch samentrekking belemmerd.

Verwerking van de krommen.

Nummering.

13. Eerst zij meegedeeld, hoe de proefresultaten werden genummerd. Iedere rol van het kymografion werd voorzien van een hoofdletter, die betrekking had op de aard der proeven A t/m F en een tweede letter naar alphabetische volgorde als rangnummer van de rol, b.v. in serie A van AA t/m AQ; iedere slak kreeg vervolgens een rangnummer met Romeins cijfer, b.v. AE^{I} t/m AE^{X}. Werden alleen rustkrommen opgenomen, dan kreeg de kromme alleen het Romeinse nummer. Herhalingskrommen en bovendien de daaraan vooraf opgenomen rustkromme werden met arabische cijfers genummerd, b.v. AE^{I} 1 t/m 20.

Quantitatieve vergelijking der krommen.

14. De krommen konden het eenvoudigst worden vergeleken, door de schrijver telkens op hetzelfde beginpunt te zetten of door de krommen op doorzichtig papier over te trekken en één overeenkomstig punt samen te laten vallen. Tijdens het onderzoek bleek het echter wenselijk, het verloop der krommen te kunnen karakteriseren, opdat bij gewijzigde proefvoorwaarden eventueel optredende afwijkingen in getallen zouden kunnen worden uitgedrukt. Daartoe werd met geregelde tussenpozen (van bv. 2 min.) een merkje in de kromme aangebracht, door de schrijfstift even op te lichten. Later werden door deze merkjes horizontalen en verticalen getrokken met behulp van een schrijver (74, Pl. II E), die met een strop (69a) op een microscooptubus was bevestigd. Nadat de grafiek was gefixeerd, werden de *hoeken gemeten tussen* de horizontale en de raaklijn aan de kromme, in de merkjes getrokken. Daartoe werd gebruik gemaakt van een graadboog van doorzichtig celluloid, zoals die door *F. W. Went* is beschreven *(201)*. De boog is afgebeeld op Pl. I over kromme B^{I} 11/12 en bestaat uit een blad met schaalverdeling (S) en een daarover draaibare wijzer (R) met de daarop getrokken straal. Op het blad lopen door het middelpunt van de cirkel een verticaal en een horizontaal, die over het kruis (a-b $\times$ c-d) op de grafiek worden gelegd. De wijzer wordt dan zó gedraaid, dat de straal de raaklijn (r—s) aan de kromme geeft en de hoek op de schaalverdeling afgelezen kan worden.

HET PROEFMATERIAAL.

15. De slakken waren afkomstig van *Denis Meert & Fils* te Brussel. Na aankomst (in het najaar) werden de gekapselde slakken — naar hun gewicht gesorteerd — in vakken van een slakkenbak gelegd, waarvan de bodem met een laag droog zand was bedekt. Zij werden met de punt van de schaal in het zand gedrukt en lagen dan stabiel, met het deksel naar boven. Op deze wijze overwinteren de slakken tot ver in het voorjaar, zonder wakker te worden. Men kan dus zodoende enige maanden lang over gelijk proefmateriaal beschikken. Zulke slakken zijn n.l. het beste materiaal om onder gelijke proefvoorwaarden gelijk resultaat op te leveren (vgl. *Van Swinderen).*

Vóór het gebruik heb ik de slakken altijd eerst gewekt en laten kruipen, omdat bij het verbrijzelen van de schaal de daarin teruggetrokken voet vaak mee getroffen wordt. Kruipt het dier echter, dan is zulks uitgesloten, als men juist op de top van de columella slaat. Daarbij wordt deze gebroken en dan is de schelp gemakkelijk af te pellen.

HET PROEFOBJECT.

16. Terwijl bij de naaktslak alle organen binnen de z.g. ingewandszak (1) en door de huidspierzak (2) omsloten liggen, stulpt bij ons object de ingewandszak zich vanuit de huidspierzak in het slakkenhuis. De ingewandszak vertoont dan drie takken: één in het huis en twee boven de kruipvoet, n.l. een korte tak naar de staartzijde (distaal) en een langere en ruimere naar de kop (proximaal). (Pl. I fig. 4).

Van Helix is de kruipvoet het proefobject voor de bestudering van de tonus geweest. Het huis en het slakkenhuisvormige deel van de ingewandszak worden weggeknipt (lijn a—b). Dan is de huidspierzak tegelijk geopend en kan men de overige organen bereiken, die spoedig reeds naar buiten puilen. De geslachtsorganen worden eveneens weggeknipt en we houden de kruipvoet over met een stuk darm (3) (de z.g. krop) en de pharynx (4).

Verder is nog bijna het gehele zenuwstelsel aanwezig. Dit zenuwstelsel bestaat uit twee grote verzamelingen van zenuwcellen, z.g. zenuwknopen of ganglia en vele zenuwstrengen, die de ganglia onderling en met verschillende organen verbinden. Beide knopen blijken bij nauwkeurige beschouwing parig te zijn. Voor aan de kop, boven de pharynx, liggen de hersenzenuwknopen (*cerebralia* — 5 —) en dichtbij, maar onder de krop een zenuwmassa, die door ons kortheidshalve voetganglia (*pedalia* — 6 —) zal worden genoemd.

Ter weerszijden om de pharynx lopen de connectieven (7), die cerebralia en pedalia verbinden. Van deze laatste loopt een groot aantal zenuwstrengen, eensdeels naar de huidspierzak en de ingewandszak (meestal zijn deze doorgeknipt bij de verwijdering van de ingewandszak), anderdeels — en wel de meeste — in bundels naar de kruipvoet, waar ze in verbinding staan met een zenuwnet (8), dat de hele voet en ook de huidspierzak doorweeft *(Biedermann 115).* Onder de huid ligt namelijk een groot aantal zenuwcellen verspreid, die door een netwerk van uitlopers met elkaar in contact staan. Wij zullen de zenuwstrengen tussen het zenuwnet en de pedalia (zenuw)banen (9) noemen, omdat alleen de perifere geleidingselementen

zenuwen heten, en wij hier met intercentrale banen te maken hebben.

17. Er is een tegenstelling tussen de wijze, waarop de verbindingen binnen het zenuwnet impulsen geleiden en de wijze, waarop de zenuwbanen naar de pedalia zulks doen. Wordt de huid van de slak plaatselijk zwak geprikkeld, dan treedt slechts locaal een samentrekking op. Het gebied, waarover de prikkelingstoestand zich uitbreidt, wordt groter, naarmate de prikkel sterker is. Er doet zich in het net een zekere weerstand gelden, de geleiding verloopt met z.g. decrement *(Bethe 110)*. In de lange banen is dat decrement veel geringer dan in het zenuwnet, zodat zij als het ware een kortsluiting tussen de verschillende punten van dat net teweeg brengen.

HOOFDSTUK VI.

TONUSVERSCHIJNSELEN VAN DE PERIFERIE
(VOETEN ZONDER GANGLIA).

BESCHRIJVING VAN DE PROEVEN EN DE RESULTATEN.

VERGELIJKING VAN HERHALINGSKROMMEN MET DE RUSTKROMME.

Reproduceerbare rekkingskrommen.

1. Zoals reeds op blz. 47 werd meegedeeld, gelukte het na samentrekking van de onbelaste spier, irreversibele rekking (zonder spontane verslapping) te verkrijgen, waarvan het myogram min of meer dezelfde gedaante had als de rustkromme. Ook waren de herhalingskrommen goed reproduceerbaar. Ik beperkte mij bij deze proeven eerst tot het vaststellen van het feit op zich zelf (vgl. Pl. III object AE^{I}, krommen 2, 3 en 4 t.o.v. rustkromme 1). Zulke resultaten werden het eerst verkregen aan de objecten AA^{V}, AC^{I} en AD^{VII}.

De invloed van warmte op de herhalingskromme.

2. In plaats van de decrescente òf van contractuur bleken rekkingskrommen bij herhaling te verkrijgen over een vast traject. Daardoor was de mogelijkheid ontstaan, door wijziging der proefomstandigheden over te gaan tot een nadere analyse der verschijnselen, die zich tijdens de rekking voordoen. Eventueel zouden wij dus tot identificatie van de herhalingskromme met de rustkromme kunnen geraken.

Zoals wij in het 4e hoofdstuk hebben gezien (blz. 33 en 36), heeft *Jordan* de viscosoïde aard der verschijnselen herkend o.a. aan de invloed van warmte op de helling van de kromme. Het lag dus voor de hand, dezelfde weg te bewandelen en de slakkevoet in een reeks herhalingsproeven bloot te stellen aan hogere temperaturen. Ik zal aan de hand van een voorbeeld de gang van een proevenreeks uitvoerig beschrijven:

3. Proefobject AE[I]. De voet van een slak van 20 gr., die bij het kruipen een lengte van 7½ c.M. bereikte, werd 15-VI-'32 om 16 h. op de in Hst. V aangegeven wijze als proefobject gepraepareerd; de ganglia werden daarbij weggenomen. De voet werd op de toestel gemonteerd met een last van 5 gr. en de rem vast gedraaid, nadat het geheel was gespannen; de voet was toen 5½ c.M. lang. De volgende dag werd de temperatuur in de luchtkamer om 10.30 op 1¼° C. gebracht. Te 11.45 werd de rem geopend (het praeparaat was toen tot ± 2° afgekoeld) en de voet met 20 gr. belast; 10 min. later werd de last weggenomen en de eerste rekking (rustkromme) afgebroken (lengte 8 c.M.). Daarna volgden de samentrekkingen (onbelast), opgewekt door faradisatie (1 sec.) met een klosafstand van 12—10½ c.M. Na de samentrekking werd de voet opnieuw belast en gedurende 10 min. gerekt; dit gaf de herhalingskromme. Na 3, soms 2, herhalingen werd de temperatuur gewijzigd, terwijl aan de top van de samentrekking het object 30 min. in rust werd gelaten, nadat de vereiste temperatuur in de watermantel was bereikt. Aan de 5e, 8e en 11e rekkingsreactie ging — ten behoeve van de aanpassing aan de gewijzigde temperatuur — een pauze van 30 min. vooraf; alle andere krommen werden direct na elkaar opgenomen.

De eerste rekkingsreacties werden bij lage temperatuur onderzocht, om zo min mogelijk last te hebben van contractiele verschijnselen, die bij 21° C. hun temperatuursoptimum hebben (47). Zie Pl. III:

no. 1: rustkromme; nos 2 t/m 19: herhalingskrommen.
nos 1, 2, 3 en 4 bij 2—3½° C.
„ 5, 6 en 7 „ 12 ° „
„ 8, 9 en 10 „ 22½° „
„ 11, 12 en 13 „ 32½° „

4. Behoudens de spontane verkorting in kromme 5, leverden de drietallen van krommen, telkens bij dezelfde temperatuur verkregen, q u a n t i t a t i e f overeenstemmende resultaten op. Dit was zelfs in die mate het geval, dat het mogelijk was voor iedere temperatuur een krommen-type als „gemiddelde" te geven. Ter vereenvoudiging van de vergelijking zijn de „type"-krommen verenigd in fig. 2. Daaruit blijkt, dat zich hier geheel andere verschijnselen voordoen, dan die, welke *Jordan* voor de invloed van warmte op de rustkromme heeft gevonden; het eerste deel van de krommen wordt steiler, naarmate de temperatuur stijgt; later verloopt de kromme echter vlakker bij hoger temperatuur, zodat de krommen elkaar snijden. Bij temperaturen boven 30° C. is het tweede deel zelfs horizontaal; de voet draagt dan het gewicht, zonder dat ganglia aanwezig zijn. Voor het eerste deel der krommen zijn de verschijnselen dus dezelfde als voor de rustkromme: *de viscositeit van de spier beheerst de rekkingsverschijnselen. Er is dus door electrische prikkeling een samen-*

trekking opgewekt, waarna opnieuw uit hoofde van viscositeit weerstand tegen rekking (belasting) wordt geboden, en wel bij geringere lengte dan waarbij de voorafgaande rekking eindigde. Alleen ondermijnt de warmte de weerstand bij de voet na contractie in sterkere mate, dan bij de voet-in-rust. In het tweede deel van de krommen heeft men echter met processen te maken, die door warmte méér weerstand tegen rekking ontwikkelen. Wij zien, dat dit mechanisme krachtiger en vroeger ingrijpt, naarmate de temperatuur hoger is; de bocht in de kromme wordt scherper. Overeenkomstige resultaten werden verkregen met de objecten AA^{VI}, AB^{V} en AE^{VI}.

Contrôle van de hoedanigheid van het proefobject.

5. Daar tussen het begin van de proevenreeks en het einde van de 13e rekkingskromme 8 uren waren verlopen, rees de vraag, of de verandering in het type van de krommen niet tevens moest worden toegeschreven aan een verandering van het spierzenuwpraeparaat zelve. Ter contrôle werd daarom het object weer afgekoeld en aan rekking onderworpen:

Vervolg obj. AE^{I}: nos 15 en 16 bij 5—3½° C.
„ 18 „ 19 „ 45° „
Na no. 19 is de voet 7.8 c.M. lang.

Men ziet, dat in het begin van de kromme (no. 15 en 16; type — —) de koude zich doet gelden als op een visqueus systeem. Ook het tweede deel van de kromme loopt weer schuin, al is het vlakker dan bij de eerste serie (no. 2—4). Wij weten echter, dat proeven over de invloed van warmte op stofwisselingsprocessen (en die liggen toch aan iedere activiteit ten grondslag) nooit mogen worden verricht, gaande van hogere naar lagere temperatuur, de processen blijven intensiever dan overeenkomt met de temperatuursverlaging *(Krogh, 156)*. Dat de kromme vlakker verloopt, kan dus worden toegeschreven aan de voorafgaande hoge temperatuur.

Rekking en samentrekking bij dezelfde temperatuur.

6. Er zijn enige bedenkingen in te brengen tegen de beschreven proevenreeksen: 1°. De samentrekking na kromme 1, 2, 3 en 4 verliep bij lage temperatuur; die na no. 5, 6 en 7 bij een temperatuur, die 10° hoger was, enz. De mogelijkheid bestaat dus, dat de gevonden tegenstellingen niet alleen zijn toe te schrijven aan de invloed van warmte en koude op de rekking, maar tevens aan de andere temperatuur tijdens de samentrek-

king. 2°. Doordat bij de nos 5, 8 enz. een pauze was ingelast, was voor die nummers nog verder afgeweken van de eis, dat slechts één proefvoorwaarde tegelijk mag worden gewijzigd. — *Deze bezwaren zijn door de beschreven resultaten eigenlijk reeds ontzenuwd.* Immers, de eerste herhalingskromme bij een nieuwe temperatuur (nos 5, 8 enz.) levert geen tegenstelling tot de twee volgende krommen bij die zelfde temperatuur (nos 6 en 7, 9 en 10, enz.). Toch verliepen de aan no. 5 voorafgaande samentrekking en die voor de 6e en 7e rekking bij verschillende temperaturen (evenzo no. 8, t.o.v. 9 en 10, enz.) en volgden de rekkingsreacties mèt (5) resp. zònder (6 en 7) pauze.

Ten overvloede werd de proef op de som genomen. Telkens werd na een rekking een zelfde temperatuur hersteld en na een half uur samentrekking opgewekt; vervolgens werd de voet op de temperatuur gebracht, waarbij gerekt zou worden. Zoals men op Pl. III fig. 3, betreffende object AK^{VII}, kan zien, blijven de principiële tegenstellingen ongewijzigd; alleen is de neiging tot kruising (binnen 10 min.) wat geringer en ook is de reproduceerbaarheid verminderd (— — — noch ——— vallen samen). Gelijke resultaten werden verkregen met de objecten AH^{III} en AK^{VI}.

Conclusie:

7. *De beschreven resultaten leiden dus tot de conclusie, dat de overeenstemming tussen rustkromme en herhalingskrommen, welke overeenstemming bij lage temperatuur na contractie van de onbelaste spier valt waar te nemen, geenszins berust op volkomen gelijkheid der verschijnselen, die in de spier optreden. Bij de kromme na samentrekking komt — bij voortzetting van de rekking — een nieuwe factor de verschijnselen compliceren, een effect, dat bij de rustkromme niet is waargenomen. Men kan dus uit de vorm van de kromme niets besluiten omtrent de aard der verschijnselen; nadere analyse is noodzakelijk.*

Samentrekking zonder weerstand. *(Jordan-Maas).*

8. Nu gebleken was, dat rekking (belasting) de toestand van de slakkevoet verandert en *Jordan* bij Metridium had waargenomen, dat iedere uitwendige weerstand bij de herverkorting als een geringe belasting stoort (vlg. punt 21), rees de vraag, of de wrijving in het registratie-apparaat bij mijn proefopstelling wel-

licht toch nog invloed uitoefende op de toestand van de slakkevoet. *J. A. Maas* heeft dit onderzocht (1934) en is erin geslaagd, iedere complicatie bij herhalingskrommen te voorkomen, door na de ontlasting (aan het einde der rekkingsactie) de draad (10), die naar de schrijver voert, voor de rem (11) vast te grijpen en de schrijfstift tot de beginstand op te trekken; daarna wordt de rem vastgedraaid. De slakkevoet geeft dan een aanzienlijke herverkorting, maar geen herstel van de aanvangslengte; *hiertoe moet de voet nog licht worden geprikkeld.* **De herhalingskromme wordt dan niet door warmte vervlakt, maar over haar gehele lengte steiler, evenals de rustkromme!**

Betekenis van deze verschijnselen:

9. Ter verduidelijking van het bovenstaande willen wij — vooruitlopende op de uitvoerige bespreking van alle resultaten, welke aan voeten zonder ganglia werden verkregen (blz. 70—78) — reeds het volgende in het midden brengen:

Wij moeten bij de tonus van de slakkevoet onderscheid maken tussen de eigenlijke dynamische verschijnselen en de tonus als stationnaire toestand. De dynamische tonus herstelt de tonische toestand, wanneer die — bij Aplysia b.v. door koude — was verdwenen. Door dat herstel kan de tonusspiegel (weerstand) in overeenstemming worden gebracht met een hoger tonus-niveau (geringere lengte), ook wanneer dit niveau door rekking eerst verlaagd was, maar door (tonische) samentrekking weer was bereikt. Dat herstel veroorzaakt de eigenlijke tonische contractie, die echter daar, waar slechts de tonusspiegel veranderd wordt, geen zichtbare verkorting behoeft teweeg te brengen. De dynamische component der tonusverschijnselen van de slakkevoet wordt door hogere temperatuur bevorderd, in ieder geval tot ± 32° C., terwijl een temperatuur van 45° geen ongunstige invloed heeft, vergeleken bij die ener temperatuur van 32° C. De motorische contractie heeft bij 21° C. haar optimum.

Het boven beschreven dynamische proces heeft in de spier een stationnaire toestand tengevolge, waarvan de spiegel evenwel aan veranderingen onderhevig is. Deze veranderingen voltrekken zich echter zo langzaam, dat de spier — onder de omstandigheden van

de rustkromme en van de herhalingskromme volgens de methode Jordan-Maas — zich gedraagt als of zij zich, physiologisch beschouwd, in een onveranderde, dus statische toestand bevindt. In deze toestand handhaaft de spier zijn lengte, zoals geplasticeerde rubber dat doet en biedt hij hoofdzakelijk door viscositeit weerstand tegen de rekking.

Bij de bestudering der tonusverschijnselen is het een bezwaar, dat wij als maatstaf voor de viscositeit slechts de helling van de kromme der passieve rekking kunnen bezigen en dat gedurende en door zulke rekking ook de toestand der eerder genoemde colloïdale stoffen verandert; zo treden physisch verschillen in weerstand op. *Het is niet altijd gemakkelijk, die wijziging van de weerstand te onderscheiden van de dynamische verschijnselen bij de tonus, te minder, waar deze dynamiek misschien ook tengevolge van de rekking kan optreden.* Voor het aannemen van het optreden van zulke dynamische verschijnselen — ook in de rustkromme — zijn argumenten te ontlenen aan het werk over de tonische contractie (*Van Swinderen* bij Helix, *Jordan* bij Aplysia), maar bewezen is een en ander niet. Ter onderscheiding van het statische en dynamische karakter dient vooral de invloed van wijziging der temperatuur, daar verhoging van temperatuur alle physisch plastische (viscosoïde) weerstandstoename tegengaat, terwijl de dynamische erdoor versterkt wordt.

Niet-reproduceerbare resultaten.

10. Het zal opgevallen zijn, dat de resultaten van verschillende proefobjecten uit de series A t/m AK tot nog toe niet zijn genoemd. Wij moesten ons eerst wel beperken tot de reproduceerbare resultaten. Er waren andere proevenreeksen, waarin de opeenvolgende herhalingskrommen bij ongewijzigde proefvoorwaarden òf telkens lager dan de voorafgaande, òf telkens hoger kwamen te liggen. Daarbij deed zich dus voortdurend verlies of toename van weerstand gelden. Ook *Van Swinderen* heeft zulke resultaten beschreven (*51*). Wanneer toevallig — zonder wijziging van de temperatuur — opeenvolgende herhalingskrommen in het begin telkens steiler verliepen, kwam het voor, dat de krommen elkaar in hun tweede gedeelten kruisten, doordat deze gedeelten des te vlakker liepen, naarmate het begin der krommen steiler was (AE^{VI} en AE^{III}). Dit wijst op het bestaan van een verband tussen de snelheid van rekking en toename van weerstand.

Het zal duidelijk zijn, dat zulke objecten minder bruikbaar waren, om ze aan wijziging der proefomstandigheden te onderwerpen. Het zou moeilijk vallen, conclusies te verdedigen.

NADERE IDENTIFICATIE VAN DE DYNAMISCHE COMPONENT.

11. Nu rees de vraag of de factor, welke bij de herhalingskromme (na samentrekking tegen de weerstand van de schrijver) de verschijnselen gecompliceerder maakt (dan die welke bij de rustkromme zijn waar te nemen) van motorische dan wel van viscosoïde aard is.

Aanvankelijk werd de vervlakking van de kromme toegeschreven aan een ingrijpen van de motorische tonus (zie *74-76* en *84* en punt 24 van dit hoofdstuk) — de *Maas*-kromme was toen nog niet bekend —. Daar door de laatste resultaten van *Jordan* aan Aplysia verkregen, de statische verschijningsvorm van de viscosoïde tonus mag worden toegeschreven aan de top van de tonische verkorting van een langzaam systeem, zullen wij de historische lijn verlaten en onze resultaten van de herhalingskromme direct ten behoeve van de nieuwe zienswijze rangschikken.

Wij gingen achtereenvolgens na:

a. Is er spontane verslapping (van het motorische systeem) waar te nemen?

b. Is een eventueel optredend verlies van weerstand op te vatten als het verdwijnen van een residu van de samentrekking?

ONDERZOEK VAN DE ACTIESTROMEN.

12. Afleiding van de actiestromen gaf ook geen duidelijk resultaat: *Herter's* afbeeldingen gaven hier en daar tijdens rekking wel een onrustiger beeld van de snaar te zien, dan vóór de belasting en nà de ontlasting, maar de verschillen zijn te gering voor het maken van gevolgtrekkingen. Evenmin gaf een oriënterend onderzoek [1]) met de oscillograaf van *Matthews* een meer uitgesproken verschil. Het electrogram bleef dus verder buiten mijn onderzoek.

INTERMITTERENDE REKKING.

13. Ik meende van een intermitterende rekking voor de analyse meer succes te mogen verwachten. Ik overwoog het volgende:

Indien bij de slakkevoet tengevolge van het voorafgaande experiment activiteit werd opgewekt, hetzij viscosoïde of motorische, dan zal er dus na de ontlasting wellicht spontaan weerstand verdwijnen. Aangezien door de vermeerdering van

---

[1]) Dat onderzoek werd uitgevoerd in het Physiologisch Laboratorium van de medische faculteit, met de hulp van *Dr. C. A. G. Wiersma;* ik betuig hier voor die hulp en voor de door Prof. *Noyons* verleende gastvrijheid mijn hartelijke dank.

weerstand tijdens de rekking de kromme vlakker en vlakker gaat lopen, zou het verlies in weerstand geconstateerd kunnen worden aan een onderbreking van de geleidelijke vervlakking van de rekkingskromme, als de rekking enige tijd wordt stop gezet. Daartoe mag geen gebruik worden gemaakt van de rem; dàn toch zou het *Herter*-effect optreden: vereffening van de spanning door voortgezette rekking van de plastische elementen (relaxatie). Opening van de rem wordt dan gevolgd door een steile val, enz. (vgl. III, 14). Gaat daarnaast weerstand verloren, dan zal dat slechts kunnen blijken uit de helling van de kromme na het elastische traject. Om zulk een tweeledig verschijnsel te voorkomen, werd de spier gedurende korter of langer tijd ontlast en vervolgens opnieuw belast; blijkt de helling van de kromme nu — al is het slechts aanvankelijk n.l. nadat het myogram in het niveau, waarop de last werd weggenomen, is teruggekeerd — groter te zijn, dan even vóór de ontlasting, dan gaat tijdens de pauze de winst aan weerstand weer geheel of ten dele verloren.

In het vorige hoofdstuk heb ik besproken, hoe *hoekmetingen* aan de krommen werden uitgevoerd (V, 14). Door de hoeken — in verband met een bepaalde tijdrelatie — kunnen de rekkingskrommen gekarakteriseerd worden en tevens de veranderingen vastgesteld, veroorzaakt door een of andere wijziging in de proefvoorwaarden. De resultaten van zulk een proevenreeks (B^{II}) zijn samengevat in onderstaande tabel, terwijl een drietal krommen is afgebeeld op Pl. IV:

Tabel 1.

Serie B; object II.

Slak van 19 gr.; praeparatie 26-VI-'32, 21 h., ganglia weggenomen. Voet opgespannen met 5 gr. 27-VI om 10 h., temp. 3° C., rem vast; te 11 h. rem los en voet belast met 20 gr.

Kolom A nummering van de krommen; B, D, F en H hoeken in graden, 2 min. na (her-) belasting, gemeten tussen raaklijn en horizontale; C, E en G duur van de onderbreking van de rekking, door wegneming van de last, in minuten.

A			B	C	D	E	F	G	H
1	t/m	4	33	één	9	zestig	15½	één	7½
12			27	geen	11	geen	5½	geen	4
14	t/m	17	28	één	9	één	4	één	3
18	„	21	29	„	11	„	7½	„	6
26	„	29	26	„	13	„	7	„	6½
5	t/m	8	27	één	7	zestig	8½	één	6½
22	„	25	28	„	9	„	12½	„	7½

Vergelijken wij nu de overeenkomstige hoeken met de abscis, telkens gemeten 2 min. nadat de spier opnieuw belast is, met die van de kromme, zonderdat de rekking onderbroken werd, dan blijkt het volgende:

1° *Zonder* onderbreking nemen de hoeken regelmatig af (no. 12);

2° Duurt de *onderbreking* niet te lang (hier 1 min.), dan blijft genoemde regelmaat gehandhaafd en de overeenkomstige hoeken vertonen onderling slechts geringe afwijkingen (nos 14—17, 18—21 en 26—29);

3° Na een *langdurige pauze* (45 à 60 min.) is niet alleen de regelmaat in de vervlakking verbroken, maar bovendien is de hoek ongeveer het d u b b e l e van de overeenkomstige der eerder genoemde krommen (kolom F, nos 5—8 en 22—25);

4° *Ook tijdens de rustkromme* (nos 1—4) blijkt de vervlakking door een langdurige pauze onderbroken te worden.

Deze resultaten bewijzen dus, dat tijdens de pauze — mits die lang genoeg wordt genomen — weerstand verloren gaat; dit laatste geldt zowel voor rust- als herhalingskromme. Overeenkomstige resultaten werden verkregen met de objecten B^{II}, BA^{II}, BA^{III}, BA^{IV}.

IS ER EEN RESIDU VAN DE SAMENTREKKING?

14. We moeten nu nog onderzoeken, of de weerstand, die na rekking tijdens een lange pauze verdwijnt, niet is op te vatten als een *uitgestelde verslapping* en dus de weerstand zelve als een residu van de samentrekking. Zou uitgestelde verslapping in het geding zijn, dan zouden ook verschillen moeten optreden, als de *pauze — aan de top* van de samentrekking gekozen — wordt *gevarieerd:* hoe langer met belasting wordt gewacht, des te steiler zou de herhalingskromme moeten worden. *Daarvan blijkt niets* (Pl. IV BD^{V}; de objecten BD^{I} en BD^{IV} reageerden evenzo). De krommen vallen practisch samen (nos. 2, 3, 4 en 6). Wordt echter na 4 min. rekken een lange pauze ingelast (40 min.) (no. 6), dan wijkt het vervolg van deze kromme wel van de andere af. E e n e n d e z e l f d e s l a k k e v o e t v e r t o o n t d u s g e e n r e s i d u, m a a r w è l e e n v e r l i e s v a n w e e r s t a n d, w e l k e d o o r d e r e k k i n g i s o p g e w e k t.

RUST HERSTELT DE TONISCHE TOESTAND.

15. Het kwam enige malen voor, dat er midden in een reeks van herhalingskrommen, die eerst goed overeenstemden, een kromme lager kwam te lopen dan de voorafgaande krommen. Dat wees op een tonus-tekort aan de top van de samentrekking. Toen werd nagegaan, of gedurende een lange pauze aan de top van de samentrekking herstel van of toenadering tot de oorspronkelijke rusttoestand werd verkregen. Zo kwam bij object BD^{V} (Pl. IV) de 5e kromme lager dan de drie voorgaande; na de volgende (onbelaste) samentrekking werd een pauze van 40 min. in acht genomen: de 6e kromme ligt weer in het niveau van 2, 3 en 4. — Hetzelfde geldt voor de krommen 8 en 9. De 7e kromme vertoonde n.l. een déficit, maar er werd geen pauze gelaten tussen 7 en 8; 8 valt dan ook nog met 7 samen; no. 9 — wèl na een pauze — vertoont weer herstel!

16. Aan een overeenkomstig *streven naar herstel van de rustspiegel,* moet waarschijnlijk het feit worden toegeschreven, dat er bij object AK^{VII} enz. (vgl. punt 6) geringe neiging tot overkruising der herhalingskrommen is. De verandering van het praeparaat, die blijkt uit de invloed van warmte op de resultaten van object AE^{I} enz. gaat ten dele weer verloren in de pauze na iedere samentrekking van AK^{VII} (½ uur), welke pauze bij AE^{I} alleen na wijziging van de temperatuur werd ingevoegd. De krommen van AK^{VII} zijn dus „op weg", rustkrommen te worden.

Uit het voorgaande is dus gebleken:

1°. Er is verlies van weerstand, maar niet eerder dan wanneer **na rekking** een pauze wordt ingelast. Van een residu van de door faradische prikkeling opgewekte samentrekking blijkt niets.

2°. Dat verlies vordert zoveel tijd, dat er hoogstens sprake kan zijn van „verslapping" van een langzaam systeem. Dit systeem voert eerst tot duidelijke toename van weerstand, indien bij hoge temperatuur wordt belast (gerekt), **mits het evenwicht van de tonus is verstoord.**

ONDERZOEK VAN DE RUSTKROMME.

17. De voorgaande conclusie wordt nog gesteund door het feit, dat ook de rustkrommen bij uitvoeriger onderzoek het be-

schreven verschijnsel vertonen; zulks blijkt uit tabel 2 (vgl. ook Pl. IV serie BC; uitvoeriger besproken in Hst. VII, 12).

Tabel 2.

Serie BC; objecten I t/m IX.

Slakken van 17 gr.; nadat ingewandszak en ganglia zijn weggenomen, en de voet op de toestel is gemonteerd, wordt een half uur rust gegeven. De voet is gespannen met 5 gr.; na de rust wordt de rem geopend, zonderdat een gewicht aan het haakje hangt; vervolgens wordt de voet belast met 20 gr.; temperatuur 10° C.

Kolom A nummer van de proefobjecten; B, E, H en M hoeken, 2 min. na (her-)belasting in graden, gemeten tussen raaklijn en abscis; C, F, K en N idem, 4 min. na (her-)belasting gemeten; voor kromme I en IX is om de 2 min. de hoek gemeten, zonderdat de rekking onderbroken werd. D, G en L duur van de pauze, gedurende welke de last is weggenomen, in minuten; O: rekkingstraject in c.M.

28 Maart 1933:

A	B	C	D	E	F	G	H	K	L	M	N	O
I	46	36	geen	30	24	geen	19	15	geen	14	14	4.3 — 7.9
II	42	31	één	27	24	één	18	16	één	14	12	4.0 — 7.2
VII	43	35	één	29	21	dertig	**30**	18	één	16	11	4.1 — 7.7
VIII	43	35	één	30	24	zestig	**34**	21	één	16	13	4.5 — 7.7

29 Maart 1933:

IX	61	41	geen	33	28	geen	26	19	geen	17	14	3.8 — 8.6
V	56	46	één	39	31	één	29	20				3.5 — 8.2
IV	56	41	één	33	28	dertig	**33**	21	één	16	14	4.4 — 9.4
VI	53	47	één	38	31	zestig	**39**	28	één	19	16	3.8 — 9.2

Ten aanzien van de vraag naar de aard van de weerstand, welke gedurende de pauze verloren gaat, kan ten opzichte van *de rustkromme* worden herinnerd aan het resultaat van *Van Swinderen*, dat na exstirpatie van de pedaalganglia de tonus gedurende de eerste 10 minuten toeneemt, zonderdat de lengte van de slakkevoet verandert; daarna is de rust-tonusspiegel bereikt en blijft de tonus gelijk. Er is dus tijdens een pauze van 10 min. voor de eerste belasting vermeerdering van weerstand; dan is het niet waarschijnlijk, dat tijdens een lange pauze in de rustkromme uitgestelde verslapping een rol zou spelen.

FIXATIE VAN DE NIEUWE WEERSTAND.

18. Bij de rustkromme blijft de nieuwe weerstand veel labieler dan bij de herhalingskromme. Wij wijzen in dit verband

op het feit, dat er bij de herhalingskromme na samentrekking tegen weerstand van de schrijver geen verlies van weerstand is te constateren, indien een pauze wordt ingelegd, nadat de voet (bij hogere temperatuur) de last gedragen heeft. In zulke gevallen is de nieuwe weerstand na enige tijd klaarblijkelijk gefixeerd. Verder dient de aandacht gevestigd te worden op het feit, dat bij de rustkromme na een pauze van 60 min. — ook *4 min.* na de herbelasting — de helling nog in belangrijke mate afwijkt van die, welke zich na een onderbreking van 1 resp. 30 min. voordoet (tabel 2, kolom K). De herhalingskromme had als regel 4 min. na de herbelasting weer een helling, alsof er geen lange pauze (60 min.) ingeschakeld was geweest. Heeft de nieuwe weerstand zich eenmaal voorgedaan, dan doet die zich blijkbaar bij de herhaling sneller gelden. De voorsprong, welke de rekking — vergeleken bij het verloop zonder onderbreking — aanvankelijk wegens het verloren gaan van weerstand had, blijft dus niet gehandhaafd.

SAMENVATTING VAN DE RESULTATEN:

19. Wij zijn er aan de hand van herhalingskrommen in geslaagd, de proefvoorwaarden op te sporen, waaronder samentrekkingen met tonusherstel waren te verkrijgen. Wij kunnen de resultaten als volgt samenvatten:

1. Bij de slakkevoet (Helix pomatia) kan door electrische prikkeling een contractie worden opgewekt, die niet slechts *tijdelijk* de oorspronkelijke lengte herstelt, maar ook de tonische toestand; daaropvolgende rekking geeft een herhaling van de rustkromme. Warmte heeft op het verloop dezer herhalingskrommen dezelfde invloed als op dat der rustkromme: bij hogere temperatuur blijft de *gehele* kromme beneden die, welke bij lagere temperatuur werd opgeschreven. *Voorwaarde* tot het verkrijgen van dat resultaat is, *iedere uitwendige weerstand tegen de samentrekking uit te schakelen (J. A. Maas)* en kortstondig (1 sec.) met matige sterkte te prikkelen.

2. *Interessanter voor het inzicht in het mechanisme*, dat aan deze verschijnselen ten grondslag ligt, was de invloed van warmte

op het verloop der herhalingskrommen, indien voor de prikkeling de last was weggenomen, doch de wrijving van het registratie-apparaat moest worden overwonnen. Bij lage temperatuur hebben de krommen dezelfde gedaante als de rustkromme; de herhalingskromme blijft bij hogere temperatuur daarentegen slechts aanvankelijk beneden die, welke eerst in de koude waren verkregen. Bovendien daalt het eerste deel van deze herhalingskromme veel steiler, dan die, welke *Maas* bij een overeenkomstige verhoging van de temperatuur verkreeg. Na een flauwe omslag, die scherper wordt, naarmate hoger temperatuur wordt aangewend, wordt het verloop vlakker, zodat de krommen elkaar tenslotte snijden. Er komt dus een factor de verschijnselen compliceren, welke factor door warmte — en eventueel door de voorafgaande snellere rekking (eerste traject) — wordt versterkt.

3. Het effect van deze dynamische factor gaat eerst tijdens een pauze van lange duur (¾—1 uur) verloren, zodat deze verslapping geen rol kan spelen binnen een tijdsbestek, dat met biologische eisen in overeenstemming is. Integendeel, door rekking wordt meer en meer weerstand ingeschakeld, welk effect **waarschijnlijk** ook door die factor wordt veroorzaakt: warmte versterkt dat proces.

Daarbij is er *geen* sprake van *uitgestelde* (vertraagde) *verslapping:* tijdens een pauze aan de top van de samentrekking verdwijnt er geen weerstand. Is er echter na een samentrekking een tekort aan weerstand, dan wordt gedurende een lange pauze aan de top van de samentrekking dat tekort hersteld. De slakkevoet tracht dus voortdurend een bepaalde weerstand te handhaven. *Dit geschiedt door de eerder besproken dynamische component.*

4. De nieuwe weerstand kan op den duur worden gefixeerd en is bij herhalingsproeven eerder effectief, dan wanneer voor het eerst (rustkromme) meer weerstand is opgewekt.

Kunnen wij de toename van weerstand door de nieuwste resultaten van Jordan verklaren?

Jordan heeft gedurende mijn onderzoek (1931 t/m 1934) twee maal (zomer 1932 en 1933) de gelegenheid gehad, andere dieren, die tot de biologische groep der „Hohlorganartigen" behoren, te onderzoeken en heeft daarbij resultaten verkregen, die ten dele bij de mijne aansluiten. Alvorens over te gaan tot een bespreking van de betekenis der door mij verkregen resultaten, laat ik hier een samenvatting van *Jordan*'s jongste resultaten volgen:

PRIKKELTONUSEFFECT.

20. Bij Aplysia (*77* en *78*) heeft *Jordan* herhalingskrommen geregistreerd, die ook de gedaante van de rustkromme hadden, maar die tevens spontane verslapping gaven te zien d.w.z., dat er binnen een kort tijdsbestek, van ongeveer 5 min. de weerstand verloren gaat. Hij noemde in dat geval de weerstand tegen rekking p r i k k e l t o n u s e f f e c t. Om dit op te wekken, moest de spier sterk worden geprikkeld (1 min.), terwijl isometrische contractie (rem vast) het ontstaan van prikkeltonus het meest bevorderde. Dit verschijnsel wordt niet door $MgSO_4$ beïnvloed (viscosoïde tonus wel) en het wordt bevorderd door tyrannie.[2]) — Het verschijnsel moet dus wel worden onderscheiden van de door mij verkregen herhalingskrommen bij Helix: onder bepaalde omstandigheden (zie punt 7 en 8) volgt bij Helix na prikkeling en samentrekking van de onbelaste spier **geen** prikkeltonus met verslapping, maar integendeel ontstaat tijdens een pauze meer weerstand tegen rekking, als er aan de top van de samentrekking tekort aan viscosoïde tonus is (vgl. ook voetn. 2, Hst. IV).

SNEEUWPLOEGEFFECT.

21. Later (*79* t/m *83* en *103*) heeft Jordan de methode van intermitterende rekking gebezigd, om de spieren van het muurblad en de retractoren van Metridium dianthus tijdens de rustkromme — na rekking dus — op spontane verslapping te onderzoeken. Aanvankelijk werd geen verlies van weerstand gevonden, indien de rekking werd onderbroken.[3]) Later bleek, dat deze onveranderlijkheid niet steeds bestond en zich nl. dan niet voordeed, als de last groot was. Dan neemt gedurende de pauze de weerstand af; bij opening van de rem zakt de hefboom eerst snel, vervolgens langzamer. Mits de pauze niet te kort is (¼ uur is voldoende), neemt de amplitude van dat snelle meegeven echter niet met de duur der pauze toe: deze „vrije val" komt overeen met een toestandsverandering in de spier gedurende de pauze, die een maximum niet overschrijdt. Wij hebben hier dus niet met spontane verslapping te doen. De oorzaak van de vrije val blijkt uit de toename van weerstand gedurende de rekking. Bij die vermeerdering van weerstand komt het aan op de *snelheid van de deformatie* en *niet* op *de afmeting* daarvan. Een overeenkomstige vermeerdering van weerstand tegen deformatie en het verdwijnen

---

[2]) De tonusstof bij Cephalopoden. Deze bezit geen viscosoïde tonusfunctie.

[3]) *Jordan* gebruikt gedurende de pauze de rem; er zal dus ook relaxatie in het spel zijn.

daarvan bij opheffing van de deformerende kracht, zijn aan *ongevulcaniseerde rubber* waar te nemen.[4])

Jordan schrijft de verhoging van de weerstand daarom toe aan een mechanisch effect van zuiver viscosoïde aard: de intermicellaire stof kan niet snel genoeg voor de gedeformeerde elastische elementen ontwijken. Het dispersiemiddel wordt dus opgestuwd, zoals de sneeuw voor de sneeuwploeg. Vandaar de benaming: s n e e u w p l o e g-e f f e c t. Het herstel van het evenwicht tussen deeltjes en vloeistof noemt hij dan: a f v l o e i i n g, omdat men zich kan voorstellen, dat ook de ophoping van sneeuw voor de ploeg tijdens rust zou afvloeien, als de sneeuw fluïde was.

De vergroting van de weerstand gaat gepaard met spanningstoename (Regel van *Jordan*); die spanning geeft in belangrijke mate herverkorting, als bij het ontlasten alle uitwendige weerstand (dus ook die van de schrijver) wordt opgeheven, maar nooit geeft ze algeheel herstel van de oorspronkelijke lengte. Wordt opnieuw belast, dan biedt de spier weer plastische weerstand, met nieuw sneeuwploeg-effect: warmte vermindert beide.

Het is duidelijk, dat het muurblad van Metridium, biologisch gesproken, met deze verschijnselen kan volstaan: het muurblad zorgt voor de turgor, de retractoren houden het dier na een samentrekking in de regel lange tijd in ingestulpte toestand. Verder stuit het sneeuwploeg-effect de rekking-in-het-oneindige; de spanningstoename heeft herstel van een gedeelte van de oorspronkelijke vorm ten gevolge, als het volume minder wordt. Voor het gedrag bij eb en vloed echter (totaal herstel na rekking) vergelijke men de oorspronkelijke publicatie.

Paradox van de decrescente.

22. Verder vond *Jordan* bij Metridium, dat ook na prikkeling en samentrekking tegen een last in de spier tijdens de decrescente sneeuwploeg-effect vertoont, dus plastisch is: rekking met matige last voert sneller tot de abscis, dan rekking met groter last, welke b.v. halverwege tot dezelfde matige last als eerstbedoelde wordt verminderd: het sneeuwploeg-effect van de grote last draagt dan de matige last lange tijd, waarbij de krommen elkaar snijden: p a r a d o x v a n d e d e c r e s c e n t e (5). Daardoor is bewezen, dat wij slechts schijnbaar met een decrescente te doen hebben; er blijft in tegenstelling met de belaste geprikkelde slakkevoet plastische weerstand te overwinnen. Het is dus passieve rekking.

Paradox van de crescente.

De p a r a d o x v a n d e c r e s c e n t e (6) is de kruising der krommen na samentrekking tegen verschillende last, terwijl de last daarna gelijk is gemaakt:

---

[4]) *Arisz* vermeldt ook weerstands-verlies bij het gelatinestaafje, als de rekking wordt onderbroken.

[5]) Ook bij ongevulcaniseerde rubber. *J. A. Maas.*

[6]) *Jordan* heeft ook deze paradox aanvankelijk uitsluitend aan sneeuwploeg-effect toegeschreven, (*83*), maar komt daarop terug (*91*, 246/47).

de amplitude van een samentrekking tegen kleine last is groter, dan van een samentrekking tegen een matige last. Wordt aan de top zoveel aan de kleine last toegevoegd, dat de lasten gelijk zijn, dan daalt deze kromme sneller tot de abscis, dan die van de samentrekking, welke de matige last tilde. Het effect van de samentrekking (meer weerstand tegen rekking) houdt dus verband met de grootte van de last. *Jordan* schrijft het toe aan een verhoging van de viscositeit van de in serie geschakelde plastische elementen). Ook tijdens de contractie zijn dus verschuivingen binnen een plastisch stelsel in het spel. Hetzelfde verschijnsel moet aansprakelijk zijn voor het feit, dat de Actinie draagt, wat zij heeft getild, welk dragen door isometrische samentrekking is te verbeteren.

REKKING VAN APLYSIA GEEFT COMPENSATIE VAN DOOR KOUDE VEROORZAAKT TONUSVERLIES.

23. Tenslotte heeft *Jordan* in de allerlaatste tijd nog enige publicaties het licht doen zien (*89* en *90*), waarin hij resultaten van 1930 nader heeft uitgewerkt. Hierbij is gebleken, dat *de voet van Aplysia niet* — zoals het hele dier — *een nacht in de ijskast behoeft te verblijven, om de tonus verloren te laten gaan.* Het bleek namelijk, dat in de koude reeds na 30 à 35 min. de weerstand tegen rekking sterk is afgenomen en dat verwarming tonische verkorting geeft. Deze laatste verloopt in étappes (golfvormig) en gaat niet vergezeld van typische wijziging van het electrogram. Is de periode der voorbehandeling met koude korter dan genoemde termijn, dan verhoogt koude en verlaagt warmte de weerstand. Dat de tonusproductie *waarschijnlijk* niet alleen door de warmte wordt veroorzaakt, blijkt uit het gedrag van de voet in de koude, als hij nabij de tijdgrens belast wordt, en de (lage) temperatuur ongewijzigd blijft: wordt gedurende rekking de tijdgrens overschreden, dan is geen vermindering van de weerstand merkbaar. Bij Aplysia wordt dus door de rekking zelve, het optreden van door koude veroorzaakt verlies van weerstand belet. *Jordan* besluit uit een en ander, *dat de viscosoïde tonusverschijnselen zich afspelen op de langgerekte top van een langdurige verkorting* (langzaam systeem); dat is de statische verschijningsvorm. In werkelijkheid is er in de voet echter steeds verbruik en productie van tonus, dus een stationnaire toestand. De productie wordt klaarblijkelijk door koude in sterker mate verminderd dan het verbruik. Heeft dat verbruik een zekere grens overschreden, dan kan geen weerstand meer worden geboden. Heeft er weer tonustoename plaats, dan krijgen we eerst de dynamische verschijningsvorm (verkorting — koude veroorzaakt direct weer vermindering van weerstand); deze vorm roept dus de paradox der verschijnselen te voorschijn. Eerst na enige tijd is de nieuwe tonus als het ware gefixeerd tot de sta-

tische, visqueuse vorm (omkering van het effect van wijziging der temperatuur).

BESPREKING VAN DE RESULTATEN.

Bij de bespreking van de betekenis der door mij verkregen resultaten is de belangrijkste vraag, welke de aard is van de factor, die tijdens de rekking de weerstand bij voeten zonder ganglia verhoogt. Deze verhoging kan het gevolg zijn: a. van wijziging van de inwendige wrijving, zoals die ook bij het gelatinestaafje wordt gevonden; b. van sneeuwploeg-effect (vgl. ongevulcaniseerde rubber); c. van actieve verandering der viscositeit (meer tonus); d. van tetanus, zoals bij het prikkeltonus-effect (motorisch dus).

IS ER MOTORISCHE EN VISCOSOïDE TONUS?

24. Nemen we de invloed van warmte op de weerstand tijdens het vlakke deel der herhalingskromme als indicatie, dan kan volgens een vroegere opvatting van *Jordan* deze weerstand niet als van viscosoïd tonische aard beschouwd worden. Er rest dan alleen de mogelijkheid, tot het tetanisch karakter van de weerstandstoename te besluiten. Dan is bij de Helix-voet de weerstand tegen rekking dus een dualiteit: viscosoïd èn tetanisch. Van de quantitatieve verhouding dezer componenten zal afhangen, welke verschijnselen bij hogere temperatuur optreden. Blijft de viscositeit overheersen, dan zullen de krommen steeds over hun geheel steiler dalen dan bij lagere temperatuur; treedt de tetanus op de voorgrond, welke door warmte wordt versterkt en wordt die tetanus door rekking opgewekt, dan zal de kromme vlakker gaan lopen, nadat de voet enige tijd aan rekking onderworpen is geweest.

Tengunste van deze zienswijze is een argument te ontlenen aan het feit, dat *Van Overbeek* alleen bij het contractiele deel van de sluitspier van Anodonta tonusproductie als reactie op rekking vond. Bij de slakkevoet zijn beide functies — viscosoïde tonus en contractiliteit — in één spier vermengd. Het is nog niet gelukt, bij Helix door electrische prikkeling er gescheiden mede te experimenteren.

25. Er zijn echter een viertal bedenkingen in te brengen tegen de hierboven kenbaar gemaakte opvatting (die ik na de resultaten van 1931/32 huldigde; vgl. *74-76*):

1° Tijdens een experiment, dat — voor wat de tijdsduur betreft — biologische verhoudingen niet te buiten gaat, doet zich geen verslapping voor.

2° Het electrogram ondergaat bij het optreden van de hogere weerstand geen principiële wijziging.

3° De optimumtemperatuur voor de nieuwe weerstand ligt tenminste tussen 32° en 45° C.; er is in ieder geval geen optimum bij 21° C.

4° De pedaalganglia hebben invloed op het verloop der herhalingskrommen (zie volgende hoofdstuk).

Het beschreven verschijnsel berust dientengevolge zeker niet op een motorisch tetanische component (snel systeem), die door de rekking zou toenemen.

Wel zou het mogelijk kunnen zijn, dat er door rekking voorwaarden geschapen worden, waardoor een dergelijke component — welke reeds aanwezig was, zich in meerdere mate doet gelden. Dit zullen wij nu bespreken.

MOTORISCHE EN VISCOSOïDE TONUS IN WISSELWERKING.

Door de genoemde bezwaren is echter niet uitgesloten, dat de vervlakking der herhalingskrommen — welke vervlakking de krommen, bij hoge en lage temperaturen opgenomen, elkaar doet doorsnijden — toegeschreven moet worden aan tetanische tonus.

Zulks is m.i. echter slechts mogelijk, als er verband bestaat tussen de motorische en de viscosoïde verschijnselen van de spier. Immers, dan zouden de eerste niet behoeven toe te nemen, maar wel meer effect kunnen sorteren.

26. Zulk een verband nu, is reeds lang bekend: de gerekte spier heeft een lagere prikkeldrempel dan de niet-gerekte. Ook de contractiliteit wordt door rekking verbeterd: de hoogte van de samentrekking bij constante prikkelsterkte neemt toe. Hoe is het echter aannemelijk te maken, dat vermeerdering van weerstand de contractie zou begunstigen?

Resultaten, van voeten met pedaalganglia verkregen, brachten mij tot het denkbeeld, dat verhoging van de viscositeit der spiermassa *steun* zou geven aan de contractiele elementen. In dat geval zou de contractiele activiteit dus ongewijzigd kunnen blijven en dus ook niet in het electrogram noch door spontane verslapping tot uitdrukking komen; het effect zou echter wel toenemen. Bij de voeten met pedaalganglia neemt immers volgens *Jordan* en *Hardenberg* tengevolge van de rekking de viscositeit toe.

Bij aanwezigheid der pedalia ontstonden verschillende krommen, die de weerspiegeling kunnen zijn van strijd tussen de periferie — die draagtonus wil geven — en de ganglia — die tonus vernietigen. — Ik geef daarvan als voorbeelden de krommen 1 en 2 van object CB^{I} (na de 4e minuut) en als fraaiste voorbeeld kromme 6 van CC^{IV} (Pl. V). Vooral bij de laatste kromme is het, alsof de contractiele elementen tijdens de rekking telkens de kans krijgen, een samentrekking te geven, maar even zovele malen is het, als stort de weerstand ineen. We zouden volgens deze onderstelling geen verslapping zien bij het eindigen van een contractie, maar als het ware de vernietiging van een zekere steun, die tijdens de rekking was ontstaan. De contractiele elementen zouden bezig zijn, hun rol te spelen, maar geen effect kunnen sorteren wegens gebrek aan steun. Zo zouden wij dus tot een voorstelling van zaken komen, die kan aansluiten bij de resultaten, verkregen aan

voeten zonder ganglia. De rekking geeft meer steun en de warmte meer contractie; vandaar een elkaar onderling overkruisen der krommen (vgl. *75, 76* en *84*). Zo ontstond de opvatting, dat viscosoïde tonus steun is voor de contractie, een factor, die volgens *v. Frey* en laatstelijk volgens *Wachholder* (*107*) bij de skeletspier — welke in tonische toestand verkeert — ook een rol speelt. Dat wil nog niet zeggen, dat het mechanisme in beide gevallen gelijk is. Toch valt een uitgesproken parallelisme tussen de verschijnselen niet te ontkennen:

1° De rekkingsreactie van de tonische skeletspier is ook *plastisch (v. Frey 134, Sommerkamp 191, Rückert 180)*, zowel in rust, als tijdens „contractuur". (15 % tegen b.v. 100 % bij de slak).

2° Zowel bij de decrescente van zulke skeletspieren, als bij de rekkingskromme van Helix treedt een *„neus" (Funke)* op [7]), hetgeen door warmte wordt verzwakt (*Lohmann 164*). De neus van *Funke* komt bij opeenvolgende contracties steeds sterker en hoger in de decrescente te voorschijn. Een lange pauze is ongunstig, zowel voor de neus in de decrescente van de skeletspier, als voor de nieuwe weerstand bij de slak; beide komen in geval van herhaling sneller te voorschijn, dan bij het eerste optreden (zie Pl. A fig 3).

3° Het *trapverschijnsel* is uitgebreider, dan bij de niet-tonische spier; het wijst op gebrek aan „steun" bij de eerste contracties, waarin in beide gevallen door rekking verbetering kan worden gebracht: de contractiehoogte neemt toe (zie Pl. A fig. 1). (vgl. ook tonus als „Stützfunktion" *Jordan 30, 92*).

Een gebrek aan viscosoïde tonus als steun voor de contractie zouden wij ons bij Helix dan zó kunnen voorstellen, dat de centra van contractie (micellen?) geen nuttig effect sorteren, als de „intermicellaire" vloeistof de ontwikkelde kracht niet van deeltje op deeltje overbrengt; en daarvoor is een zeker minimum aan viscositeit nodig (de niet-tonische skeletspier is niet plastisch, terwijl de spiervezels van het ene tot het andere einde van de spier, vast aan elkaar zijn verbonden).

Geen sneeuwploegeffect.

27. Bij de voet met pedaalganglia berust de toename in weerstand op verhoging van de viscositeit: meer tonus. Nu rest nog de vraag, of de vermeerderde weerstand, die tijdens de rekking bij de voet zonder ganglia ontstaat, aan vermeerdering van dynamische tonus mag worden toegeschreven dan wel, of die zich beperkt tot de statische.

Ik heb nu aan herhalingskrommen resultaten verkregen, die niet passen bij een mechanisme, dat zich tot sneeuwploeg-effect enz. zou beperken, al heeft Maas bij de niet-geprikkelde slakke-

---

[7]) De neus in de rekkingskromme wordt in het volgende hst. nader besproken.

voet sneeuwploeg-effect en paradox waargenomen. — Bij mijn onderzoek ging het om verschijnselen, optredende na de samentrekking van de onbelaste spier, welke samentrekking door prikkeling was opgewekt. Het lag voor de hand, na te gaan, of de paradox van de decrescente ook bij de herhalingskromme van de slakkevoet was te verkrijgen. De resultaten brachten mij echter tot het onderzoek der verandering van de tonusspiegel, maar dit onderzoek betreft slechts één object en daardoor zijn de resultaten niet op één lijn te stellen met die, uit de vorige proevenreeksen.

VERANDERING VAN DE TONISCHE TOESTAND VAN DE SLAKKEVOET ZONDER GANGLIA.

28. Een goede gelegenheid voor het onderzoek naar de paradox bood m.i. een slakkevoet, die aanvankelijk vrijwel geen weeerstand tegen rekking gaf: de rekkingskrommen liepen bijzonder steil (Object AMV, Pl. VI). De lengte van de voet nam b.v. in één minuut 3½ c.M. toe. Hetzelfde traject werd door de herhalingskrommen reproduceerbaar in 2 min. afgelegd (nos 2, 3 en 4). Tijdens de 5e rekking werd de last van 2 × 10 gr. — nadat ongeveer de helft van het rekkingstraject was afgelegd — tot 10 gr. verminderd en de rekking voortgezet, tot het traject was voltooid (totaal 20 min.). Het scheen toen mogelijk, bij een volgende rekking de gezochte paradox te verkrijgen, door de voet direct met 10 gr. te belasten. Ter contrôle werd echter eerst nagegaan, of herhaling van de rekking met 20 gr. weer krommen gaf, die overeen kwamen met nos 2—4. Dit bleek niet het geval te zijn: het het rekkingstraject eiste 4 min.: er was meer weerstand ontstaan door de langdurige rekking met halve last. *Dit is niet (uitsluitend) sneeuwploeg-effect, want dat zou geringer zijn geweest, omdat de rekkingssnelheid kleiner was.* Wij hebben veeleer te maken met tonusproductie en -fixatie; vandaar verandering van de tonus-arme voet in een tonus-rijkere.

Om dit nader te verifiëren, werd vervolgens nagegaan: 1° of een lange pauze tijdens de rekking verlies van weerstand te zien gaf, en 2° welke invloed warmte op de kromme had. Inderdaad bleek de weerstand tijdens een lange pauze te verminderen. Bij kromme 7 zou het rekkingstraject eerst in ± 10 min. zijn afgelegd. Na 5 min. werd de rekking echter onderbroken; de hellingshoek was toen 26°. Na 1 min. werd weer belast en 2 min. later ontlast: de hoek was 20°, de kromme was dus verder vervlakt. De tweede pauze duurde een uur; na rekking gedurende 2 min. was de hoek 27°!

Later werd bij 22° in plaats van bij 12° C. gerekt; toen kregen wij eerst een steile val en vervolgens droeg de voet practisch de last. Er was toen echter *geen* tonusverbruik na een lange pauze tijdens deze draagtonus waar te nemen; de hoge viscositeit bleek gefixeerd te zijn. In de nieuwe (tonus-rijkere) toestand reageerde de voet, zoals dat in de eerste proevenreeks was gevonden voor voeten, die van het begin af aan over tonus beschikten.

Bij de beschreven verandering van een tonusarm in een tonusrijk object zijn zulke grote wijzigingen in weerstand (viscositeit) in het spel, dat zij m.i. quantitatief het sneeuwploeg-effect te boven gaan. Verder heeft warmte een tegengestelde invloed op het sneeuwploeg-effect — dat n.l. verzwakt wordt — vergeleken bij de invloed op de weerstand tegen rekking bij herhalingskrommen van voeten zonder ganglia: het elkaar snijden der krommen wordt door warmte bevorderd. **De statische tonus kan dus bij Helix niet alle wijzigingen van de weerstand op afdoende wijze verklaren.** (vgl. ook *84*).

De wisselwerking tussen viscosoïde tonus en contractie zou evenzeer kunnen berusten op een *rechtstreekse* verbetering van het contractie-proces door hetzelfde mechanisme, dat de viscositeit verhoogt.

DE DYNAMISCHE TONUS.

Viscosoïde tonus bij slakken, vergeleken met de acethylcholine „contractuur" bij Vertebraten.

29. Tenslotte rijst de vraag, of het mogelijk is, de beschreven verschijnselen bij de slakkevoet toe te schrijven aan verandering van de viscosoïde tonus op zichzelf en daarbij de tetanische contractie geheel buiten beschouwing te laten.

Alvorens ten aanzien van Helix nader op deze vraag in te gaan, moeten wij wijzen op een vorm van contractuur bij de tonische skeletspier, die met alle 3 op blz. 72 genoemde tonische verschijnselen gepaard gaat, gekoppeld aan een bijzondere gevoeligheid voor acetylcholine *(Freund, Rückert, Riesser)* — de niet-tonische spier reageert op acetylcholine met een enkelvoudige contractie —. Nu *Wachholder* en zijn medewerkers verband hebben kunnen leggen tussen de eerder genoemde verschijnselen en een myogene component der tonusfunctie van de skeletspier en *Plattner c.s.* (*174-177*) hebben aangetoond, dat tengevolge van rekking in die spier acetylcholine wordt geproduceerd, ligt het voor de hand, eveneens deze specifieke „contractuur" als onderdeel van de tonusfunctie te zien. Volgens *Wachholder* berust de lange decrescente na een samentrekking, waarbij op de top de neus van *Funke* aansluit, dan ook niet op vertraagde verslapping, maar is er een nieuw verschijnsel in het spel. Dit verschijnsel doet o.i. denken aan een contractie van het z.g. langzame systeem, welke contractie *Bremer* naast die van het

snelle systeem heeft verkregen. *Swerdloff* (*193*) is erin geslaagd, enkel tonische contractie op te wekken met behulp van een electrische prikkel via een door constante stroom veranderde zenuw; zulk een contractie gaat niet met actiestroom gepaard. (Men vergelijke ook het werk van *Lucas* (*165*), *Blaschko c.s.* (*116*) en dat van *Wiersma* (*197*) over het langzame stelsel bij de kreefteschaar).

Een overeenkomstig complex van tonische verschijnselen nu is bekend bij de spieren met viscosoïde tonus:

1° Rekking is voorwaarde voor het-zich-vormen van meer tonus (Helix en Aplysia), die gedurende een lange pauze verdwijnt (Helix);

2° Rekking is voorwaarde, om bij Helix de tonische verkorting te kunnen opwekken *(v. Swinderen);* de door koude van-tonus-beroofde Aplysia-voet geeft bij verwarming een tonische verkorting, die geen typische actiestromen geeft *(Jordan);*

3° Tijdens de rekking treedt herhaaldelijk een „neus" op, welke door koude wordt geaccentueerd, door warmte verzwakt.

Zou *de viscosoïde tonusfunctie als „contractuur", dat wil dus zeggen als contractie van een langzaam systeem,* zijn op te vatten, dan zou de overeenkomst dus op alle punten aanwezig zijn. Voor zulk een zienswijze pleit het feit, dat de slakkevoet plastisch blijft: de „contractuur" is dan een verkorting, waarbij weinig spanning wordt ontwikkeld. Een met acetylcholine te vergelijken hormoon als oorzaak van dit verschijnsel is nog niet bekend, nog minder zijn specifieke karakter.

Nu heeft *Jordan*, zoals we zagen, naar aanleiding van de nieuwste feiten bij Aplysia de viscosoïde tonus reeds toegeschreven aan een contractie van het langzame (tonische) systeem, en — wat belangrijker is daarbij een statische en een dynamische verschijningsvorm onderscheiden, die zich ten opzichte van warmte en koude tegengesteld gedragen. — *Indien zulk een dualisme ook voor Helix bestaat, spreekt het vanzelf, dat de tweeledige*

verklaring der verschijnselen bij de herhalingskromme evenzeer kan worden gegeven met behulp van de dynamische tonus van het langzame stelsel, als met de tetanische contractie (snel stelsel), zoals dat eerder voor deze laatste werd uiteengezet en hierboven werd weerlegd. (blz. 70/71). Wij kunnen onze resultaten dan als volgt samenvatten:

DE BIOLOGISCHE BETEKENIS.

30. De bestudering der herhalingskrommen heeft de opvatting omtrent de tonus in de voet van de wijngaardslak enigermate gewijzigd. *In de plaats van enkelvoudige viscosoïde tonus doen er zich twee verschijningsvormen voor: de statische en de dynamische.* Op de door beide vormen aan rekking geboden weerstand wordt door warmte in tegengestelde zin invloed geoefend . *Indien* in een spier beide vormen tegelijk aantoonbaar zijn, hangt het verloop der rekkingskromme bij verschillende temperatuur af van de quantitatieve verhouding tussen statische en dynamische tonus. Bij de herhalingskromme vooral moeten wij op deze verhouding letten, omdat de hierbij gemeten weerstand door de prikkeling eerst opgewekt werd. De verhouding van beide componenten blijft ongewijzigd, als de voet zich kan samentrekken, zonderdat uitwendige weerstand behoeft te worden overwonnen.

Moet echter bij de samentrekking (na prikkeling) enige weerstand overwonnen worden, dan is de statische component aan de top niet in overeenstemming met de nieuwe lengte (= beginlengte): warmte maakt de herhalingskromme in dit geval veel steiler dan de rustkromme en dan de herhalingskromme — na samentrekking-zonder-weerstand. De rekking, die op de samentrekking volgt, geeft echter na enige tijd weer dynamische tonus, daardoor aanvullende, wat ontbreekt; dit nu wordt door warmte bevorderd; vandaar op den duur de vervlakking van zulk een kromme. *De door warmte versnelde productie van dynamische tonus kan zelfs een (langzame) contractie geven, dus een tonische contractie.*

Helix herstelt (bij samentrekking van de totaal onbelaste spier) een bepaalde tonusspiegel (in de statische vorm); geschiedt dit herstel echter in ontoereikende mate, dan wordt het tekort tijdens

een op de samentrekking volgende rust — ook weer langzaam — aangevuld; is er te veel, dan verdwijnt er tonus.

31. De consequentie van een en ander is, dat de habitus van de slakkevoet wordt beheerst door twee verschillende componenten: de statische tonus, tot welker bestudering *Jordan* zich tot 1930 heeft beperkt en de dynamische tonus, die tot nu toe (1935) — voor zover het de rustkromme van de voet zonder ganglia betrof — met recht buiten beschouwing was gelaten.

Ook op grond van theoretische overwegingen is aan te nemen, dat de wijngaardslak als landdier niet uitsluitend met behulp van statische tonus de houding kan handhaven. Het slakkehuis met inhoud vertegenwoordigt tegenover de voet $^2/_3$ van het totale gewicht van de slak en zou, vooral bij warmte, in de rug van de voet verzinken, daar viscositeit op den duur geen weerstand blijft bieden. Wij zien echter, dat het huis wordt gedragen. *De beide vormen van viscosoïde tonus moeten dus naar omstandigheden in verschillende quantitatieve verhouding samenwerken: waar weinig belasting is, kan de dynamische tonus op de achtergrond blijven.* Dit kan het geval zijn bij in water levende vormen, omdat het omringende water het lichaamsgewicht als het ware draagt. Bij Metridium heeft *Jordan* dan ook tijdens de rekking geen dynamische tonus kunnen aantonen.

HOOFDSTUK VII.

TONUSVERSCHIJNSELEN VAN DE SLAKKEVOET MET PEDAALGANGLIA.

BESCHRIJVING VAN DE PROEVEN EN DE RESULTATEN.

1. Na de in het vorige hoofdstuk beschreven resultaten rijst de vraag, welke de invloed is der pedalia, als centrum van de viscosoïde tonus, op de herhalingskromme.

Aanvankelijk mislukten de proeven, die daaromtrent werden genomen. Bij aanwezigheid van de pedalia waren na contractie van de onbelaste spier geen congruente herhalingskrommen te verkrijgen. De voeten gedroegen zich zeer grillig en de prikkeling bracht de spier vaak tot contractuur. Dit moet worden toegeschreven aan het feit, dat de electrische prikkel niet alleen de voet treft, maar via de lange banen ook door het centrum zelf loopt. Op die contracturen (prikkeltonus-effect) dreigde voortzetting van het onderzoek van de herhalingskromme vast te zullen lopen.

Tenslotte gelukte het, de slakkevoet met ganglia tot samentrekking te brengen, zonderdat de spier in contractuur geraakte. De voet werd daartoe, na de rekking ontlast; vervolgens werd de draad zo ver teruggetrokken, dat de schrijver weer op het beginpunt stond. Werd de aanvangslengte niet spontaan bereikt, dan werd de voet reflectoir geprikkeld, doordat met een sonde licht over de flanken werd gestreken.

NOMENCLATUUR.

2. Alvorens over te gaan tot een beschrijving der resultaten, moeten wij de gebezigde nomenclatuur hier kort toelichten. *Jordan* heeft bij zijn resultaten — verkregen met de auxotonische belasting — de z.g. Muskelkonstanz en de Zentralkonstanz onderscheiden (IV, 8), naar gelang de aanvangsbelasting klein of groot was. Later is bij de isotonische rekkingsmethode dat verschil niet meer aan den dag getreden en heeft *Jordan* zich verder steeds tot centraaltonus beperkt, dus tot het verschijnsel, dat de

voet met pedaalganglia de last draagt. Het is nu — door de nog te beschrijven proeven — duidelijk geworden, dat de genoemde onderscheiding wèl betekenis heeft gehad. Verder is gebleken, dat het niveau, waarop de „centraaltonus" optreedt, bepaald is door de omstandigheden bij de praeparatie van de voet (p l a a t l e n g t e) en dat hetzelfde niveau kan worden gehandhaafd door de voet zonder ganglia, zoals dat in beginsel in het vorige hoofdstuk bij de herhalingskrommen is beschreven. Het verschijnsel, dat het proefpreparaat van de slakkevoet de last draagt, is dus algemener en niet uitsluitend gebonden aan de bijzondere invloed der pedaalganglia. Daarom zal ik van d r a a g t o n u s spreken, als de voet na belasting tot het dragen van de last overgaat. Bij aanwezigheid van de ganglia worden dan naar gelang van de grootte van de last M u s k e l- en Z e n t r a l k o n s t a n z onderscheiden. Was de last gering (5—10 gr.), dan bleek n.l. de tendenz tot verhoging en fixatie van de tonus te overheersen: het steile traject, direct na de belasting, is als regel kort en de rekkingskromme gaat geleidelijk tot de draagtonus over. Was de last zwaar (20 gr.), dan overheerste de tendenz tot vernietiging van tonus: het steile traject is lang en de kromme gaat met een korte bocht of omslag tot draagtonus over. Ook bij de halfdierproef heeft *Jordan* met deze twee verschillende reacties te maken gehad (*27* en *28*).

EXPERIMENTEN.

VERGELIJKING VAN HERHALINGSKROMMEN.

Temperatuur constant.

C o n g r u e n t e h e r h a l i n g s k r o m m e n.

3. Proefobject CPV. De voet van een slak van 19½ gr. was 23-III-'34 om 11.10 gepraepareerd; alleen de cerebralia waren weggenomen. De voet werd op de toestel gemonteerd en de temperatuur op 15° C. gehouden. Te 12.05 werd de rem geopend en de voet met 10 gr. belast; na 10 min. rekking werd de voet geheel ontlast, de schrijver opgetrokken en de rem vastgezet. Nadat de voet zich tot de aanvangslengte had samengetrokken, werd de rem weer geopend en de voet opnieuw gedurende 10 min. belast. Na de volgende samentrekking werd weer belast, enz. (Pl. VI).

1. Rustkromme, last 10 gr.; na het steil traject gaat de voet geleidelijk over tot dragen.

2 t/m 5. Herhalingskrommen: 2. last 10 gr.; het steile traject is langer dan bij 1 en wordt plotseling onderbroken door een verkorting, als het draagniveau van 1 is bereikt, waarna de kromme op dit niveau terugkeert. 3. Last 5 gr.; het eerste traject is minder steil dan bij de vorige twee krommen en

wordt op hoger niveau door een samentrekking onderbroken. 4. Last 5 gr.; het steile traject is geheel vervallen en op hetzelfde niveau van 3 volgt weer een samentrekking.

Overeenkomstige verhoudingen bij proefobject CP^{I}, krommen 1 en 2.

Uit dit voorbeeld blijkt, dat het mogelijk is, behalve verschil (3 en 4) ook met elkaar overeenstemmende (1 en 2) herhalingskrommen te verkrijgen, waarbij het praeparaat het steile traject èn de toestand van draagtonus op dezelfde wijze doorloopt. *We hebben hier dus na samentrekking herhalingskrommen, waarbij de pedaalganglia zich doen gelden!*

Verandering in de tonische toestand van het spierzenuwpraeparaat door de herhaalde rekking.

4. Even vaak kregen wij echter in de plaats van zulke overeenkomstige resultaten een regelmatig optredende verandering. De opeenvolgende herhalingskrommen gaven dan òf een verhoging van het draagniveau te zien, gepaard met het verdwijnen van het steile traject òf een verlaging van dat niveau met een optreden van een steil traject, ingeval het eerst ontbrak. Als voorbeelden geven wij:

Proefobject CQ^{III} (Pl. V): Last 5 gr.; alleen de rustkromme geeft een steil traject, gevolgd door omslag en draagtonus; elke volgende kromme komt hoger te liggen, dan de voorgaande (2 ligt hoger dan 1, 3 hoger dan 2).

Proefobject CF^{I} (Pl. V): Last 20 gr.; alle krommen beginnen met een steil traject, gevolgd door de omslag of een spontane samentrekking; deze komt voor de herhalingskrommen telkens op het niveau, waarop de voorafgaande rekking eindigde. (CF^{IV} idem).

De invloed van verwarming en afkoeling op de herhalingskromme.

Vervolgens werd nagegaan, welke invloed wijziging van de temperatuur heeft op de bovenbeschreven resultaten.

Zentralkonstanz: Rekking met grote last (20 gr.).

Verwarming.

5. De opzet van de volgende proevenreeks kwam overeen met die van het onderzoek der herhalingskromme bij afwezigheid van de ganglia, waarbij de temperatuur werd verhoogd (VI, 3). Telkens volgde na de samentrekking van de voet een pauze van ½ uur.

Proefobject CC^{I} (Pl. V):

1. Rustkromme: 2 t/m 5 herhalingskrommen. Bij alle krommen is er een steil traject.

1. temp. 2—3° C.	Na de omslag zien wij draagtonus en een spontane samentrekking.
2. idem.	De omslag is onduidelijk en de last wordt niet gedragen.
3. temp. 14—15° C.	De voet „pakt" voor het eerst op het niveau, waarop 2 eindigde.
4. idem.	Het verloop is als bij no. 2, maar veel lager.
5. temp. 25° C.	De kromme geeft in principe een herhaling te zien van het gebeuren bij no. 3, maar dan op het niveau, waarop 4 eindigde.

Wij zien dus bij aanwezigheid der pedalia, dat

1° door warmte de draagtonus voortdurend op lager niveau komt (ook bij de objecten CD^{III} en CE^{III});

2° telkens bij eenzelfde temperatuur de neiging tot een dragen van de last bij de herhalingskromme ten opzichte van de voorafgaande kromme is afgenomen;

3° het dragen meestal intreedt op het niveau, waarop de voorafgaande rekking eindigde (ook bij CD^{II}, CD^{III} en CE^{III}).

Afkoeling.

6. Nu rees de vraag, of het draag-niveau door koude op een hoger peil is te brengen. Wij kregen het volgende:

Object CC^{II} (Pl. V) (overeenkomstige resultaten met CC^{III} en CD^{I}).

1. Rustkromme; 2 t/m 6 herhalingskrommen.

1. temp. 24—25° C.	Binnen 10 min. treedt omslag noch draagtonus op.
2. idem.	Na de omslag zien wij spontaan rhythmische contracties optreden, als het ware tussen twee niveau's.
3. temp. 15° C.	De voet tracht na een verlenging van ± 2 c.M. de rekking te stuiten, maar moet opnieuw aan de last meegeven; vervolgens pakt de voet op het onderste niveau van 2.
4. idem.	Na een rekking van 2 c.M. treedt er weer een *neus* op, maar de neiging tot draagtonus is zwakker dan in 3.
5 en 6. temp. 4—4½° C.	De neus kruipt omhoog; overigens vallen de krommen ongeveer samen, terwijl het niveau, waarop de last vrijwel wordt gedragen, practisch samenvalt met dat van 3.

De verkregen resultaten wijzen erop, dat na de vrije samentrekking de viscosoïde tonus de verschijnselen blijft beheersen: bij de tijdelijke onderbreking van de rekking, die wij de „n e u s"

noemden en die de gedaante van een contractie kan aannemen, speelt viscositeit een zekere rol. Immers door koude wordt dat verschijnsel, dat aan het langzame stelsel moet worden toegeschreven, versterkt. Ook het feit, dat het draagniveau door warmte daalt, pleit voor het viscosoïde karakter van de draagtonus. Koude brengt het niveau niet hoger, zoals bij de neus het geval was. In dit geval schijnen andere factoren het niveau in belangrijker mate te beheersen.

Muskelkonstanz: Rekking met kleine last.

7. De hierboven beschreven dubbele proevenreeks over de invloed van verwarming en afkoeling op de herhalingskrommen bij aanwezigheid der pedaalganglia, moest vervolgens worden herhaald met een geringere belasting. Daarbij kregen wij de z.g. Muskelkonstanz, die door *Jordan* nooit verder is onderzocht. Ik laat de beschrijving van de resultaten dus volgen.

Verwarming.

Proefobject CM^{I} (Pl. V) (overeenkomstige resultaten met CM^{V} en CM^{VI}).

1. Rustkromme; 2 t/m 6 herhalingskrommen.

1. temp. 5° C.	Omslag en draagtonus zijn duidelijk waar te nemen.
2. idem.	Van het begin af aan is er meer weerstand dan bij 1 en de omslag is flauwer.
3 en 4. temp. 15° C.	Het draagniveau ligt een weinig lager dan bij de 2 vorige krommen; tevoren heeft de voet op het hogere niveau met een spontane contractie gereageerd.
5. temp. 25° C.	De omslag is hier flauwer en het niveau van de draagtonus ligt lager dan bij 3 en 4.
6. idem.	Er is direct meer weerstand dan bij 5 en het dragen is vrijwel tot het niveau van 3 en 4 teruggekeerd.

Afkoeling.

Proefobject CM^{II} (Pl. V) (CM^{III}, CM^{VII} en CM^{VIII} gaven dezelfde verhoudingen te zien).

1. Rustkromme; 2 t/m 6 herhalingskrommen. Het steile traject verdwijnt geheel.

1 en 2. temp. 25° C.	Het niveau van de draagtonus is moeilijk te onderscheiden, maar komt wellicht overeen met dat, waar no. 2 de spontane contractie geeft.
3 en 4. temp. 15° C.	Het steile traject is geheel verdwenen; er is veel meer weerstand, dan bij de 2 eerste krommen; overigens is hetzelfde als bij no. 2 t.a.v. de spontane contractie op te merken.
5 en 6. temp. 5° C.	Hier is nog weer meer weerstand dan bij de voorgaande krommen en er kan geen omslag worden onderscheiden noch draagtonus.

Samenvatting.

In tegenstelling tot het draagniveau na belasting met 20 gr. blijkt de Muskelkonstanz door warmte niet in belangrijke mate te worden verlaagd. Warmte geeft dus geen typische doorbraak van het draagniveau der rustkromme; telkens tracht de voet op dat niveau de rekking te stuiten en in 5 van de 6 krommen slaagt de spier daarin. Bovendien treedt het steile traject aan het begin in mindere mate op. Blijkbaar heeft warmte minder invloed op het draagniveau, dan andere factoren, die in deze proevenreeksen nog geen punt van onderzoek uitmaakten.

Afkoeling doet de typische centraal-tonus-kromme verdwijnen, doordat bij alle herhalingskrommen het steile traject aan het begin ontbreekt en de draagtonus uitblijft; het lijkt, of de pedaalganglia zich niet meer doen gelden. De koude werkt klaarblijkelijk op een viscosoïd stelsel: de weerstand wordt verhoogd. Opmerkelijk is verder, dat iedere tweede kromme, bij dezelfde (lagere) temperatuur opgenomen, minder weerstand vertoont dan de eerste (No. 6 is niet afgebeeld, maar liep midden tussen 3 en 5).

WAAR LIGT HET NIVEAU VAN DE DRAAGTONUS?

8. De beide proevenreeksen, waarin de warmte het niveau van de kromme in meerdere of mindere mate omlaag bracht, gaven het opmerkelijke feit te zien, dat zo enigszins mogelijk *de voet de rekking trachtte te onderbreken bij de lengte, waarbij de v o o r a f g a a n d e rekking eindigde* (20 gr. last), of waarbij het draagniveau bij de lagere begin-temperatuur lag (5 gr. last). (De daarop volgende rekking kan worden voorafgegaan door een spontane contractie). In verband hiermee lijkt het waarschijnlijk, dat het draagniveau van de rustkromme is bepaald door een voorafgaande rekking tot een bepaalde lengte, n.l. die van de slakkevoet bij de praeparatie op de wasplaat. Daarvoor pleit ook, dat bij *constante* temperatuur en grote last zich hetzelfde verschijnsel voordoet. Daarom werden waarnemingen gedaan, om in het bijzonder een antwoord te zoeken op de volgende vragen:

1. Waardoor is het draagniveau bepaald?
2. Wat is het verschil tussen Zentralkonstanz (last 20 gr.) en Muskelkonstanz (last 5 gr.)?

9. Daar bekend is, dat in ieder geval bij de voet met pedalia tengevolge van de rekking de tonus in de spier toeneemt, waren

theoretisch de volgende gevallen mogelijk : Het draagniveau wordt bepaald a. door een rekking gedurende een zekere tijd; b. door de vermeerdering van de lengte van het object met een zeker percentage; c. door de absolute lengte van de spier, α. in verband met de verhouding tussen de last en de grootte van de voet; β. in verband met de lengte, tot welke de voet bij de praeparatie was opgespannen.

BESCHRIJVING VAN DE GANG VAN HET ONDERZOEK.

Na twee series van oriënterende proeven (CH en CK), kwamen de eigenlijke proevenreeksen. Voor iedere reeks werd van een twintigtal slakken het deksel verwijderd. De slakken wogen bij de sortering na aankomst uit Brussel 18 gr. (serie CL). De slakken werden in een aquariumbak gelegd met wat slabladeren en de bak afgesloten met een glazen plaat. De slakken komen dan uit hun huis en, nadat de sla is opgegeten, zetten zij zich vaak tegen de opstaande wanden van de bak. Op de vierde dag na het wekken van de slakken werd met het onderzoek begonnen. De slakken werden op de bekende wijze gepraepareerd, maar bij het vastzetten op de wasplaat steeds tot 6¼ c.M. gerekt. Na een pauze van een half uur (op de toestel) werden de voeten belast met 5, 10 of 20 gr. en gedurende 10 minuten gerekt. Voordat de rem werd geopend, werd een verticale op het beroete papier getrokken, door de schrijfstift met de hand op en neer te halen. Na de rekking werd de rem vast gezet, de toestel geopend en de lengte van de slak met behulp van een schuifpasser gemeten: die lengte werd op de verticale afgezet en van dit punt af werd het draagniveau uitgemeten. Soms waren verschillende niveau's te onderscheiden, want de Zentralkonstanz is allerminst bestendig (*49*, 120).

BEWERKING VAN DE GEGEVENS.

Nadat het myogram was gefixeerd, werden de gegevens als volgt bewerkt (zie Pl. IV):

No.	Last	Steil traject	Draagniveau's
I	20 gr.	aanwezig	6.2 en 6.4 c.M.
II	5 „	niet aanwezig	onduidelijk
V	10 „	„ „	6.4
IX	20 „	„ „	niet aanwezig
X	5 „	aanwezig	6.2 en 6.3
XIV	10 „	„	6.2

Bij de volgende proevenserie (CN) werd steeds met 20 gr. belast, maar de slakken werden genomen uit twee gewichtsgroepen n.l. van 18 en 21 gr.; dat betekent dus, dat de voeten ± 1 gr. in gewicht verschillen. Van de groep

van 21 gr. werden alle voeten op de plaat tot 7 c.M. gespannen; van de andere groep werd de ene helft eveneens op 7 c.M., de andere helft op 6 c.M. vast gezet. Als tweede proeve van de bewerking van krommen diene het volgende (Pl. IV):

No.	Steil traject	Draagniveau's
I	onderbroken bij 6 c.M.	6.8, 6.9 en 7.4 c.M.
II	aanwezig	6¼
III	onderbroken bij 6 c.M.	na spontane contractie bij 6.7 c.M.
IV	aanwezig, gevolgd door geleidelijke overgang (6.4—7.6 c.M.)	niet aanwezig
V	tot 7¼, dan geleidelijk tot niveau	7.6

RESULTATEN.

De verkregen resultaten laten zich in de volgende tabellen samenvatten:

Tabel 3.

Serie CL; 7-III-'34. I t/m XV, 8-III-'34 XVI t/m XVIII. Voeten met pedaalganglia werden op de wasplaat tot 6,25 c.M. gerekt. Gewicht van de slakken 18 gr.

	Nos		Nos		Nos	
Last in gr.		5		10		20
Draagniveau's (in c.M.)	IV	6,50	V	6,42	I	6,18 6,44
	VII	5,84 6,28	VIII	6,52 7,36	VI	6,70 7,50
	X	6,22 6,32	XI	5,62 5,82	XII	5,42 5,54
	XIII	5,70	XIV	6,16	XV	6,08
In c.M. lengte		6,13 ± 0,37		6,32 ± 0,61		6,27 ± 0,71
In c.M. na begin		1,40 ± 0,38		1,67 ± 0,53		2,12 ± 0,37

Tabel 4.

Serie CN; 19-III-'34 I t/m XIII, 20-III-'34 XIV t/m XIX. Voeten met pedaalganglia. Last steeds 20 gr.

	Nos		Nos		Nos	
Gewicht van de slak in gr.		18		18		21
Plaatlengte in c.M.		6,00		7,00		7,00
Draagniveau's (in c.M.)	II	6,25	III	6,70	I	6,82 6,92 7,42
	VI	5,58	V	7,40 7,60		
	X	6,26 6,65	IX	6,40 7,10	VII	6,95
	XIII	5,80	XI	7,10 7,54	XVI	6,40
	XV	5,73 5,80	XVII	6,45 6,54 6,84	XIX	6,46 6,76
	XVIII	5,74 5,90		6,98 7,07		
In c.M. lengte		5,97 ± 0,32		6,97 ± 0,38		6,83 ± 0,32

No. XII uit groep 21 gr./7.00 c.M. gaf 5.20, 5.77 en 6.26; de afwijking was zo opvallend, dat deze getallen niet bruikbaar moeten worden geacht.

(De standaarddeviatie werd berekend volgens de formule $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{n-1}}$)

CONCLUSIES:

Wij kunnen uit een en ander de volgende conclusies trekken: *Het niveau van de draagtonus blijkt bepaald te zijn door een vast bepaalde lengte van de spier en wel door de lengte tot welke de voet op de wasplaat is gerekt* **(Plaatlengte).** Voeten van ± 6 gr. (serie CL) lieten zich practisch evenver rekken, niet-

tegenstaande de last varieerde in de verhouding 1 : 2 : 4 (6,1 c.M. met 5 gr. en 6,3 c.M. met 10 of 20 gr., terwijl de deviatie ± 0,4 ± 0,6 en ± 0,7 was). Evenzo lieten voeten van ± 6 en ± 7 gr. zich practisch juist op de „plaatlengte" rekken n.l. 6, 7 en 6,8 c.M. Er bestaat geen verband met de verhouding tussen last en grootte van de voet, noch met de tijd, gedurende welke gerekt is. Soms gaat het steile traject met een korte bocht (dus na korte tijd) in draagtonus over. In andere gevallen is er een geleidelijke overgang, totdat dragen volgt, maar vaak blijft dit dragen uit. *Dat wijst er op, dat de snelheid van rekking invloed heeft op de kans, draagtonus te verkrijgen.*

10. *Er is geen verschil gevonden tussen het niveau van de Zentral- en dat van de Muskel-Konstanz. Wel is de wijze, waarop het dragen intreedt, verschillend.* Dat blijkt, als de gegegevens betreffende het steile traject worden gegroepeerd als volgt:

Tabel 5.

Last	5 gr.	10 gr.	20 gr.	
Serie CH	4 v. d. 5	3 v. d. 5	geen v. d. 5	negatief
CK	1 „ „ 3	1 „ „ 3	geen „ „ 3	„
CL	3 „ „ 5	1 „ „ 4	1 „ „ 8	„
CN	—	—	geen „ „ 18	„
totaal	8	5	1	negatief
	4		7	onduidelijk
	1	7	26	positief
Groepstotaal	13	12	34	

negatief = zonder steil traject. positief = met steil traject.

Het blijkt, dat aan Muskelkonstanz slechts in ongeveer 8 % ($^1/_{13}$) der gevallen het steile traject vooraf gaat; bij de Zentralkonstanz ziet men zulks in ongeveer 77 % ($^{26}/_{34}$) der gevallen. De last van 10 gr. bleek te dien opzichte een intermediaire rol te spelen: 58 % ($^7/_{12}$) positief. Men zou deze tegenstelling kunnen toeschrijven aan de grotere betekenis der wrijving in het apparaat in verhouding tot de last van 5 gr. Dat is m.i. niet de beheersende factor: met 5 gr. last komen de opeenvolgende herhalingskrommen steeds hoger te liggen, met 20 gr. last telkens lager. De wrijvingsfactor heeft echter een constante verhouding tot ieder van die twee lasten, en daaruit is dus geen gang in de

verandering der rekkingsreactie te verklaren.

Wij komen dus tot de conclusie, *dat het spierzenuwpraeparaat mèt pedalia op een last van 5 gr. anders reageert dan op een van 20 gr., maar dat verschil beperkt zich tot het traject, dat aan het bereiken van het draagniveau voorafgaat.*

Het verschijnsel van de draagtonus komt wellicht overeen met dat van de *„feste Länge"* van *von Uexküll.* We zullen zien, dat de mogelijkheid, om het draagniveau op plaatlengte te verkrijgen, evenals die, om de „feste Länge" te zien optreden, afhankelijk is van de tonusspiegel bij het begin van de rekking. Die spiegel is namelijk bij de Helix-voet experimenteel te verhogen of te verlagen; daarmee gepaard verschijnt of verdwijnt het dragen op de plaatlengte. Bij tonusrijke voeten trad de draagtonus vaak voor het bereiken der plaatlengte op; in enkele gevallen bleek het niveau dan overeen te komen met de lengte, die de voet had, toen het dier kroop of tegen de wand van het aquarium zat (vgl. Pl. VI, proefobject CP^V en beschrijving punt 15).

Ons restte nu de taak, onze conclusie, dat het spierzenuwpraeparaat met pedalia specifiek reageert naar gelang van de grootte van de last, met behulp van het experiment te verifiëren. Wij kunnen de beschrijving van die proeven het best laten volgen, nadat een aantal gegevens omtrent de eigenschappen van het proefmateriaal zijn meegedeeld.

VERSCHILLENDE TONISCHE GESTELDHEID BIJ DE SLAKKEVOET.

11. Zolang men zich bij het tonusonderzoek aan de slakkevoet kon beperken tot qualitatieve verschillen in de rekkingsreacties — waardoor bepaalde reactietypen te onderscheiden waren — had men er geen hinder van, dat de reacties van hetzelfde type quantitatief meer of minder uiteen liepen. Bekend was, dat de voorgeschiedenis van het proefmateriaal invloed op de resultaten heeft (*Brocklehurst 122*) en er zijn verschillende voorschriften gegeven (vgl. *v. Swinderen 51*), om — zo veel mogelijk — eenheid van het materiaal te bevorderen. Deze eenheid is wel te verkrijgen, maar als men zijn conclusies wil trekken uit de vergelijking van rustkrommen, moet men zich eerst vergewissen omtrent de samenstelling van het proefmateriaal. Hierbij is het mij opgevallen, dat de resultaten, verkregen na gelijke voorbehandeling, van een betrekkelijk groot aantal objecten van gelijke herkomst en grootte, in twee groepen uiteen vallen.

WAARNEMINGEN. BETREFFENDE DEZE TWEE GROEPEN AAN RUSTKROMMEN VAN VOETEN ZONDER GANGLIA.

12. Men kan zulke verschillen in tonische gesteldheid zien aan de krommen van proefserie BC (Pl. IV): er is afwijking van twee gemiddelden. De ene groep is tonusrijker (I, II, VII, VIII), dan de andere (IV, V, VI, IX). Binnen de twee groepen stemmen de krommen duidelijk met elkaar overeen, zonderdat het door rekking afgelegde traject steeds in een zelfde verhouding staat tot de lengte, die de voet door de rekking heeft verkregen (tabel 2). Wij wezen er reeds op, dat wij moeten aannemen, dat bij de slakkevoet de tonus op iedere willekeurige lengte een bepaalde rustspiegel bereikt en dat die wordt gehandhaafd. Alleen is er bij waarneming aan een voldoend aantal objecten verschil in gesteldheid — in twee groepen (twee verschillende rustspiegels) — te onderscheiden. Zo waren er bij vermelde proefserie twee te onderscheiden. (Ook bij Serie BC I, II en IV tegenover VI en VII). Dat zulk een tonusspiegel voor iedere slakkevoet individueel een realiteit is, is gebleken uit het streven naar herstel van de rustspiegel, indien de tonusspiegel door verlies of productie was gewijzigd (VI, 15).

12. Hier valt ook nog de verandering van de tonusspiegel door rekking van een tonusarme voet zonder ganglia in herinnering te roepen (vgl. VI, 28). Men treft zulke tonusarme objecten voornamelijk in de wintermaanden aan. Er zijn dus naast de *individuele verschillen* in tonische gesteldheid ook *seizoen-tegenstellingen* te onderscheiden. Deze beperken zich niet tot het rekkingstype. De contractie verloopt bij tonusarme voeten veel sneller dan bij zulke, met trage rekking en na ontlasting is de herverkorting aanzienlijker, vooral bij voeten mèt pedaalganglia. Die over een groter traject lopende herverkorting is door *Maas* vergeleken met de elastische nawerking, zoals die bekend is van plastische stoffen. Het is, alsof de viscositeit vooral bij voeten zonder ganglia samentrekking en herverkorting smoort. Dieren met pedaalganglia kunnen deze viscositeit naar behoefte wijzigen.

13. Vermoedelijk is het gebrek aan tonus, dat vooral bij de (ingekapselde) winterslakken voorkomt, een gevolg van een gemis aan adaequate prikkels, die de slak uit de omgeving behoren te bereiken. Waarschijnlijk heeft *von Uexküll* met iets dergelijks te maken gehad, toen hij Sipunculus geheel verslapt aantrof, als de wormen in hun U-vormige gangen van de buitenwereld afgesloten waren. Aan deze verschijnselen is een argument te ontlenen, voor de opvatting dat ook de viscosoïde tonus, als weerstand tegen rekking het residu van een door reflex opgewekte langzame contractie is.

WAARNEMINGEN, BETREFFENDE VOETEN MET PEDALIA.

14. Het is ook mogelijk, tonusarme en tonusrijke proefobjecten naar hun gedrag bij de praeparatie te onderscheiden. Het resultaat van de rekking bevestigt meestal de klassificatie, welke men tevoren had gemaakt (statistiek over 55 objecten).

Weinig frequent was bij deze proeven omtrent de draagtonus het volgende reactietype: steil traject, maar geen dragen. Het werd twee maal (op de 55 gevallen) waargenomen en wel uitsluitend bij proeven met 20 gr. last en bij als tonus-arm geklassificeerde objecten (CH^{X} en CN^{IV}). Vermoedelijk hebben de pedaalganglia de lage tonus, welke er bij het begin van de rekking was, nog eens dermate verminderd, dat de draagtonus niet meer kon optreden.

Bij de rekking met kleine last is het steile traject bij objecten met pedalia weinig frequent; maar ook met zwaardere lasten kan het ontbreken. Zeldzamer blijft vervolgens de draagtonus uit. Ik nam dat bij het onderzoek naar het draagniveau drie maal waar (CH^{XIV}, 10 gr. last; CL^{II}, 5 gr. en CL^{IX}, 20 gr.) op de 55 objecten en wel uitsluitend bij als tonusrijk gequalificeerde voeten. Zo rijst weer de vraag, *of er verband bestaat tussen beide afwijkingen* (ontbreken van steil traject en draagtonus), m.a.w.: *of de rekkingssnelheid invloed heeft op de tonusproductie.*

EXPERIMENTELE VERANDERINGEN VAN DE TONISCHE GESTELDHEID.

15. Nadat de aan onderscheidene voeten vast te stellen individuële verschillen in tonusspiegel zijn besproken, kunnen wij over gaan tot de beschrijving van een aantal proeven, waarbij getracht werd een tonus-arme voet met pedaalganglia door herhaalde rekking met kleine last tonusrijk te maken en tonusrijke objecten door rekking met een grote last tonus-arm. Ik laat de beschrijving van een vijftal proeven volgen (Pl. VI):

Proefobject CB^{III}. Last 10 gr.; deze last neemt gewoonlijk een intermediaire plaats in, zoals wij zagen (punt 10). Aan de rustkromme zien wij in het begin twee pogingen om draagtonus te geven („neuzen"), maar het typische dragen kan eerst aan het einde van kromme 1 optreden. De 2e kromme geeft de neuzen in versterkte mate en de draagtonus komt op hoger niveau, nadat de voet eerst heeft meegegeven tot het punt, waar de rustkromme een contractie gaf. Wij kunnen aannemen, dat bij dit tonusniveau de vaste lengte in het spel is (deze proef werd genomen, voordat bekend was, waardoor het niveau van de draagtonus bepaald is). Bij de 3e kromme zijn de neuzen nog sterker en het steile traject gaat verloren; de draagtonus komt direct bij het niveau van kromme 2. *Wij kunnen dus zeggen, dat de voet tonus-arm was* (geen dragen in 1) *en dat de last van 10 gr. werkt als een „geringe" last:* de tonus neemt door herhaling van de rekking toe, waardoor het verschijnsel van de vaste lengte kan optreden, de neuzen meer opvallen en het steile traject verdwijnt.

Proefobject CP^{II} vertoont dezelfde begintoestand als het vorige object en reageert op een last van 5 gr. in nog sterker mate door toename van tonus: de plaatlengte was 6,8 c.M. (zie pijl); de rustkromme poogt bij 7.3 draagtonus te geven, maar dat gelukt niet. De 2e kromme geeft wel draagtonus, direct bij de vaste lengte; de 3e geeft geen steil traject meer, maar ook geen duidelijke draagtonus binnen 10 min.

Proefobject CP^{I} heeft een matige tonus en de last van 5 gr. brengt de 2e kromme niet boven de rustkromme. Het lag dus voor de hand, dat de last van 10 gr. de tonus zou verlagen en die verwachting bleek juist te zijn: de 3e kromme geeft nog draagtonus ter hoogte van de plaatlengte (6.3 c.M.), maar herhalingskromme 4 kan dat al niet meer: de vernietiging van tonus wint het.

Proefobject CQ^{I}. De rustkromme geeft met 5 gr. de draagtonus bij de vaste lengte (6¼ c.M.). Met 10 gr. blijft het dragen uit (no. 2), maar er is toch duidelijk een omslag en hoge weerstand tegen rekking. Met 20 gr. last (no. 3) wordt de vaste lengte overschreden, nadat een contractie was opgetreden bij de lengte, waarbij het niveau van de vaste lengte lag.

Proefobject CP^{V}. De last van 10 gr. is vrijwel indifferent: de 2e kromme valt steiler, maar blijft op hetzelfde niveau van de rustkromme, met draagtonus boven plaatlengte (5,7 in plaats van 6,7). Toen was te verwachten, dat 5 gr. toeneming van tonus zou geven: de 3e en 4e kromme liggen hoger en het steile traject verdwijnt (in no. 4 het meeste). Nadat met behulp van 20 gr. de tonus was vernietigd — kromme 5: steil traject en dragen bij 7,7 — werd gepoogd, door rekking met 5 gr. de tonus te herstellen. Kromme 6 heeft geen steil traject en duidelijk tweemaal tijdelijk meer weerstand (bij × en bij *); de 7e kromme doet hetzelfde, maar bij × met meer succes en de vaste lengte ligt daar ook; de 8e kromme geeft reeds bij 5.3 een contractie, vervolgens ruim 1 min. draagtonus bij 5,7. De tonus is dus toegenomen, maar nog lager dan bij de krommen 3 en 4. Werd nu opnieuw met 10 gr. belast, dan moest de 9e kromme van minder tonus getuigen dan 1 en 2, wat ook het geval bleek te zijn. Evenzo kwam kromme 10 met 20 gr. weer lager dan no. 5 te lopen.

SAMENVATTING.

16. Uit de hierboven beschreven resultaten blijkt wel duidelijk, dat alleen met een bepaalde „indifferente" last congruente herhalingskrommen zijn te verkrijgen, waarbij de invloed der pedaalganglia zich ook herhaalt: het steile traject, gevolgd door de draagtonus en deze laatste daarbij op hetzelfde niveau. Maar bij dit reactietype bleken dan onvermijdelijk twee andere te behoren: een rekking met grotere last brengt de herhalingskrommen telkens lager, de rekking met kleinere last brengt ze omhoog. Dat wil dus zeggen, dat bij „indifferente last" de tendenz tot tonusverhoging en die tot tonusvernietiging met elkaarin evenwicht zijn gebleven, terwijl bij „grotere last" de tendenz om tonus te

vernietigen, bij „geringe last" de tendenz om tonus te verhogen overheerst.

Welke last indifferent is, is niet te voorspellen, want dat houdt geen verband met de tonusspiegel alleen. Wèl blijkt uit het onvermogen tot het geven van draagtonus de tonus-armoede, die is op te heffen door rekking met kleine last. Bij dat herstel heeft de voet klaarblijkelijk een zekere praedispositie, om op bepaalde niveau's een poging tot dragen van de last te wagen. In het geval van object CP^{V} is dat achtereenvolgens bij de kruiplengte en bij de plaatlengte; het herstel begint van onder af aan en kruipt, evenals de neuzen, omhoog bij herhaalde rekking. Bepaalde absolute lengten leven dus als het ware in de „herinnering" van de spier voort. Afwijkingen van de plaatlengte kunnen dus worden toegeschreven aan tonus-armoe òf aan tonus-rijkdom, terwijl dan „oude", vaak niet controleerbare, „herinneringen" de plaats van de plaatlengte innemen. Is een dergelijke lengte te voren gepasseerd, dan vertoont de voet vaak neiging, alsnog naar dat niveau terug te keren en daar vervolgens draagtonus te geven (Pl. V CB^{I}, Pl. VI CB^{III}).

Onafhankelijk van de tonusspiegel, blijkt de tonusvernietiging zich van een voor ieder object bepaalde grenslast af — en voor grotere lasten in versterkte mate — ook tijdens de rekking te doen gelden.

BESCHOUWING DER RESULTATEN.

MOTORISCHE TETANUS EN VISCOSOïDE TONUS.

17. Wij komen eerst tot de vraag, wat de met pedaalganglia verkregen resultaten betekenen ten aanzien van de in 1933 (*74*) ontwikkelde zienswijze: m.a.w. of de draagtonus nog iets te maken heeft met de motorische tetanus. Natuurlijk kan er bij draagtonus niet uitsluitend sprake zijn van viscositeit, tenzij dan oneindig hoge viscositeit, welke aan de rekkingskromme niet direct van elastische spanning is te onderscheiden. Verhogen wij echter de last tijdens het dragen, dan is de reactie niet elastisch: er volgt irreversible rekking (zie de krommen 2 en 3 van CQ^{III}, Pl. V, waar bij + de last van 5 gr. is verdubbeld). Nu wij de rol van de drempeldruk hebben leren kennen, zijn zulke schijnbaar elastische reacties tegelijk geanalyseerd: vergroting van de

last brengt de vernietiging van tonus op de voorgrond. Het mechanisme van de draagtonus moet dan ook herleid worden tot de top van de *langzame* contractie, welke juist zoveel spanning ontwikkelt, dat de last geheven of gedragen wordt. Aan iedere vergroting van de last moet plastisch worden meegegeven.

Ook de invloed van warmte en koude pleit niet voor de opvatting, dat motorische tetanus de rekkingsverschijnselen gaat beheersen. Hogere temperatuur voorkomt het stijgen van het draagniveau der opeenvolgende herhalingskrommen — tot welke stijging de Muskelkonstanz op zich zelf neiging vertoont — en accentueert de verlaging van het draagniveau der Zentralkonstanz. Afkoeling bevordert juist de verhoging van het Muskelkonstanz-niveau en doet de daling van het draagniveau der herhalingskrommen, welke de Zentralkonstanz op zich zelve te zien geeft (temperatuur constant), verdwijnen; het niveau komt echter niet hoger dan plaatlengte.

DE INVLOED VAN SNELLE REKKING OP DE DYNAMISCHE COMPONENT.

18. In de tweede plaats komen wij terug op de vraag, of de snelheid van rekking invloed heeft op de tonusproductie. Hierboven bleek ons reeds enige keren de mogelijkheid hiervan:

A. *Bij voeten zonder ganglia.*

1° Als de temperatuur constant werd gehouden, maar de opeenvolgende krommen toevallig telkens steiler waren — d.w.z. als er onvoldoende herstel was van de statische component —, vertoonden die opeenvolgende krommen de „omslag" duidelijker, waarna iedere kromme vlakker verliep dan de voorafgaande. Dientengevolge snijden zulke krommen elkaar na die omslag.

2° Als de temperatuur werd verhoogd; dan werden echter twee factoren tegelijkertijd gewijzigd: a. de statische viscositeit werd verlaagd door de warmte, waardoor de kromme in het begin steiler verliep dan bij lager temperatuur; b. de dynamische component (langzame contractie) van de viscosoïde tonus werd door warmte begunstigd, waardoor dit op zich zelf reeds de onderlinge overkruising der krommen ten gevolge kon hebben.

B. *Bij de voeten met pedaalganglia,* welke na de belasting geen steil traject gaven, bleef de omslag soms uit en werd geen

draagtonus ontwikkeld. Wij zouden daaruit dus kunnen opmaken, dat er verband bestaat tussen het steile traject en draagtonus. Maar ook hier zijn er weer twee factoren tegelijk in het spel: de pedalia verlagen de tonusspiegel, waardoor na de belasting meestal een steil traject volgt. Bovendien is de draagtonus karakteristiek voor de voeten, welke nog pedaalganglia bezitten, zodat hun aanwezigheid alleen reeds aansprakelijk kan worden gesteld voor de draagtonus na de omslag.

Wij zien dus in de twee laatstgenoemde gevallen (A 2° en B) dezelfde combinatie van verschijnselen optreden: steil traject en draagtonus. In hoeverre die overeenstemming het wezen van de zaak betreft, dan wel slechts schijn is, zal nader worden besproken.

19. Toch valt er nog een aantal verschijnselen te beschrijven, welke de zienswijze steunen, dat snelle rekking per tijdseenheid meer tonus geeft, dan trage. Bij voeten met pedalia volgt het myogram de kromme van een voet zonder ganglia des te langer, naarmate de spier eerder en vaker de rekking door dragen of samentrekking onderbreekt. Men vergelijke daartoe op Pl. VI de krommen van de series G. Zo begunstigt het handhaven van een bepaald niveau een doorbraak van dat niveau, dus voortzetting van de rekking (zie CB^{I} na de 4e min. en CC^{IV} kromme 8, Pl. V). — Overigens valt hier te wijzen op een verschijnsel bij de rhythmische contracties, die vaak spontaan optreden bij voeten met pedalia: zijn de dalende takken van het myogram steil, dan komen de opeenvolgende basispunten telkens hoger te liggen; in het andere geval gaat het stap voor stap omlaag. — Verder vertonen de rustkrommen van voeten zonder ganglia soms schommelingen in plaats van een gelijkmatige vermindering van de helling: de wijziging in rekkingssnelheid, die immers afneemt, heeft vermeerdering van de invloed van het tonusverbruik ten gevolge; de spier, geeft vervolgens meer mee, de weerstand neemt weer toe en de helling van de kromme neemt af; zulk een afwisseling keert dan periodiek terug (BB^{II} Pl. I) en geeft oscillaties in de weerstand tegen rekking.

DE DRAAGTONUS.

Perifere draagtonus, Zentralkonstanz en Muskelkonstanz.

Draagtonus is dus het verschijnsel, dat een bepaalde last aan het tonusniveau geen verandering te weeg brengt. Daar iedere visqueuse weerstand door elke last wordt overwonnen, mits voldoende tijd wordt gelaten, moet tijdens de betreffende spiertoestand de dynamische component actief zijn: er wordt spanning ontwikkeld.

De draagtonus treedt op:

A. Bij voeten zonder ganglia na voorafgaande rekking en samentrekking, mits de statische component van de viscosoïde tonus bij die samentrekking in ontoereikende mate is hersteld.

B. Bij voeten met pedaalganglia, zonderdat er sprake is van vernietiging van oude tonus.

A. PERIFERE DRAAGTONUS.

20. De wijziging in de verhouding tussen statische en dynamische component bereikt men bij Helix, indien men de voet zich laat samentrekken tegen een geringe uitwendige weerstand. In dat geval kan warmte de weerstand — door het restant van de statische tonus als viscositeit geboden — dermate verlagen, dat wij het steile traject verkrijgen. Het langzame stelsel sorteert het duidelijkst effect, als tengevolge van de rekking het tonusniveau aanmerkelijk daalt. Dan reageert de slakkevoet met verhoging van de tonusspiegel, hetgeen blijkt uit het optreden van draagtonus (Helix) of van tonische contractie (Helix en Aplysia), na voorafgaande „omslag". Warmte begunstigt de dynamische component.

Biedt de statische component voldoende weerstand, dan gaat de dynamische schuil achter verschijnselen, die uiterlijk overeenkomen met die, welke rekking van plastische stoffen uit de niet-levende natuur begeleiden.

Op den duur wordt de jonge tonus gefixeerd en is dan moeilijk aantastbaar: de perifere draagtonus werd door een langdurige pauze, ingeval van intermitterende rekking niet verminderd.

B. CENTRAALTONUS.

21. Bij voeten met pedalia geven deze ganglia meestal het steile traject. Ook zonder voorafgaand steil traject treedt echter draagtonus op. De weerstand, door de statische component geboden, behoeft daartoe dus niet door warmte te worden verzwakt. Evenals bij de perifere draagtonus moet de dynamische component de uiteindelijke overwinning van de visqueuse weerstand verhinderen. Warmte blijkt voor deze vorm van draagtonus niet gunstig te zijn: het niveau daalt (Zentralkonstanz) of de verhoging daarvan blijft uit (Muskelkonstanz), vergeleken bij de wijzigingen in het niveau, bij constant gehouden temperatuur.

Dat de statische component nog in belangrijke mate aanwezig is, blijkt uit de verschijnselen na afkoeling: het niveau daalt niet (Zentralkonstanz), terwijl bij constante temperatuur aan herhalingskrommen wèl daling is waar te nemen. De aanwezigheid der pedaalganglia moet dus aansprakelijk worden gesteld voor het optreden van draagtonus, ofschoon geen der voorwaarden is vervuld, waaraan door de periferie moet zijn voldaan, om het verschijnsel te doen optreden.

Wel valt er nog te wijzen op verschillen tussen de Zentralkonstanz — als de last groot is — en Muskelkonstanz — ingeval de last klein is:

1°. **Zentralkonstanz.**

22. Zentralkonstanz treedt in de regel op na een steil traject (doch ook wel zonder dit). In ieder geval is Zentralkonstanz evenals de perifere Konstanz een reactie op een tekort aan tonus, echter — zoals wij zeiden — met dit verschil, dat bij Zentralkonstanz niet een hogere temperatuur, maar aanwezigheid der ganglia moet worden aangemerkt als oorzaak, die de dynamische factor opwekt. Dat de statische component hierbij echter nog steeds overheerst, blijkt uit het feit, dat door hogere temperatuur de tonische weerstand wordt verminderd. De dynamische factor is dus niet in staat, dat verlies te compenseren (die factor zou juist door *koude* moeten worden aangetast — Aplysia, *Jordan* —). Een „rempauze" kan de Zentralkonstanz vernietigen. Misschien is ook dat een steun voor de opvatting, dat de Zentralkonstanz een reactie is op het verlies van tonusniveau door rekking.

2° **Muskelkonstanz.**

23. Muskelkonstanz treedt op bij aanwezigheid der pedalia en bij lage last. Zij is klaarblijkelijk geen reactie op snel tonusverlies b.v. door belasting. Daarmee houdt het feit, dat deze Konstanz zich tegen lange „rempauzen" (in tegenstelling met Zentralkonstanz) handhaaft, klaarblijkelijk verband. Dientengevolge slaagt de halfdierproef niet, als een te kleine last wordt gebezigd.

24. Zowel Zentral- als Muskelkonstanz komen dus door de

pedaalganglia tot stand. Met de perifere draagtonus hebben zij — blijkens enige voorlopige, desbetreffende proeven dienaangaande — het niveau van de plaatlengte gemeen (zie Pl. V, CB[I], krommen 7 en 8). In hoeverre het niveau mede door de ganglia is bepaald, is aan de hand van de resultaten niet uit te maken. Zowel door prikkeling van de periferie als door prikkeling van het centrum blijkt het niveau gebroken te kunnen worden. Blijkens enige proeven, die in deze richting werden genomen, bleken periferie en centrum dermate een eenheid te vormen, dat een nadere analyse — indien mogelijk — een speciaal onderzoek zou eisen.

Wij vatten Zentral- en Muskelkonstanz als centraaltonus samen, omdat in beide gevallen de pedaalganglia een rol spelen. Wij weten echter niets aangaande de vergelijkbaarheid van het mechanisme van de invloed dier ganglia op beide vormen van Konstanz.

BIOLOGISCHE BETEKENIS.
DE DREMPELDRUK.

25. De biologische betekenis der beschreven resultaten springt onmiddellijk in het oog. Stel, dat het dier enige tijd een bepaalde houding heeft gehad; hetzij dat het zich geheel in het huis had teruggetrokken, hetzij dat het zich met de kruipvoet over een bepaalde lengte had vastgezet. Veronderstellen wij verder, dat de druk, tijdens rust op de huidspierzak uitgeoefend (turgor), beneden de grensdruk ligt en dat het dier het huis gaat verlaten, of het kruipvlak door strekking van de voet vergroten. De slak zal dan door plaatselijk samen te trekken bloed (en ingewanden) verplaatsen en daardoor elders meer druk op de spiermassa doen ontstaan. De weerstand tegen rekking was relatief laag, want de pedaalganglia zijn aanwezig. Zou de huidspierzak nu reageren met een snelle rekking overeenkomstig het steile traject, zoals zich dat bij de typische centraal-tonus-kromme voordoet, dan zou het dier plotseling het huis verlaten of zou de kruipvoet plotseling langer worden. Dat gedrag zou niet stroken met de door mij verkregen resultaten. Tot aan de „grensdruk" is er een aanzienlijke weerstand en waarschijnlijk neemt die aanvankelijk toe: bij geringe last overheerst de tendenz tot tonus-

verhoging. De druk zal dus toenemen, maar het dier komt niet het huis uit noch wordt de voet langer.

Er kan ook draagtonus optreden, maar die is niet blijvend (*49*, 120) en de weerstand wordt in ieder geval opgeheven, zodra de grensdruk in zekere mate is overschreden: de vernietiging van tonus wint het dan, totdat opnieuw een draagniveau is bereikt. Aldus zien wij — in stee van schoksgewijze bewegingen over bepaalde trajecten — geleidelijke beweging. Zo is op bepaalde niveau's de draagtonus door de tonusspiegel gewaarborgd. Waar die niveau's liggen, houdt verband met de lengten door het dier bij voorafgaande houdingen ingenomen of bij voorafgaande strekkingen bereikt, aan het einde van welke strekkingen nog geen draagtonus opgetreden behoeft te zijn.

Is de draagtonus eenmaal ingetreden, dan kan die passief worden overwonnen, doordat bij gelijkblijvende druk en constant niveau de pedalia de tonusspiegel verlagen — wat als het ware hun continu bedrijf is — en doordat dezelfde druk de weerstand opnieuw overwint. Daarnaast kan spontaan de draagtonus worden vernietigd, doordat plotseling de invloed der pedalia verhoogd wordt; hij kan bovendien spontaan worden overwonnen, doordat de motorische samentrekking plotseling de druk verhoogt.

Ook zonder spontaniteit is het resultaat hier dus een oscillatorisch verloop van de weerstand tegen rekking, welk verloop echter tegenover de oscillaties van de periferie (punt 19) — *zij het betrekkelijk geleidelijk* — telkens in uitersten over gaat: van draagtonus tot steil traject en vervolgens weer tot draagtonus, enz. De slakkevoet met pedaalganglia beschikt dus over een grotere variatie-breedte der tonische bewegingen dan de periferie en dat is biologisch beschouwd een voordeel: de slak kan naar omstandigheden snel van uitersten gebruik maken, maar deze ook temperen — hetgeen door het spierzenuwpraeparaat met pedalia reeds is verzekerd.

In verband met het voorgaande, willen wij herinneren aan het feit, dat bij Aplysia geen draagtonus, in welke vorm ook, is waargenomen. Dit kan verband houden met het feit, dat bij in

water levende vormen de dynamische component op de achtergrond kan blijven (vgl. Hst. VI, 31).

Dat bij Ciona intestinalis, die ook in het water leeft, toch centraaltonus is verkregen, kan in correlatie staan met het feit, dat de turgor van dit dier niet statisch is, als is de inhoud afgesloten binnen de huidspierzak. *Jordan* (73) heeft aangetoond dat door de schommelende druk van de water*stroom*, die door de ingestiesipho naar binnen komt (actief, met behulp van de trilharen) de tonusspiegel op peil wordt gehouden. Draagtonus heeft de hoeveelheid binnendringend water te beperken. Hiervoor zorgt het ganglion.

TONUSSPIEGEL EN TONUSNIVEAU.

26. Tijdens het leven van de slak is het verschijnsel van de drempeldruk dus van niet minder belang, dan tonusspiegel en tonusniveau. Is de binnendruk relatief laag, d.w.z. is het motorische stelsel in rust, b.v. tijdens de winterslaap, dan komt de slak het huis niet uit. Ook de eerste drukverhoging b.v. door motorische samentrekking, welke slechts als begeleidend verschijnsel van andere activiteit tot stand komt, brengt de slak nog niet naar buiten: de Muskelkonstanz houdt vast en komt desnoods op hoger niveau. Moet de motorische contractie het uitkruipen teweeg brengen, dan krijgt men na overschrijden van de drempeldruk tenslotte een snel meegeven. — Hetzelfde valt op te merken ten aanzien van iedere wijziging van de lengte van de kruipvoet. Beweegt de slak zich voort over het vlak, dat hem draagt, (b.v. over de grond kruipende), dan kan de drempeldruk laag zijn. Hangt het dier aan het kruipvlak, heeft het zich b.v. vastgezogen aan een opstaande wand, dan moet de drempeldruk het gewicht van huis en ingewandszak te boven gaan, anders laat het dier zich door die last rekken. Verder is het kruipvlak zo groot als het tonusniveau toelaat, maar de tonusspiegel moet draagtonus geven.

Bij de periferie is er een zeer bepaalde tonusspiegel, welke de voet steeds weer tracht te herstellen, door tonusproductie of tonusverbruik (zie Hst. VI). Er moet dus een instantie zijn (pedaalganglia), welke de spiegel naar behoefte wijzigt: zie *Jordan's*

onderzoek. *Maar bovendien moeten spiegel, drempel en niveau onafhankelijk van elkaar gewijzigd kunnen worden.* Welke factoren het niveau en — ten behoeve daarvan — de spiegel beheersen, blijkt uit mijn resultaten (zie Samenvatting sub. IV).

De resultaten van het onderzoek van *Jordan* brachten de onderscheiding van tonusspiegel en tonusniveau nog niet naar voren. *Jordan* behandelde de verschijnselen, betreffende de tonusspiegel, dan ook als tonus, zonder meer. Het is mij mogen gelukken aan te tonen, dat de tonus bij de slakkevoet wordt bepaald door de tonusspiegel en het tonusniveau gezamenlijk.

HOOFDSTUK VIII.

SLOTBESCHOUWINGEN.

TONISCHE EIGENSCHAPPEN VAN SKELETSPIEREN EN VAN DE GLADDE SLAKKESPIEREN.

Het verschijnsel der coacervatie als grondslag ener hypothese ter verklaring van tonische weerstand en de wijziging daarvan.

Het parallelisme tussen de door mij aan de slakkevoet waargenomen verschijnselen, en die, welke *Wachholder* en zijn medewerkers van de tonische skeletspier hebben beschreven, is met nog een punt uitgebreid: er is verschil in tonische gesteldheid te onderscheiden en deze gesteldheid is veranderlijk — in de natuur in verband met het jaargetijde, in het laboratorium experimenteel.

Bij de skeletspier was de verandering in de eerste plaats met behulp van een humorale factor (zomer-Ringer tegenover winter-Ringer) te weeg te brengen (Rana — 95, 101, 102, 103). Verder kwam het tonische type ook tevoorschijn, als er degeneratie van het spierzenuwpraeparaat in het spel was. Dit laatste was voor *Bremer c.s.* aanleiding om aan het door *Wachholder* bestudeerde verschijnsel slechts zeer bijkomstige betekenis voor de tonus van de skeletspier toe te kennen. Hoogstens kan er huns inziens sprake zijn van het z.g. pseudomotorische stelsel (acetylcholine ←→ adrenaline) (*Vulpian, Heidenhain, Bacq, Orbeli*), waarvoor de dwarsgestreepte spieren eerst door degeneratie gesensibiliseerd zouden worden. — Hiertegenover valt echter aan te voeren, dat bij de nabootsing van de invloed der jaargetijden, toch van geen kunstproduct of degeneratie sprake kan zijn. O.i. heeft men dan ook te doen met een myogene component der tonusverschijnselen, welke algemener aandacht verdient, dan er tot nu toe aan te beurt valt (vgl. ook *De Boer* en de autotonus — *Noyons* —).

Ook het bezwaar van *Bremer* tegen de opvatting van *Samojloff* en *Kisseleff* heeft na de resultaten van *Wachholder* aan kracht verloren: tijdens acetylcholine-contractuur is de plasticiteit

van de skeletspier ook 15 %, zoals voor de lenghthening-reaction vereist zou zijn.

Dat inderdaad myogene eigenschappen bij deze tonische verschijnselen van skeletspieren een zeer belangrijke rol spelen, blijkt wel uit het feit, dat *Wachholder* er niet in slaagde met behulp van de ionenverhoudingen in de Ringer-oplossing en van de verschillende hormonen (104, 106) een uniform gedrag der onderscheiden skeletspieren te bewerkstelligen. Zo bleek de gesteldheid van de Deltoïdeus niet met behulp van de Ringer te wijzigen te zijn. Waar die tonische gesteldheid optreedt, is zij dus geen kunstproduct en openbaart zich derhalve een oorspronkelijke functie.

Wij willen terloops er op wijzen, dat er — wijl reeds de skeletspieren zich zo verschillend gedragen — stellig reden bestaat, zich voor generalisering der conclusies te wachten, indien het de gladde spieren betreft; zowel indien die generalisering de eigenlijke functie, als wanneer zij de oorzaak van deze zou aangaan.

Wat de functie betreft, kunnen spiertypen met zeer verschillende causale eigenschappen soms tamelijk analoge prestaties hebben. Als voorbeeld diene de motorische spier van Hirudo en de plastische spier van Actinoloba: beide dragen na contractie het gewicht, hetwelk zij contraherende getild hebben (vgl. IV, 3 en VI, 22b): de reactie op de last, als oorzaak van dit verschijnsel, berust in beide gevallen stellig niet op een zelfde grondslag.

Een tweede vraag is, of in heterogene spiertypen in alle gevallen de oorzaken zo verschillend zijn, als wij zulks op dit ogenblik nog aannemen. Zouden de voor acetylcholine gevoelige spieren de weerstand, die *Wachholder* contractuur noemt, niet misschien ook danken aan de (colloïdale) toestand der spiereiwitten? Wij durven deze vraag alsnog niet bevestigend beantwoorden en zullen, wat de hypothetische oorzaak van dergelijke weerstand betreft, ons in hoofdzaak tot de slakkespier beperken, slechts hier en daar verwijzende naar *Wachholder*'s resultaten.

Jordan schreef de viscosoïde tonus toe aan een residu van een door reflex opgewekte activiteit van de spier. Bij veranderingen in die spiertoestand was het alsof hydratatie en dehydratatie een rol speelden.

Vooral dank zij de vorderingen op het gebied van de colloïdchemie (*Bungenberg de Jong* en *Kruyt*) kunnen wij wijzen op een verschijnsel, coacervatie, waarbij veranderingen der spiercolloïden in lading en in hydratatie en in hun viscositeit in onderlinge wisselwerking staan. Wij hebben daarbij in het algemeen met reversibele processen te doen. Daarbij zijn twee colloïden met tegengestelde lading (complex coacervatie) in het spel of slechts één colloïd, waarbij (polyvalente) electrolyten ladingstegenstellingen geven (autocomplex-coacervatie). De deeltjes oefenen krachtens de lading aantrekking op elkander en op het omringende water. De watermantels zullen zich echter verzetten tegen de tendenz, de deeltjes elkaar te doen naderen. In die strijd kan dit streven (elkaar te naderen) worden gesteund door verschillende stoffen, welke in de natuur voorkomen en reeds in zeer kleine concentraties werkzaam zijn. De coacervatie is echter weinig of niet reversibel, zodra lecithine als colloïd in geding komt.

Het zou niet verantwoord zijn, reeds nu ten behoeve van de verklaring van de tonische weerstanden dieper op het genoemde proces in te gaan. Wij volstaan daarom met de vermelding van enkele punten van overeenstemming met de gegevens van *Wachholder*, e.a., die voor ons deze betekenis hebben, dat zij ons betreffende de vertebraten-skeletspieren iets meer leren dan onze ervaringen aangaande de slakken over het chemisme van dergelijke verschijnselen, waarbij verandering van plastische weerstand in het spel is.

De colloïdale componenten zijn te zoeken in de spiereiwitten (myosinogeen en paramyosinogeen) en de lecithine der membranen. — De acetylcholine is in minimale concentraties werkzaam (grensconcentratie tot de verdunning $\frac{1}{10000000}$). — Verder heeft *Wachholder* gevonden, dat een gedeelte der verschijnselen (contractuur, neus van *Funke*) in geval van herhaling sneller tot uiting komt dan bij het eerste optreden, waaruit volgt, dat er een gedeelte van de verandering in de spiertoestand irreversibel is. — Bij de slakkevoet heb ik dit ook waargenomen.

Naast het probleem van het ontstaan en verdwijnen van weerstand, bestaat dat van de tonische verkorting van het „langzame stelsel". Met het oog hierop kan er op worden gewezen, dat aan het besproken colloïdchemische systeem (hier een gelvormig coacervaat) verkorting in het leven is te roepen. Maar tot een hypothetische verklaring van de *dynamische* verschijnselen zijn wij nog niet gekomen.

Wij zouden voor de slakkevoet in het bijzonder de hypothese als volgt nader willen uitwerken:

De viscositeit der spiermassa van de slakkevoet wordt bepaald door een stof, die de viscositeit kan veranderen door middel van coacervatie. Die stof wordt in de spier afgescheiden, indien het tonus-evenwicht is verstoord. Het tonusverbruik zou tot stand kunnen komen door een enzymatische afbraak (vgl. de splitsing van acetylcholine — *Ammon, 108*). Het evenwicht, dat ontstaat tussen productie en verbruik, is de tonusspiegel van de spier in rust, als stationnaire toestand.

De gestelde hypothese is niet alleen in overeenstemming met de beschreven resultaten, maar houdt ook rekening met de onderscheiding van twee fundamenteel verschillende functies, die een verkortingstoestand kunnen handhaven: 1° de motorische contractie, die tetanus kan geven en 2° de tonusfunctie, met de productie van de viscositeit-regelende stof en welke functie niet zulke hoge eisen aan de stofwisseling stelt als de eerstgenoemde. Is die viscositeit-regelende stof in een bepaalde concentratie aanwezig (tonusspiegel), dan blijft de daarbij behorende graad van viscositeit gehandhaafd: alleen de productie kost energie, het handhaven niet. In geval van tonusverbruik moet dus steeds een geringe productie het verlies compenseren. De daarvoor benodigde energie is waarschijnlijk niet aan verhoogde stofwisseling waarneembaar. Dergelijke hulpstoffen werken immers in zulke geringe concentraties, dat zij practisch alleen door middel van de reactie van het biologisch object zijn aan te tonen.

Eén voordeel van deze hypothese boven alle andere, die zich beperken tot het aanvaarden van viscositeit zonder meer, is, dat wij daardoor het optreden van weerstandsschommelingen mede in ons hypothetisch beeld kunnen betrekken. Zonderdat er zichtbare verkorting optreedt, kan de spier zich bij bepaalde proeven in de toestand van toenemende of afnemende weerstand bevinden. Alsdan kunnen herhalingskrommen, die men achtereenvolgens registreert, hetzij van lieverlede lager of — in tegendeel — hoger komen te liggen. (congruente herhalingskrommen wijzen op het feit, dat de weerstand statisch of stationnair is). Bij onze proeven waren dergelijke resultaten weinig welkom, wegens de daardoor veroorzaakte onstandvastigheid der krommen en het verschijnsel deed zich gelukkig zelden voor. Maar toch is het van grote waarde, juist doordat zich daarin de variabiliteit van een toestand openbaart, die tot nu toe misschien al te zeer in zijn statische vorm beschreven werd.

SAMENVATTING.

I. Techniek.

1. Er wordt een wijziging beschreven van de rekkingstoestel van *Van Swinderen*, dat dienen kan, om de tonische gedragingen van de Helix-voet ook bij zeer lage temperaturen na te gaan, door, desgewenscht ook gedurende de proef ijskoeling toe te passen.

2. Om de lengteveranderingen van de Helix-voet bij constante verhouding tussen spierlengte en ordinaatlengte door een ordinaatschrijver op het beroete vlak te doen aantekenen, werd de *Lucas*-schrijver gewijzigd.

II. Nomenclatuur.

1. Het is nuttig gebleken, bij de tonus onderscheid te maken tussen **tonusniveau** (de graad van verkorting m.a.w. de lengte van de spier, welke door de tonus wordt gehandhaafd onafhankelijk van de door de tonus geboden graad van weerstand) en **tonusspiegel** (de graad van weerstand tegen rekking, onafhankelijk van de lengte).

2. De eerste rekkingskromme wordt **rustkromme** genoemd; de rekkingskromme welke na samentrekking kon worden verkregen, wordt **herhalingskromme** genoemd.

3. De slakkevoet heeft een bepaalde tonusspiegel; deze is op te vatten als een evenwichtstoestand tussen een **statische component,** welke door de samentrekking van het langzame stelsel **(dynamische component)** wordt bereikt. De statische component handhaaft zich, maar vertoont ook neiging uiterst langzaam te verdwijnen, terwijl de dynamische component dat verlies voortdurend tracht te compenseren. — *Jordan* bij Aplysia —. Bij gestoord evenwicht tracht de voet de spiegel te herstellen.

4. Behalve de tonische toestand, waarin de spier zich gedraagt als plastische rubber en aan iedere last toegeeft zonder dat er een spanning ontstaat, die met de last in evenwicht komt, kan onder bepaalde omstandigheden in een slakkevoet

een toestand ontstaan, waarin deze voet een bepaald gewicht langer of korter draagt: **draagtonus** (= *„Konstanz"*).

a. De **„centraaltonus"** is draagtonus bij aanwezigheid van de pedaalganglia; daarbij worden weer onderscheiden:
   α. **„Zentralkonstanz"**, bij toepassing van grotere last;
   β. **„Muskelkonstanz"**, bij toepassing van gering gewicht.

b. De **perifere draagtonus** is Konstanz bij de voet zonder ganglia.

III. Verschijnselen aan de voet zonder ganglia.

1. Na rekking werd door verwijdering van elke last en door zwakke prikkeling een tonische verkorting opgewekt, tengevolge waarvan de spier bij de oorspronkelijke, geringe lengte weer de normale tonusspiegel bezat (herstel van niveau en spiegel beide).

2. Indien de spier bij tonische verkorting de wrijving van de schrijver over het beroete vlak als weerstand had te overwinnen, was het herstel van de tonusspiegel niet volledig.

3. Bij dit onvolledige herstel van de tonus (spiegel) vertoonde zich in de herhalingskromme een bijzonder gedrag van de spier tegenover verwarming: De reeds gefixeerde weerstand bleek te zwak, om steile val bij hogere temperatuur te beletten. Na steile val trad echter onder invloed van de dynamische component opnieuw tonusherstel op: er volgde op de steile rekking een horizontaal gedeelte der kromme *(perifere draagtonus)*.

Dit paradoxale gedrag van de tonus ten opzichte van warmte was bij Aplysia bekend: warmte verlaagt de weerstand, door de gefixeerde tonus geboden en verhoogt de tonusspiegel, gedurende zijn ontstaan.

Bij volledig tonusherstel (tonische verkorting zonder weerstand) treedt dit gedrag ten aanzien van warmte niet op: er is dan slechts gefixeerde tonus, gekenmerkt door zeer geleidelijke toename van weerstand; door warmte, wordt de helling over het geheel steiler.

4. Er werd aangetoond, dat de tonische verkorting binnen

redelijke proeftijden geen spontane verslapping vertoont: de spiegel noch het niveau worden door pauzen aan de top der verkorting verminderd.

5. Tijdens de rekking echter wordt in de spier door de rekking zelve iets veranderd (de weerstand verhoogd), welke verandering weer verdwijnt na pauzen, welke men gedurende de rekking inlast: de helling neemt na zulke pauzen toe. Deze toename van weerstand door of gedurende de rekking met spontane verslapping gedurende zeer lange pauzen (½ à 1 uur) heeft plaats bij rustkrommen, bij herhalingskrommen met volledig tonusherstel, alsmede bij herhalingskrommen met onvolledig herstel (geringe weerstand bij de tonische contractie). Bij de laatstbedoelde krommen is aangetoond kunnen worden, dat de weerstandstoename wordt veroorzaakt door de dynamische component: warmte verhoogt n.l. die opgewekte weerstand.

IV. Verschijnselen aan voeten met pedaalganglia.

Door de mogelijkheid, van één object een willekeurig aantal rekkingskrommen op te nemen, was het mogelijk op geheel nieuwe wijze de invloed van de pedaalganglia op de tonus te onderzoeken.

1. **Plaatlengte.** Ook bij de herhalingskromme veroorzaken de pedalia in het aanvangstraject steilere val dan bij praeparaten zonder ganglia; daarop volgt de „omslag", d.w.z. de ganglia bewerkstelligen een meer of minder horizontaal verloop van de kromme. Het niveau, waarop deze „Konstanz" optreedt, is in de eerste plaats afhankelijk van de lengte, tot welke het object bij de praeparatie op de wasplaat gespannen werd *(Plaatlengte)*.

2. Bij herhaalde rekking wijzigt zich dat niveau.
   a. Bij herhaalde rekking met geringe last komt het niveau telkens hoger te liggen.
   b. Bij rekking met grotere last daalt het niveau in opeenvolgende krommen.
   c. Er is een „indifferente" last, waarbij het niveau zich handhaaft: **drempellast**, overeenkomstig een

vermoedelijk binnen het dier bestaande drempeldruk.

3. Invloed van warmte en koude.

a. Warmte bevordert het dalen van het niveau der „Zentralkonstanz"; zij voorkomt de niveauverandering der „Muskelkonstanz".

b. Koude bevordert het stijgen van het niveau bij geringe last („Muskelkonstanz"), zij belet het dalen van het niveau bij grotere last („Zentralkonstanz").

V. Verschillende tonische gesteldheid.

Bij het beschikbare proefmateriaal werden twee groepen van individuen met verschillende tonische gesteldheid gevonden: dieren met lage en dieren met hoge tonusspiegel. De tonische gesteldheid uit zich als volgt:

1. *Voet zonder ganglia:* de rekkingskrommen laten zich, wat de helling (tonusspiegel) betreft, om twee gemiddelden rangschikken.

2. Bij *voeten met ganglia* blijkt de tonische gesteldheid uit de grootte van de drempellast (drempeldruk).

3. Het is mogelijk de tonische gesteldheid van een voet experimenteel te doen veranderen in de tonische gesteldheid van de groep, waartoe het dier oorspronkelijk niet behoorde (en vice versa): a. door geringe last te doen inwerken wordt de tonusspiegel verhoogd; b. door grotere last kan een voet met hoge tonusspiegel veranderd worden in een met lage spiegel.

VI. Draagtonus.

1. De „Zentralkonstanz" is betrekkelijk labiel: na kortere tijd wordt vaak weer aan de last toegegeven. Een pauze met gebruikmaking van de rem wordt meestal gevolgd door hernieuwde rekking.

2. „Muskelkonstanz" is veel stabieler: de last wordt veel langer gedragen. Een pauze met toepassing van de rem brengt hier in meestal geen verandering.

3. Perifere draagtonus, welke onafhankelijk is van de ganglia, kwam tot stand bij de herhalingskromme na onvol-

ledig tonusherstel bij rekking met grotere last en bij hogere temperatuur (zie boven sub. III, 3). Een pauze, tijdens welke de last is weggenomen, brengt geen verandering in het draagniveau als opnieuw wordt belast.

Alle drie de vormen van draagtonus wijzen op het bestaan van een toestand, waarbij de tonus als residu (gefixeerde tonus) ontoereikend is, en waarbij mitsdien nieuwe tonus ontstaat. — Slechts Zentralkonstanz laat dienaangaande een vraagstuk over, wijl daarbij warmte de weerstand vermindert.

LITERATUUR.

A. Van J. J. von UEXKÜLL en medewerkers.

1896: 1. UEXKÜLL, J. J. v. Zur Muskel- und Nervenphysiologie von Sipunculus nudus. *Zs. f. Biol. 33, 1—27.* 2. —— Uber Reflexe bei den Seeigeln. *Ib. 34, 298—318.* 1899: 3. —— Die Physiologie der Pedicellarien. *Ib. 37, 334—403.* 1900: 4. —— Die Physiologie des Seeigelstachels. *Ib. 39, 73—112.*

5 t/m 11 *STUDIEN ÜBER DEN TONUS.* 1903: 5. —— I. Der biologische Bauplan von Sipunculus nudus. *Zs. f. Biol. 44, 269—344.* 1904: 6. —— II. Die Bewegungen der Schlangensterne. *Ib. 46, 1—37.* 1905: 7. —— III. Die Blutegel. *Ib. 46, 372—402.* 1907: 8. —— IV. Die Herzigel. *Ib. 49, 307—332.* 9. —— V. Libellen. *Ib. 50, 168—202.* 1912: 10. —— VI. Die Pilgermuschel. *Ib. 58, 305—332.* 1913: 11. —— & GROSS, F. VII. Die Schere des Flusskrebses. *Ib. 60, 334—357.*

1908: 12. —— Die Verdichtung der Muskeln. *Zentralbl. f. Physiol. 22, 33—37.* 1911: 13. NOYONS, A. & UEXKÜLL, J. J. v. Die Härte der Muskeln. *Zs. f. Biol. 56, 139—208.* 14. COHNHEIM, O. & UEXKÜLL, J. J. v. Die Dauerkontraktion der glatten Muskeln. *Hoppe-Seyler's Zs. 76,* 314—321 en *Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 32 Abh., 1—8.* 1915: 15. UEXKÜLL, J. J. v. & TIRALA, L. G. Uber den Tonus bei den Krustazeen. *Zs. f. Biol. 65, 25—66.* 1922: 16. —— Der Sperrschlag. *Arch. Néerl. d. Physiol. etc. 7, 195—198.* 1926: 17. —— Die Sperrmuskulatur der Holothurien. *Pflüg. Arch. 212, 1—14.* 18. —— & STROOMBERGER, K. Die experimentelle Trennung von Verkürzung und Sperrung im menschlichen Muskel. *Ib. 212, 645—649.*

19—20. *SAMENVATTEND.* 1929: 19. —— Gesetz der gedehnten Muskeln. *Bethe's Hb. d. norm. u. pathol. Physiol. 9, 741—754.* 20. —— Reflexumkehr. Starker und schwaber Reflex. *Ib. 9, 755—762.*

21. —— Zur Physiologie der Patellen. *Zs. f. vergl. Physiol. 11, 155—159.* 1932: 22. HEINRICH, A. Wie sind Sperrung und Bewegung im menschlichem Muskel miteinander verbunden? *Pflüg. Arch. 230, 596—600.* 1933: 23. UEXKÜLL, J. J. v. Hat es einen Sinn, von Tonusmuskeln und Tetanusmuskeln zu sprechen? *Ib. 232, 842—847.* 1934: 24. HEINRICH, A. & SUSSNER, H. Die Trennung von Bewegung und Sperrung des Skelettmuskels unter Berücksichtigung pathologischer Fälle. *Ib. 234, 521—526.* 25. —— Sperrung und Bewegung als Grundlage zur Deutung der Muskelfunktion. *Klin. Wochenschr. 13, 1286—1288.*

B. Van H. J. JORDAN en medewerkers.

1901: 26. JORDAN, H. J. Die Physiologie der Locomotion bei Aplysia limacina. Diss. Bonn, 49 p. en *Zs. f. Biol. 41, 196—238.* 1905: 27. —— Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten I. Der Tonus, usw. *Pflüg. Arch. 106, 189—228.* 28. —— Unters. z. Physiol. d. Nervensyst. b. Pulmonaten II. Tonus und Erregbarkeit, usw. *Ib. 110, 533—597.* 1906: 29. —— Die Leistungen des Zentralnervensystems bei den Schnecken. *Biol. Zentralbl. 26, 143—158.* (Samenv. van 26 t/m 28).

30 t/m 35 *UEBER REFLEXARME TIERE.* 1907: 30. —— I. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des zentralen Nervensystems, vornehmlich auf Grund von Versuchen an Ciona intestinalis und Oktopoden. *Zs. f. allg. Physiol. 7, 85—135.* 1908: 31. —— II. Stadium ohne regulierende Zentren Die Physiologie des Nervenmuskelsystems von Actinoloba dianthus, usw. *Ib. 8, 222—266.* 1912: 32. —— III. Die acraspeden Medusen. *Zs. f. wissensch. Zoöl. 101, 116—138.* 1914: 34. —— IV. Die Holothurien. 1. als hohlorganartige Tiere und die Tonusfunktion ihrer Muskulatur. *Zoöl. Jahrb. Abt. f. allg. Zoöl. u. Physiol. 34, 365—436.* 1916: 35. —— IV. 2. Die Reizbarkeit und der Einfluss des zentralen Nervensystems auf die Muskulatur in die muskelähnlichen Fasern der Haut auf Erregbarkeit und Tonusfunktion. *Ib. 36, 109—156.*

1908: 36. —— Beitrag zur physiologischen Technik für „Tonusmuskeln" vornehmlich bei wirbellosen Tieren, nebst Beschreibung eines Mess- und Registrier-apparates für die Reaktionen solcher Muskeln. *Pflüg. Arch. 121, 221—235.* 1910: 37. —— Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren. *Ib. 131, 317—386.* 1912: 38. —— Eine Vorrichtung um die Registrierung des Verkürzungsgrades von Tonusmuskeln bei bestimmten Temperaturen vornehmen zu können. *Ib. 149, 221—226.* 1913: 39. —— Eine neue Art von Muskeln. *9e Congr. internat. d. physiol. Groningen, 1913.* 1916: 40. —— Können gesteigerter Widerstand gegen Ausdehnung, sowie Tonuszunahme nach Exstirpation der Pedalganglien bei Aplysia durch „scheinbare Erregbarkeitssteigerung" erklärt werden? *Zs. f. allg. Physiol. 17, 146—162* en *Ergebn. d. Physiol. 16, 123—138,* 1918.

41 t/m 45 OVERZICHTS-ARTIKELEN. 1917: 41. —— Ueber besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch. *Biol. Zentralbl. 37, 578—583.* 42. —— Spieren van dieren, die op „holle organen" gelijken. *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. (2e Serie), 16.* 1918: 43. —— Ueber die Physiologie der Muskulatur und des Zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen; insbesondere bei Schnecken. *Ergebn. d. Physiol. 16, 87—227.* 1919: 44. —— Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. *Biol. Zentralbl. 39, 462—474.* 45. —— De phylogenese van de functie van het centrale zenuwstelsel bij lagere dieren. *Handel. XVIIe Nederl. Natuur- en Geneesk. Congres Leiden, 1—14.*

1922: 46. —— Der Tonus glatter Muskeln bei Wirbellosen (Hohlorganartigen) Tieren. *Arch. Néerl. de Physiol. etc. 7, 314—320.* 1924: 47. DILLEWIJN, C. van & 's JACOB, J. C. Temperatur und Erregbarkeit bei Helix pomatia. *Pflüg. Arch. 205, 188—200.* 1926: 48. HARDENBERG, J. D. F. De viscosoide tonus bij Helix pomatia. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 70, 2170—*

2173. 49. JORDAN, H. J. Die Physiologie des Nerven-Muskelsystems bei den niederen Wirbellosen. *Verhandl. der D. Zool. Gesellsch. 31 Jahresvers. Kiel, 108—124.* 50. —— & HARDENBERG, J. D. F. Die dynamischen Erscheinungen des Tonus hohlorganartiger Tiere. I. Der von den Pedalganglien von Helix pomatia induzierte gesteigerte Widerstand gegen Dehnung ist von spezifisch tonischer Art und Wesensverschieden von Tetanus. *Zs. f. vergl. Physiol. 4, 545—563.* 1927: 51. SWINDEREN, J. W. de Marees van. De regeling van den tonus in de spieren van Helix pomatia. *Diss. Utrecht, 76 p.* 1928: 52. —— Le réglage du tonus chez Helix pomatia. *Arch. Néerl. d. Physiol. etc. 13, 571—572.* 53. —— De regeling van den Tonus bij Helix pomatia. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 72 I 459—460.*

54 t/m 57 *OVERZICHTS-ARTIKELEN.* 1927: 54. JORDAN, H. J. & HIRSCH, G. C. *Ubungen aus der vergleichenden Physiologie.* D. Das zentrale Nervensystem bei den „hohlorganartigen" Tieren. E. Die allgemeine Gesetze der Bewegungsregulation. *Springer, Berlin, p. 224—236 en 241—246.* 1929: 55. —— & v. d. FEEN, P. J. Methoden und Technik der Nerven- und Muskelphysiologie bei wirbellosen Tieren. *Abderhalden's Hb. d. biol. Arb.-meth., Abt. IX Tl. 4, 295—343* en *357—372.* 56. —— Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. *De Gruyter Co. Berlin-Leipzig, 390—424; 433—434; 449—452; 455—481; 496—502.* 57. —— Spier- en zenuwstelsel. *Hst. X sub. F in Leerb. d. Algem. Dierkunde, 599—648. Oosthoek, Utrecht.*

1930: 58. —— Neue Untersuchungen über den plastischen (viscosoiden) Tonus und seine Regulierung durch das Zentralnervensystem bei „hohlorganartigen" Tieren. *Arch. Zool. Ital., 16, 936—939.* 59. —— Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, Tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 33, 788—791.* 60. —— De tonus van gladde spieren als bijzondere functie. *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 39, 137—140.* 1931: 61. —— Die Funktion der glatten Muskeln bei Schnecken, verglichen mit den Funktionen des Protoplasmas bei Sarkodinen. *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. (Ser. III) 2, 128—135.* 62. —— De spier als colloidaal stelsel. *Handel. 23e Ned. Natuurk. & Geneesk. Congr. Delft, 172—175.* 63. —— Der Muskel als kolloidales System mit visco-elastischen Eigenschaften. Nach Versuchen an glatten Muskeln „hohlorganartiger" Tiere, hauptsächlich von Gastropoden. *Acta brev. Neerl. 1, 48—52.* 64. HERTER, K. Tonus und Bewegung als Funktion der gleichen Elemente des Schneckenmuskels. *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. 3e Ser. 2, 135—142.* 65. —— Untersuchungen über den Muskeltonus des Schneckenfusses. *Zs. f. vergl. Physiol. 13, 709—739.* 66. —— Galvanometrische Untersuchungen am Schneckenfuss. *Ib. 14, 609—629.* 67. —— Über die Zentrenfunktion der Weinbergschnecke Helix pomatia L. *Verhandl. d. D. Zool. Gesellsch. 34 Jahresvers. Utrecht, 119—123.* 68. —— Der Jordansche „Halbtierversuch". *Zs. f. vergl. Physiol. 15, 261—308.* 69. OVERBEEK, J. van. Über den Tonus des Schliessmuskels bei der Süsswassermuschel. *Verhandl. d. D. Zool. Gesellsch. 34 Jahresvers. Utrecht, 295—301.* 70. —— Elastischer und visköser Muskeltonus bei wirbellosen Tieren: Anodonta cygnea. *Acta brev. Neerl. 1, 94—97.* 71. —— Elastische en visqueuse spiertonus bij ongewervelde dieren. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 75, 3851/52.* 72. ——

Über Tonuserzeugung unter dem Einfluss von Muskeldehnung bei Anodonta cygnea. *Zs. f. vergl. Physiol. 15, 784—798* (Uitw. van 69 t/m 71). 1932: 73. JORDAN, H. J. Wie kommt der Turgor von Ciona intestinalis zustande? *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. 3e Ser. 3, 37—40.* 1933: 74. POSTMA, N. Recherches sur l'allongement du pied de l'escargot (Helix pomatia L.) après une contraction en réponse d'un stimulant électrique. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 36, 360—371.* 75. —— Viskosität und Tetanotonus als Komponenten der Dehnungskurve des Schneckenfusses (Helix pomatia). *Acta brev. Neerl. 3, 41/42.* 76. —— Viscosoide tonus en tetanotonus als componenten van de rekkingskromme van den slakkevoet. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 77, 2138/39.* 77. JORDAN, H. J. Viskosoider Tonus und Erregungsresiduum („Reiztonuseffekt") in den Muskeln von Aplysia. *Acta brev. Neerl. 3, 40/41.* 78. —— Visqueuse tonus en prikkelresidu in de spieren van Aplysia. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 77, 2137/38.* 79. —— Die Tonusmuskeln von Metridium dianthus. *Acta brev. Neerl. 3, 151/52.* 1934: 80. —— Tonusspieren bij Metridium dianthus. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 78, 720/21.* 81. —— Die Tonusmuskeln der Aktinie Metridium dianthus. Ihre Eigenschaften werden verglichen mit denjenigen von plastischem Kautschuk. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 37, 31—37.* 82. —— Der Tonus glatter Muskeln als kolloid-chemische Eigenschaft des Muskelgewebes. *Verhandl. d. D. Zool. Gesellsch. 36e Jahresvers. Greifswald, 175—181.* 83. —— Die Muskulatur der Aktinie Metridium dianthus, ihr Tonus und ihre Kontraktion. *Arch. Néerl. d. Zool. 1, 1—35* (Uitw. van 79 t/m 82). 84. POSTMA, N. Interaction between viscous and tetanic functions in the foot of the snail (Helix pomatia). *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 37, 348—354.* 85. —— Über mehr oder weniger tonische Stimmung im Schneckenfuss. *Acta brev. Néerl. 4, 106—108.* 86. —— Verschillen in het tonische gedrag van den voet van Helix pomatia. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 78, 3638—3640.* 87. —— Der Fuss mit dem Pedalganglion und das intakte, lebende Tier. *Acta brev. Néerl. 4, 108/109.* 88. —— De invloed van de voetganglia op de toeneming in viscositeit van den slakkevoet tengevolge van de rekking. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 78, 3640/41.* 1935: 89. JORDAN, H. J. Tonische Verkürzung und tonisches Festhalten der Verkürzung bei den Muskeln von Aplysia limacina unter Einfluss wechselnder Temperaturen. *Acta brev. Néerl. 5, 13/14* en *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 38, 358—365.* 90. —— Tonische verkorting en tonische handhaving van de lengte der spieren van Aplysia limacina, onder invloed van verschillende temperaturen. *Ned. Tijdschr. v. Geneesk. 79, 1169/70* en *Versl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 14, 28—30.*

91. *OVERZICHTS-ARTIKEL.* —— Viscosity effects in the living protoplasm and in muscles. Chapter VI uit First report on Viscosity and Plasticity. *Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurk. 1e sectie, 15, 214—255,* 1935.

C. Van K. WACHHOLDER en medewerkers.

92 t/m 97 *UNTERSUCHUNGEN ÜBER „TONISCHE" UND „NICHTTONISCHE" WIRBELTIERMUSKELN.* 1930: 92. WACHHOLDER, K. & LEDEBUR, Frhr. J. von, I. Die Umklammerungshaltung des Frosches und die Schutzhaltung der Schildkröte; ihre spezifische Nachahmung durch muskuläre Acetylcholinwirkung. *Pflüg. Arch. 225, 627—642.* 93. —— II. Acetylcholin- und Tiegelsche Kontraktur in ihren Beziehungen zu einander und zur tetanischen Kontraktionsform. Die Plastizität der beiden Muskelarten. *Ib. 226, 255—274.* 94. —— III. Verschiedenes Verhalten bei ermüdender Reizung. *Ib. 226, 274—292. 1931:* 95. —— & NOTHMANN, Fr. IV. Jahreszeitliches Schwanken zwischen „tonischem" und „nichttonischem" Verhalten von Wirbeltiermuskeln. *Ib. 229, 120—133.* 96. —— V. Weitere Untersuchungen über das Verhalten „tonischer" und „nichttonischer" Muskeln bei ermüdender Reizung. *Ib. 229, 133—143.* 97. —— VI. Unterschiede in der Fähigkeit „tonischer" und „nichttonischer" Muskeln zur Superposition der Einzelzuckungen bei tetanischer Reizung. *Ib. 229, 143—153.*

1932: 98. LEDEBUR, Frhr. J. v. Über die Atmung bei der Acetylcholinkontraktur isolierter Kaltblütermuskeln. *Ib. 229, 390—402.* 99. NOTHMANN, Fr. Beiträge zur Kenntnis der Acetylcholinkontraktur. *Ib. 229, 588—594.* 100. WACHHOLDER, K. & LEDEBUR, Frhr. J. v. Acetylcholinkontrakturen der Muskeln normaler erwachsener Säugetiere. Rote und weisse Muskeln, Verhalten im Winterschlaf. *Ib 229, 657—672.* 101. LEDEBUR, Frhr. J. v. & WACHHOLDER, K. Jahreszeitliche Schwankungen in der Acetylcholinreaktion der Muskeln normaler Säugetiere. *Ib. 231, 114—118.* 1933: 102. WACHHOLDER, K. & MATTHIAS, Fr. Einflusz verschieden zusammengesetzter Ringerlösung (Sommer- und Winterringer u.s.w.) auf das Kontrakturvermögen von Froschmuskeln. *Ib. 232, 159—174.* 103. MORGENSTERN, V. Die Ermüdbarkeit „tonischer" und „nichttonischer" Froschmuskeln und deren Beeinflussing durch Ringerlösung mit verschiedenem Ionengehalt. *Ib. 232, 174—187.* 104. WACHHOLDER, K. & MORGENSTERN, V. Der Einflusz von Wirksubstanzen der Nebennierenrinde und von Adrenalin auf die Leistungen der Muskeln normaler und nebennierenloser Frösche. *Ib. 232, 444—453.* 105. LEDEBUR, Frhr. J. v. Einflusz des Methylglyoxals auf das Verhalten isolierter Kaltblütermuskeln. *Ib. 232, 626—637.* 106. WEBER, O. Der Einfluss verschiedener Inkrete auf das Leistungsvermögen und die Kontrakturfähigkeit von Froschmuskeln. *Ib. 232, 727—741.* 1934: 107. WACHHOLDER, K. Untersuchungen über den Mechanismus der Superposition bei der tetanischen Muskelkontraktion. *Ib. 233, 683—700.*

D. Algemene lijst.

108. AMMON, R. Die fermentative Spaltung des Acetylcholins. *Pflüg. Arch. 233, 486—592, 1933.* 109. ARISZ, L. Sol- en geltoestand van gelatineoplossingen. *Diss. Utrecht 1914.* 110. BETHE, A. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. *Leipzig. G. Thieme 1903.* 111. —— Die Dauerverkürzung der Muskeln. *Pflüg. Arch. 142, 291—336, 1911.* 112. BICHAT, Xav. Recherches physiologiques. *3ième éd. Paris 1805.* 113. BIEDERMANN, W. Elektrophysiologie. *Ergebn. der Physiol. 2II, 103—267, 1903.* 114. —— Die peristaltischen Bewegungen der Würmer und der Tonus glatter Muskeln. *Pflüg. Arch. 102, 475—542, 1904.* 115. —— Die Innervation der Schneckensohle. *Ib. 111, 251—297, 1906.* 116. BLASCHKO, H., Mc. KEEN CATTELL & KAHN, J. L. On the nature of the two types of response in the neuromuscular system of the Crustacean claw. *Jl. of Physiol. 73, 25—35, 1931.* 117. BOZLER, E. Untersuchungen zur Physiologie der Tonusmuskeln. *Zs. f. vergl. Physiol. 12, 579—602, 1930.* 118. DE BOER, S. De beteekenis der tonische innervatie voor de functie der dwarsgestreepte spieren. *Diss. Amsterdam 1914.* 119. —— Die Bedeutung der tonischen Innervation für die Funktion der quergestreiften Muskeln. *Zs. f. Biol. 65, 239—355, 1915.* 120. BOUCKAERT, J. P., CAPELLEN, L. & DE BLENDE, J. The visco-elastic properties of frogs muscles. *Jl. of Physiol. 69, 473—492, 1930.* 121. BREMER, F. Le tonus musculaire. *Ergebn. d. Physiol. 34, 678—740, 1932.* 122. BROCKLEHURST, R. J. Studies on the Physiology of plain muscle. *Jl. of Physiol. 61, 275—281, 1926.* 123. BRONDGEEST, P. Q. Onderzoekingen over den Tonus der willekeurige spieren. *Diss. Utrecht 1860.* 124. BUYTENDIJK, F. J. J. Über die elektrischen Erscheinungen bei der reflektorischen Innervation der Skeletmuskulatur der Säugetiere. *Zs. f. Biol. 59, 36—52, 1912.* 125. DENNY—BROWN, D. E. On the Nature op postural reflexes. *Proc. R. Soc. B. 104, 252—301 en 371—411, 1929.* 126. CANNON W. B. & LYMAN, H. The depressoreffect of adrenalin on arterial pressure. *Am. Jl. of Physiol. 31, 376—398, 1913.* 127. ENGELMANN, TH. W. Zur Physiologie des Ureters. *Pflüg. Arch. 2, 243—293, 1869.* 128. EVANS, C. L. & UNDERHILL, S. W. T. Studies on the physiology of plain muscle I. *Jl. of Physiol. 58, 1—22, 1923.* 129. —— Studies on the physiology of plain muscle II. *Ib.* 58, 22—23, 1923. 130. —— The physiology op plain muscle. *Physiol. Rev. 6, 358—399, 1926.* 131. FICK, A. Beitrage zur vergleichenden Physiologie der irritabelen Substanzen. *Braunschweig. 1863.* 132. FORBES. Al. The interpretation of spinal reflexes in terms of present knowledge of nerve conduction. *Physiol. Rev. 2, 361—414, 1922.* 133. FREUND, H. Neue Ergebnisse zur Frage des Muskeltonus. *Klin. Wschr. 11, 136. 1932.* 134. FREY, M. v., Reizungsversuche am unbelasteten Muskel. Arch. *f. Anat. u. Physiol., 195—204, 1887.* 135. FULTON, J. F. Muscular contraction and the reflex control of movement. *Baltimore, 1926.* 136. GALENUS, Cl. περὶ μυῶν κινήσεως **Boek A en B.** 137. GENOUVILLE, F. L. Du rôle de la contractilité vésicale, *Arch. d. Physiol. 5 sér. T. 6, 322, 1894.* 138. GRÜNHAGEN & SAMKOVY, Uber den Einfluss der Temperatur auf den Dehnungszustand quergestreifter und glatter Muskulatur verschiedener Thier-

klassen. *Pflüg. Arch. 9, 399—403, 1874.* 139. HALL, M. On the reflexfunktion of the medulla oblongata and medulla spinalis. *Phil. Trans. R. Soc. London 1833, 635—665.* 140. HALLER, A. von. Elementa physiologiae corporis humani, T. IV, Lib. IX, Sect. II, 440 e.v. 1762. 141. HEIDENHAIN, R. Historisches und Experimentelles über Muskeltonus. *MUELLER's Arch. f. Anat. Physiol. u.s.w. 1856, 200—229.* 142. HENLE, J. Algemeene ontleedkunde (vert. HEYNSIUS) II, *104—388, 1850.* 143. —— Handb. d. rationellen Pathol. I, *110 e.v., 1855.* 144. HESS, W. R. & BUSCH, J. Der Einfluss von Atropin auf die Reaktion des Skeletmuskels, *Pflüg. Arch. 216, 644—650, 1927.* 145. HILL, A. V. Muscular activity, *Baltimore 1926.* 146. —— The revolution in muscle physiology. *Physiol. Rev. 12, 56—67, 1932.* 147. HOFFMANN, P. Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln. *Berlin Springer 1922.* 148. JORDAN, H. Ueber das Gewebe der Tunica dartos. *MUELLER's Arch. f. Anat. Physiol. u.s.w. 1834, 410—431.* 149. KAHN, R. H. Beiträge zur Lehre vom Muskeltonus. Über den Zustand der Muskeln der vorderen Extremitäten des Frosches während der Umklammerung. I. *Pflüg. Arch. 177, 294—303, 1919.* 150. —— II. *Ib. 192, 93—114, 1921.* 151. —— III. *Ib. 205, 381—403, 1924.* 152. KELLING, G. Untersuchungen über die Spannungszustände der Bauchwand, der Magen und der Darm. *Zs. f. Biol. 44, 161—258, 1903.* 153. KOSCHTOJANZ, CH. S. & MUSZEEFF, A. Beitrag zur vergleichende Physiologie des Muskeltonus. I. Zur Frage nach den Wechselbeziehungen zwischen Tonus und Tetanus in den glatten Muskeln von Wirbellosen Tieren. *Russ. Zs. f. Biol. 2, 503—508, 1933.* 154. —— II. Der Dehnungsprozess der glatten Muskeln von Wirbellosen Tieren vom physiologischen Standpunkte betrachtet. *Ib. 2, 508—515, 1933.* 155. —— III. Über den Charakter der Dehnungskurve des glatten Fussmuskels der Schnecke bei Vergiftung mit Monojod-essigsäure. *Ib. 2, 515—519, 1933.* 156. KROGH, A. The respiratory exchange of animals and man. *London 1916.* 157. KÜHN, C. G. Medicorum Graecorum opera qua extant Vol. IV, 367—464, *Lipsiae, 1822.* 158. LANGLEY, J. N. On the reaction of cells and of nerve endings to certain poisons. *Jl. of Physiol. 33, 374—413, 1905.* 159. —— On the contraction of muscle, chiefly in relation to the precence of „receptive" substances. *Ib. 39, 235—295, 1909.* 160. —— The effect of various poisons upon the response to nervous stimuli chiefly in relation to the bladder. *Ib. 43, 125—181, 1911.* 161. LANGELAAN, W. On muscle tonus. *Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurk. 1e sectie 24, 1—45, 1925.* 162. LEVIN, A. & WYMANN, J. The viscous-elastic properties of muscle. *Proc. R. Soc. B. 101, 218—243, 1927.* 163. LIDDEL, E. G. & SHERRINGTON, C. S. Reflexes in response to stretch. (myotatic reflexes). *Ib. 96, 212—242, 1924.* 164. LOHMANN, A. Über die Beziehungen zwischen Hubhöhe und Zuckungsdauer bei der Ermüdung des Muskels. *Plüg. Arch. 91, 338—352, 1902* en *Ib. 92, 387—390, 1902.* 165. LUCAS, K. On summation of propagated disturbances in the claw of astacus and on the double neuromuscular system of the adductor. *Jl. of Physiol. 51, 1—35, 1917.* 166. MORGEN, B. Ueber Reizbarkeit und Starre der glatten Muskeln.

Unters. a. d. Physiol. Inst. Halle H. 2, 158, 1890. 167. MOSSO, A. & PELLACANI, P. Sur les fonctions de la vessie. *Arch. ital. de biol. 1, 97—128 en 291—324, 1882.* 168. MAGNUS, R. Körperstellung. *Berlin—Springer,* 1924. 169. MÜLLER, JOH. Hb. d. Physiol. d. Menschen I en II. *Coblenz 1837.* 170. NOYONS, A. K. M. Over den autotonus der spieren. *Diss. Utrecht 1908.* 171. —— Über den Autotonus der Muskeln. *Arch. f. Anat. u. Physiol. 1910, 186—290.* 172. PARKER, G. H. The excretion of carbon dioxide by relaxed and contracted Sea Anemones, *Jl. of gen. Physiol. 5, 45—63, 1922.* 173. PARNAS, J. Energetik glatter Muskeln. *Pflüg. Arch. 134, 441—495, 1910.* 174. PLATTNER, F. & KRANNICH, E. Über das Vorkommen eines acetylcholinartigen Körpers in den Skeletmuskeln. I. *Ib. 229, 730—737, 1932.* 175. —— II. *Ib. 230, 356—363.* 176. —— III. *Ib. 230, 705—717, 1932.* 177. —— IV. *Ib. 232, 342—346, 1933.* 178. PROCHASKA, G. Ad notationum academicarum Fasc. III, *Pragae 8, 114 e.v. 1784.* 179. RICHTER, C. P. & BARTEMEIER, L. H. Decerebrate rigidity of the Sloth. *Brain 49, 207—225, 1926.* 180. RÜCKERT, W. Über die tonischen Eigenschaften fötaler Muskeln. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 150, 221—235, 1930* 181. SAMOJLOFF, A. & KISSELEFF, M. Die Verkürzungs- und Verlängerungsreaktion des Knie-extensors der decerebrierten Katze. *Pflüg. Arch. 218, 268—284, 1927.* 182. SCHULTZ, P. Die glatte Musculatur der Wirbelthiere. *Arch. f. Physiol. 1895, 516—548.* 183. —— Über den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der längsgestreiften Muskeln der Wirbelthiere. *Ib. 1897, 1—29.* 184. —— Die längsgestreifte (glatte) Musculatur der Wirbelthiere. *Ib. 1897, 307—322.* 185. —— Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln. *Ib. 1897, 322—329.* 186. —— IV. *Ib. 1903, 1—148.* 187. SERTOLI, E. Contribution à la physiologie générale des muscles lisses. *Arch. Ital. de biol. 3, 78—93, 1882.* 188. SHERRINGTON, C. S. Decerebrate rigidity and reflex coordination of movements. *Jl. of Physiol. 22, 319—332, 1898.* 189. —— On plastic tonus and proprioceptive reflexes. *Ql. Jl. exp. Physiol. 2, 109—156, 1909.* 190. —— Remarks on some aspects of reflex inhibition. *Jl. of Physiol. 97, 519—544, 1924.* 191. SOMMERKAMP, H. Das Substrat der Dauerverkürzung am Froschmuskel. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 128, 99—116, 1928.* 192. STEWART, C. Mammalian smooth muscle. *Am. Jl. of Physiol. 4, 185—208, 1900.* 193. SWERDLOFF, S. M. Über die Summation der Erregungen im Nervenmuskelpräparat. *Pflüg. Arch. 232, 574—590, 1933.* 194. TRIEPEL, H. Die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes des fibrillären Bindegewebes und der glatten Muskulatur. *Anat. Hefte 1, X, 1, 1898.* 195. VIRCHOW, R. Tonus und Atonie. *Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 6, 139—140, 1854.* 196. WEBER, Ed. Muskelbewegung. *Wagner's Hwb. III, 2. 1846.* 197. WIERSMA, C. A. G. Vergleichende Untersuchungen über das periphere Nerven-Muskelsystem von Crustaceen. *Zs. f. vergl. Physiol. 19, 349—385, 1933.* 198. WINTON, F. R. Tonus in mammalian unstriated muscle I. *Jl. of Physiol. 69, 393—411, 1930.* 199. BYLSMA, U. G. Ein einfacher vertikalschreibender Schreibhebel. *Acta Brev. Neerl. 2, 14/15, 1932.* 200. BROUWER, E. Über den *Bylsma*-schen einfachen vertikalschreibender, Schreibhebel. *Ib. 2, 109—113, 1932.* 201. WENT, F. W. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. d. Trav. bot. néerl. 25, 1—117, 1927.*

REGISTER.

Bij Pl. A.

Fig. 1. Gedeelten uit een serie contracties, opgewekt door prikkeling met inductieslagen (openingsslagen), K.A. 35 cM. De getallen boven de myogrammen geven het rangnummer van de contracties aan.
Bovenste rij van de „tonische" Coraco-radialis (C.R.): uitgebreid trapverschijnsel (a-b).
Onderste rij van de „niet-tonische" Deltoideus (D.): veel sneller uitgeput dan C.R.
[Overgenomen uit *Wachholder* (*94*), fig. 1.]

Fig. 2. Myogrammen van de Gastrocnemius van Rana. *a*. Enkelvoudige snelle contractie; *b*. Enige van zulke contracties (iedere 2e sec. geprikkeld). *c*. en *d*. Begin van een toenemende summatie bij sneller rhythmische prikkeling. *e*. Gladde tetanus. Onderlangs de myogrammen zijn de prikkels genoteerd.

Fig. 3. Ontwikkeling van de neus van Funke bij de tonische Coraco-radialis: de „neus" klimt van a tot f tot in de top van de decrescente omhoog; p en x: de „neus" daalt weer.

Fig. 4. Schema van de sluitspier van Pecten, tussen de twee schalen (1 en 2). 3. Scharnier; 4. Slotband; 5. dwarsgestreept gedeelte van de spier (bewegingsfunctie); 6. glad spierweefsel (tonusfunctie); 7. visceraalganglion; 8. perifere zenuwen.

Fig. 5. Hirudo [naar *von Uexküll* (7)], waarvan de achterste zuignap is afgeknipt; praeparaat voor het debrailleren van „Verkürzung und Sperrung". *a*. Doordat de voorste zuignap een buisje pakt, wordt het praeparaat belast. *b*. Het praeparaat in rust. *c*. De last wordt ondersteund: geen „Verkürzung". *d*. De steun is weggenomen en er wordt aan de last toegegeven: „Unterstützungshemmung".

Fig. 6. Serie contracties, bij maagring met 1 gr. belast, K.A. = 0 cM., iedere 4½ min. geprikkeld. De spier is spoedig uitgeput (a-b en c-d naderen elkaar) en verliest ook tonus: c-d daalt t.o.v. de abscis. [naar *Schultz* (*186*), fig. 163 a.]

Fig. 7. Gladde tetanus, bij maagring opgewekt met prikkelrhythme 1 p. 2 sec.; last 1 gr. Onder het myogram is aangegeven over welke afstand geprikkeld werd. Het myogram daalt reeds tijdens de prikkeling (naar *Schultz* Ib, fig. 156).

Fig. 8. Myogram van maagring. Bij ↓ belast met 11 gr.: rekkingskromme. Bij ↑ 10 gr. weggenomen: herverkorting. Vervolgens twee contracties, door prikkeling opgewekt (x): s = samentrekking; v = verslapping; r = remwerking; h = herstel van de tonus (t) door de contracties. (naar *Schultz* Ib. fig. 172).

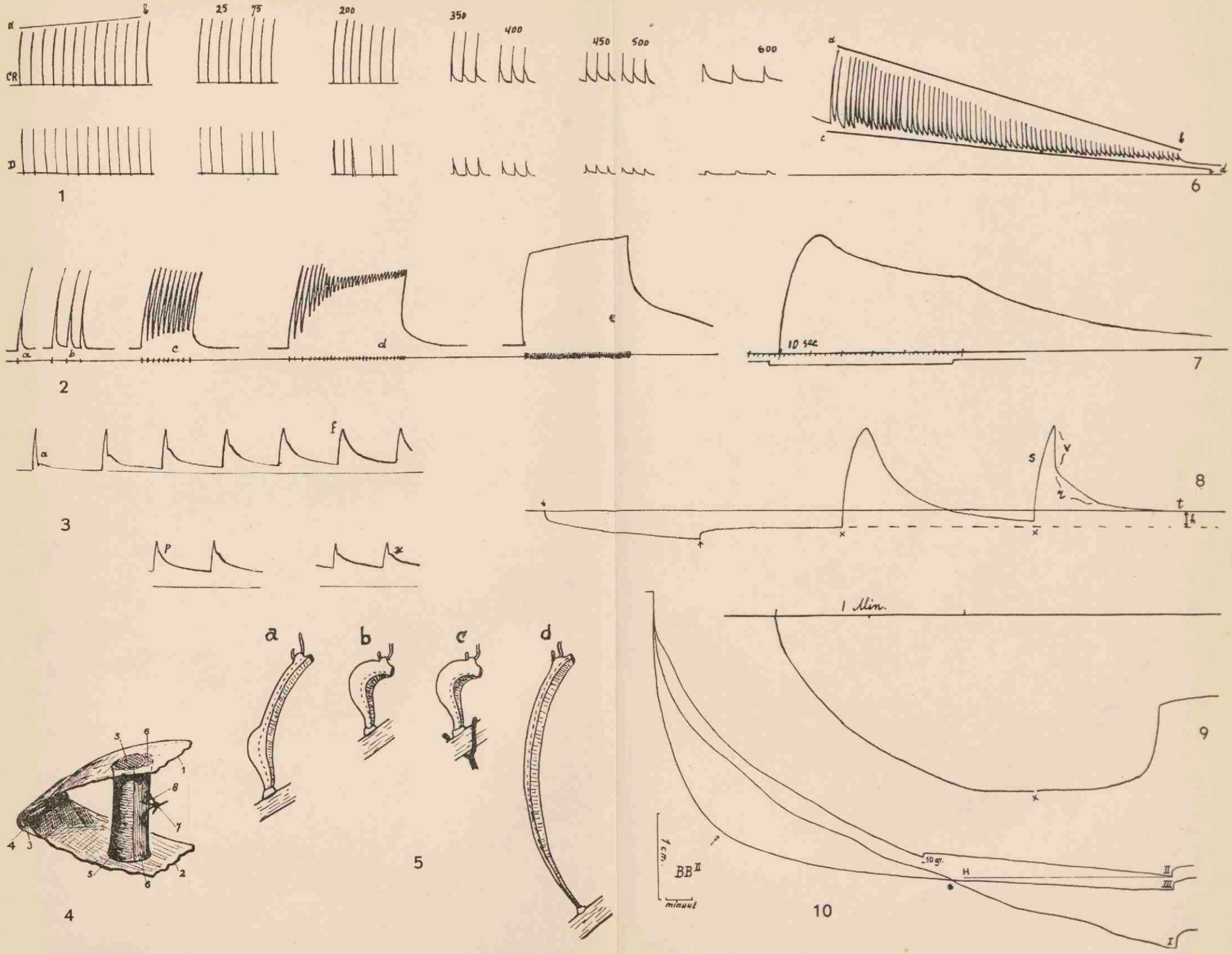
Fig. 9. Rekkingskromme van de maagring volgens de methode *Marey-Nikolaides* verkregen: belasting tot x gelijkmatig vergroot, daarna geleidelijk ontlast. (naar *Schultz* Ib. fig. 22).

Fig. 10. Rekkingskrommen van een slakkevoet, ½ uur na de praeparatie opgenomen. Last 20 gr. Aan het einde van de kromme is de voet geheel ontlast: herverkorting.

I. Object, waarvan de ganglia geëxstirpeerd zijn: oscillatorisch verloop.

II. Idem, maar na 10 min. is 10 gr. weggenomen. De restlast zet de rekking voort: H = abscis.

III. Object, met pedaalganglia: omslag bij ↗↗, overkruising bij *.



Bij Pl. I.

Fig. 1. Zie tekst Hst. III sub. 14.

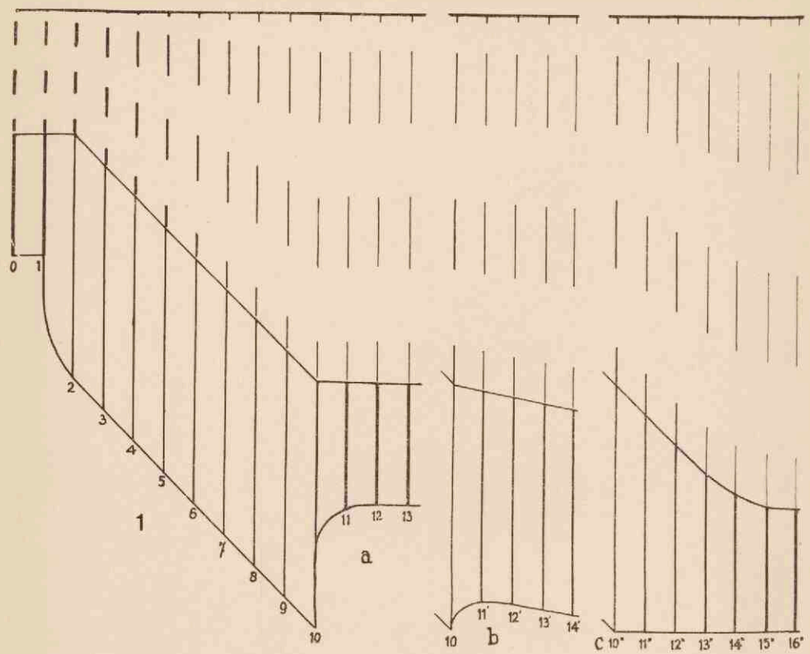
Fig. 2. Zie tekst Hst. III sub. 9 t/m 12.

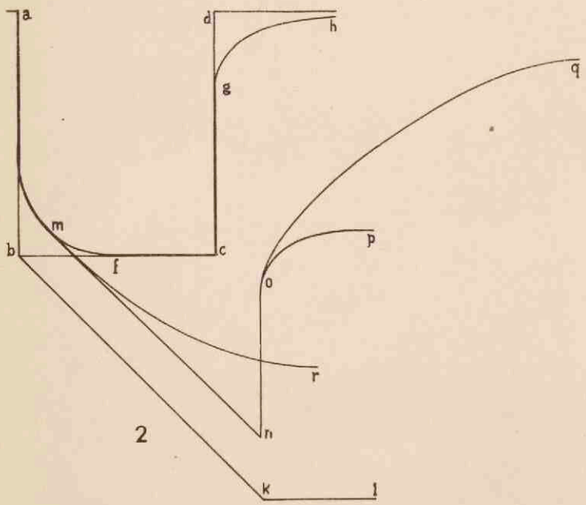
Fig. 3. Contrôle van de vergroting door de schrijver (zie tekst Hst. V, 5). a en c: gewijzigde *Lucas*-schrijver. *a.* Milimeter-verdeling; *c.* Verdeling in 3°-bogen.
d: oorspronkelijke *Lucas*-schrijver.

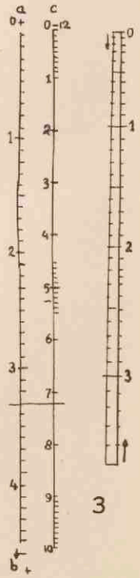
Fig. 4. Schema van de slak: zie tekst Hst V sub. 16.

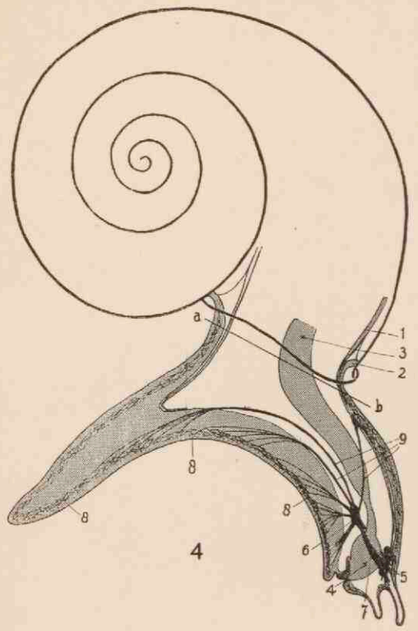
Fig. 5. Graadboog volgens *F. W. Went* (*201*), over de grafiek van kromme 11-12, Object B[I].
Zie tekst Hst. V, 14 en Hst. VI sub. 13.

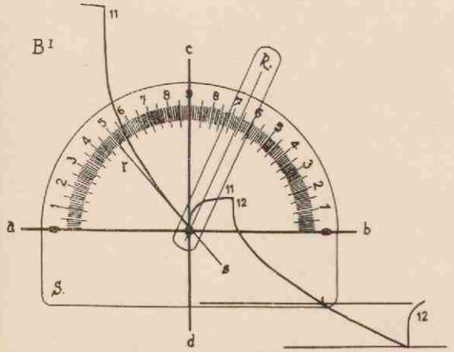
Fig. 6. Technische tekening van gewijzigde *Lucas*-schrijver (geen perspectief).
Volgens de drie assen X-Y-Z ware afmetingen (½ ware grootte).
Zie tekst Hst. V, 6 en bijschrift Pl. II C.
A. Vergrotingsschijf: zie tekst Hst. V, 7.
11. Rem van de *Van-Swinderen*-toestel. 52. Moer, om de draad (51) van de schrijfbaan te spannen.

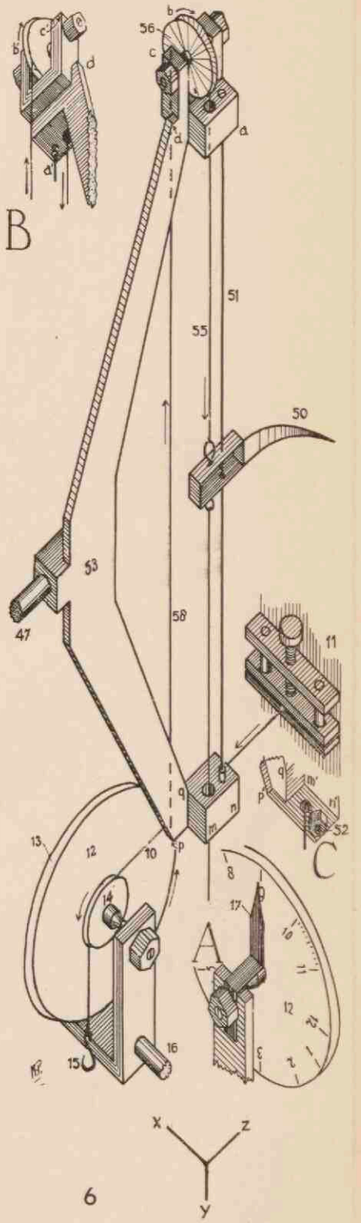












Bij Pl. II.

A. Tonustoestel volgens *Van Swinderen* (tekening van *J. Prijs*, overgenomen uit 55).

Aan de rektoestel onderscheidt men een houten voetstuk (1), waartegen de verticale steunplaat (2) — door middel van twee door sleuven aangebrachte, schroeven (3) — verstelbaar is bevestigd. Tegen de steunplaat is een flens (4) aangebracht, waarin het ene uiteinde van een glazen cylinder, de luchtkamer, past; die luchtkamer sluit tegelijk de ruimte af, zodat het proefobject tegen uitdrogen is beschermd. Aan dezelfde zijde is de horizontale rekbaan (5) bevestigd, waarop het glazen plaatje (6) — dat het proefobject (8) draagt — met behulp van twee nokken (7) wordt vastgeklemd. Eén der twee haken, welke ten behoeve van de praeparatie, aan de slakkevoet zijn bevestigd, is met behulp van een draad — voorzien van een S-vormig omgebogen speld — verbonden met de schroefklem (9) op het achtereinde van de rekbaan, waardoor een vast punt is verkregen. De andere haak is door middel van een eveneens gebogen speld bevestigd aan de draad (10) welke naar de belasting voert.

Deze draad loopt door een kleine opening van de steunplaat — juist centraal binnen de flens aangebracht — passeert vervolgens een schroefklem (11) — die als rem dienst kan doen — en leidt verder naar een kleine schijf, welke onbewegelijk en concentrisch verbonden is aan een grotere schijf (12) en daarmee de as gemeen heeft. Op de velg van de kleine schijf (die zich achter de grote schijf bevindt en dus op de afbeelding niet is aangegeven) is een schroefgang aangebracht. In deze schroefgang is de draad één maal om de kleine schijf heen gelegd. Aan het vrijafhangende einde van de draad is een drager (15) bevestigd. Op de grote schijf is een schaalverdeling aangebracht, terwijl op de beugel, waardoor de schijf kan wentelen, een naald (17) is bevestigd, welke het gemakkelijk maakt, de beweging van de schaalverdeling af te lezen.

Het andere deel van de toestel is de watermantel, welke dient voor de regeling van de temperatuur der lucht, waardoor de slakkevoet is omgeven. De watermantel bestaat uit twee glazen cylinders, waarvan de buitenste (18) tussen twee messing platen (19) en rubberringen waterdicht is geklemd. De binnenste cylinder (20) doorboort naar weerszijden de messing-platen, waarbij eveneens is gewaakt tegen lekkage. Het ene uiteinde kan tegen de steunplaat worden geschoven binnen de flens; het andere einde wordt met een gummistop gesloten. In deze stop is een doorboring aangebracht, waardoor een thermometer (21) kan worden gestoken, welke de temperatuur van de lucht om het proefobject aanwijst. De ruimte in de binnenste cylinder is de z.g. luchtkamer.

De onderdelen, welke bij *Van Swinderen* dienst doen bij de regeling van de temperatuur, (22 t/m 37), blijven hier verder buiten beschouwing (desgewenst vindt men die beschreven in de oorspronkelijke publicatie (51)).

B. Inductieklos volgens *Dubois Reymond*, met aansluitingen aan accu's en prikkelelectroden.

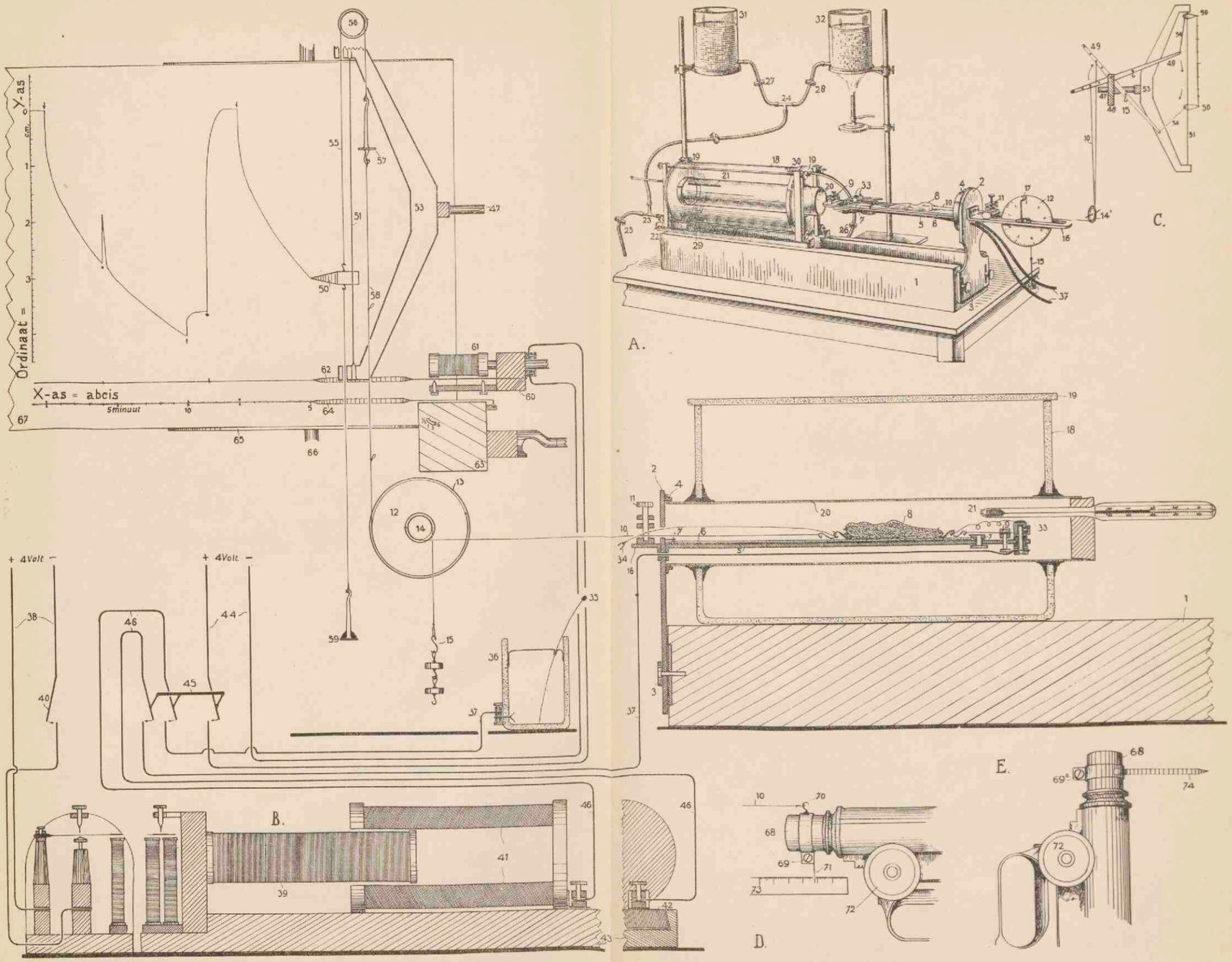
C. *Keith Lucas*-schrijver.

De hefboom (49) van de *Lucas*-schrijver is verbonden aan een schrijfstift (50), welke langs een gespannen staaldraad (51) in rechte lijn wordt bewogen; dat is mogelijk, doordat de verbinding (54) aan beide einden draaibaar is. Aan de lange arm van de schrijver wordt de last aan een haakje (15) opgehangen. 47. As, waaromheen en waarlangs de schrijver verplaatsbaar is met behulp van een inrichting, welke de fijne instelling van de schrijver mogelijk maakt.

D. Opstelling voor de ijking van de schrijver.

E. Opstelling voor de ijking van het niveau van de centraaltonus.

Hoofdfiguur: Proefopstelling, zoals die door mij werd gebezigd. (Zie voor de beschrijving Hst. V).

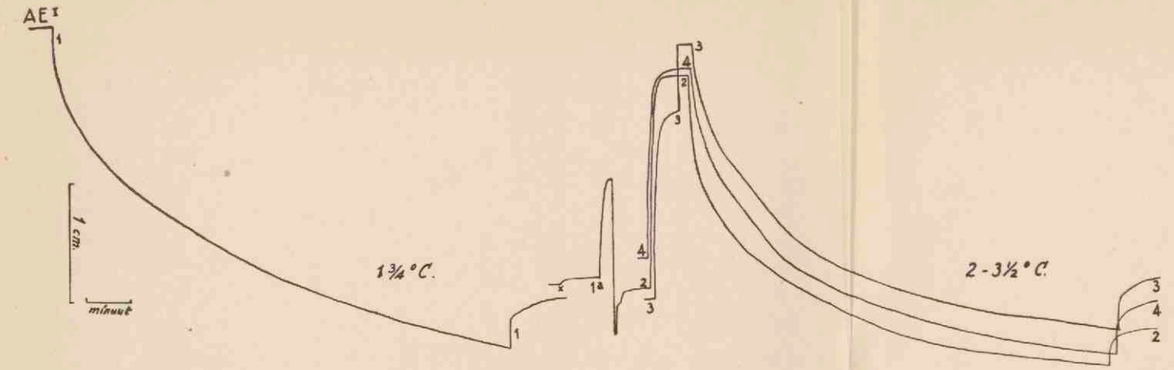


Bij Plaat III.

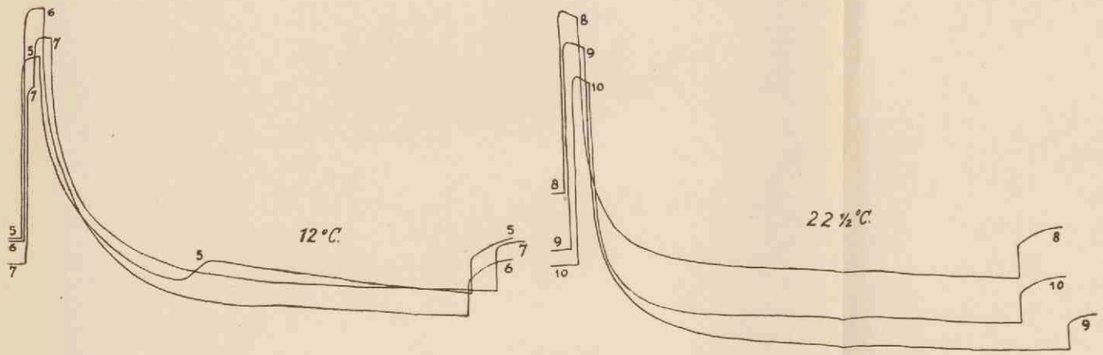
Fig. 1 a, 1 b en 1 c: zie tekst Hst. VI sub. 3 t/m 5.

Fig. 2: zie tekst Hst. VI sub. 4.

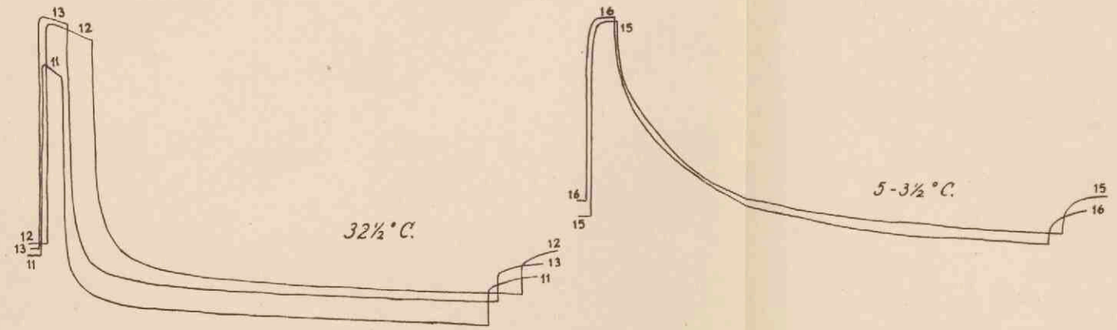
Fig. 3: „ „ „ „ „ 6.



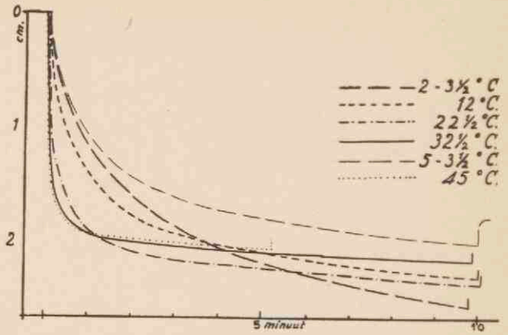
1a



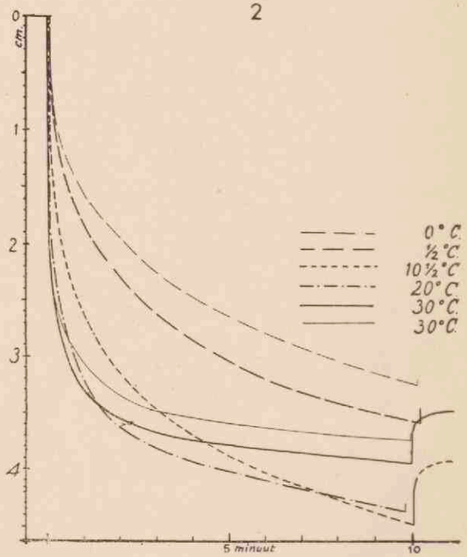
1b



1c



2



3

Bij Plaat IV.

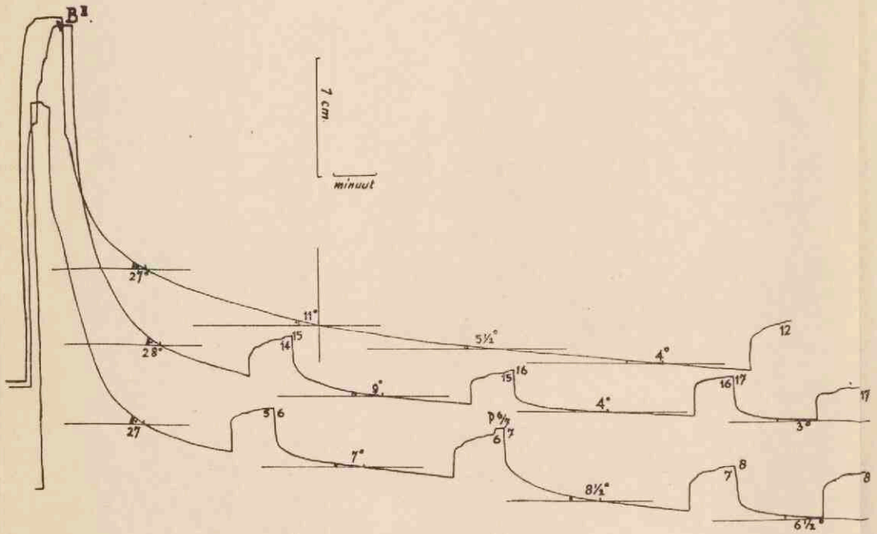
Object B^{II} : zie tekst Hst. VI sub. 13.

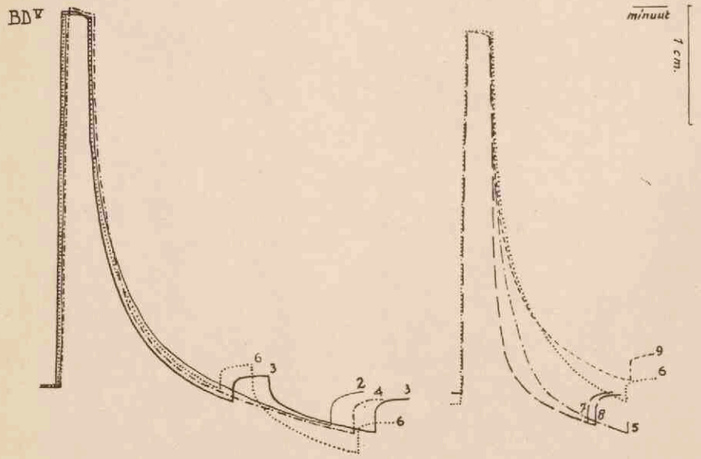
Object BD^{V}: „ „ „ VI „ 14.

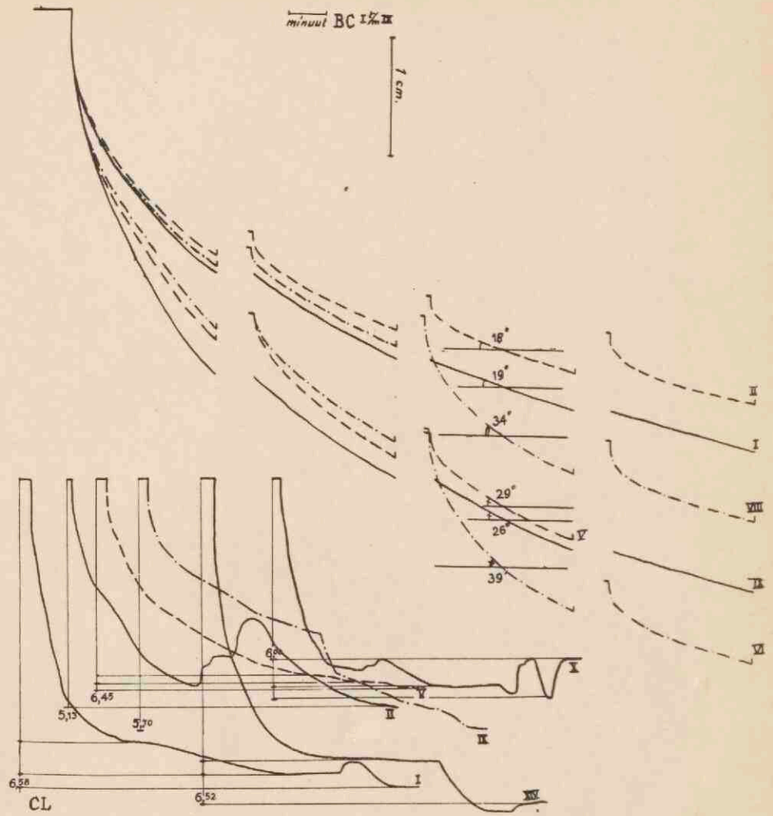
Serie BC : „ „ „ VI „ 18 en Hst. VII sub. 12.

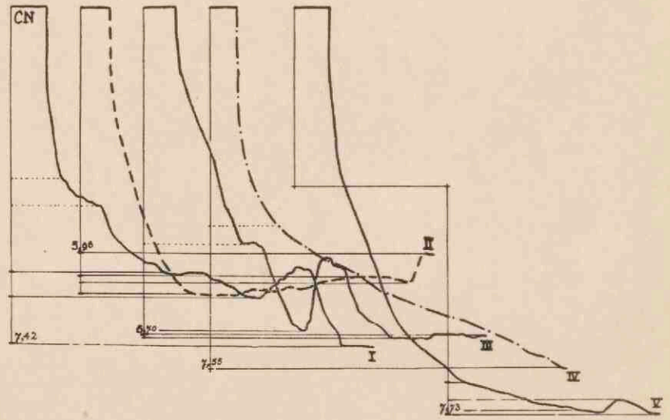
Serie CL : „ „ „ VII „ 9.

Serie CN : „ „ „ VII „ 9.









Bij Plaat V.

Object CF^{I} : zie tekst Hst. VII sub. 4.

Object CC^{II} : „ „ „ VII „ 6.

Object CC^{I} : „ „ „ VII „ 5.

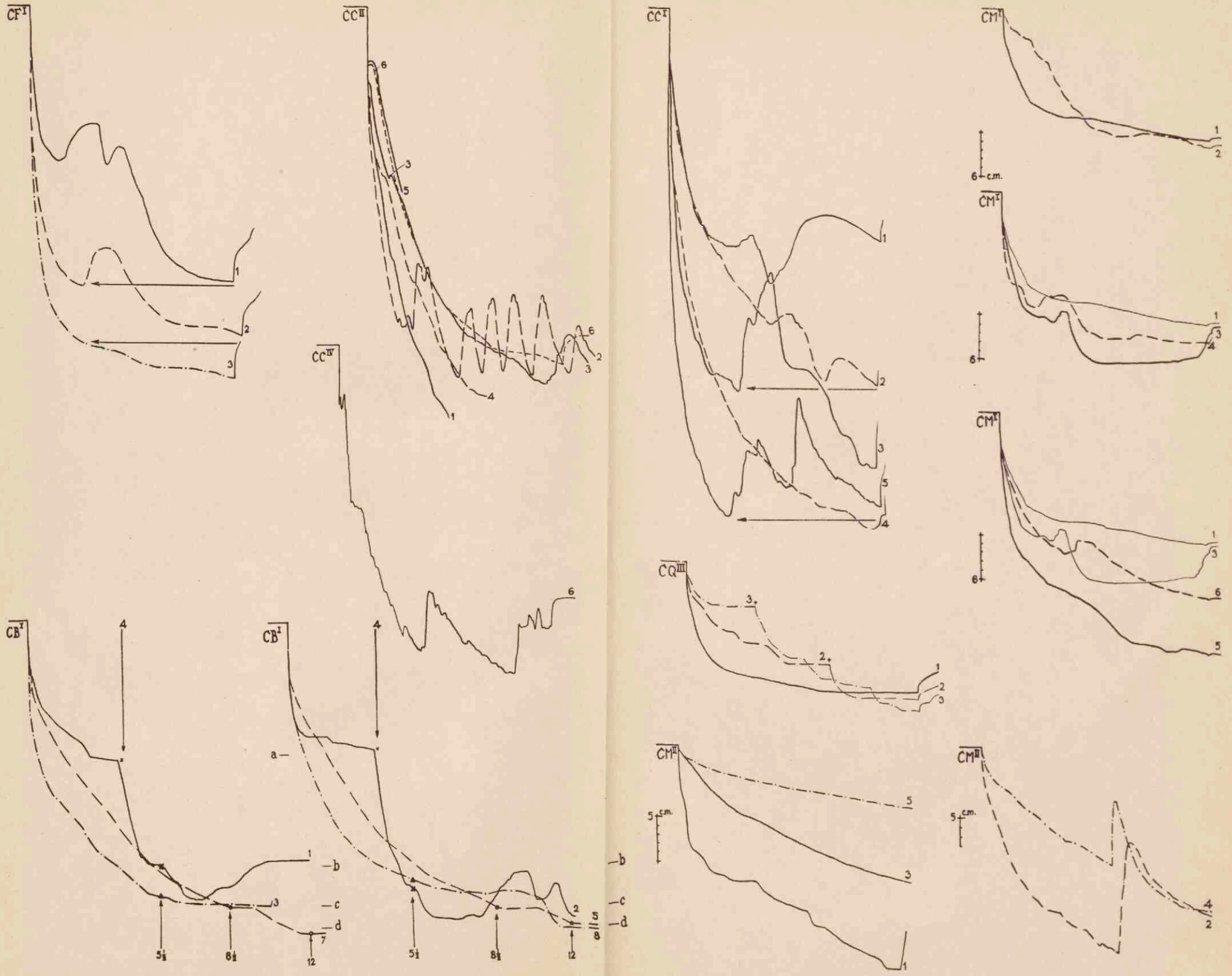
Object CC^{IV} : „ „ „ VI „ 26 en VII sub. 19.

Object CB^{I} : „ „ „ VI „ 26 „ VII „ 19 en 24.
Kromme 1. Rustkromme en 2 herhalingskromme met pedalia. Eerst draagtonus op niveau a; na 4 min. doorbraak naar niveau's b en c, terugkeer tot b. Kromme 7 en 8: herhalingskrommen, na exstirpatie der pedalia. Na 8½ min. draagtonus op niveau c, na 12 min. op niveau d.

Object CM^{I} : zie tekst Hst. VII sub. 6.

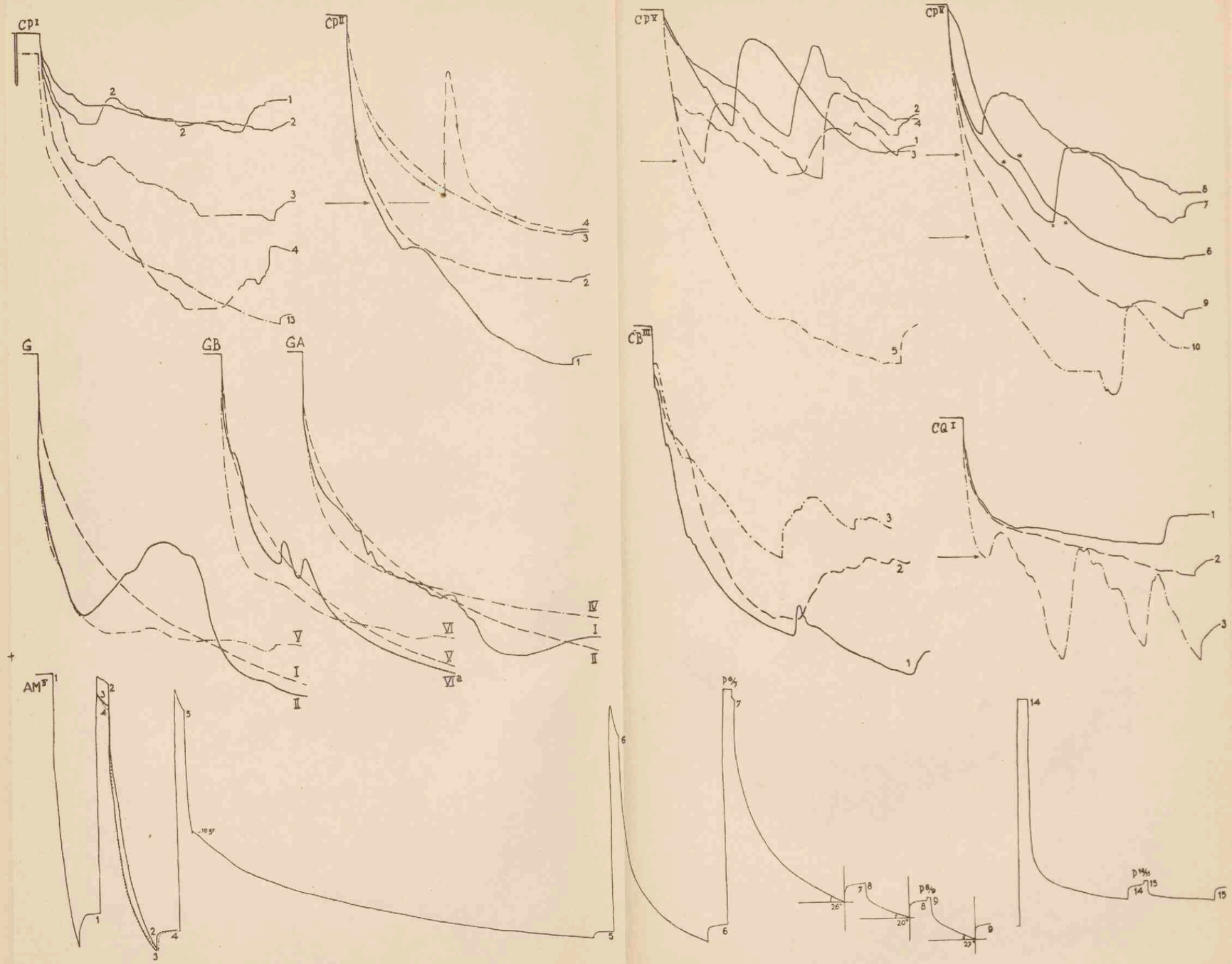
Object CM^{II} : „ „ „ VII „ 6.

Object CQ^{III} : „ „ „ VII „ 4.



Bij Plaat VI.

Object CP^{I} : zie tekst Hst. VII sub. 3 en 15.
Object CP^{II} : „ „ „ VII „ 15.
Object CP^{V} : „ „ „ VII „ 3 en 15.
Object CB^{III} : „ „ „ VII „ 15.
Object CQ^{I} : „ „ „ VII „ 15.
Object AM^{V} : „ „ „ VI „ 28.
Serie G : „ „ „ VII „ 19.
Serie GB : „ „ „ VII „ 19.
Serie GA : „ „ „ VII „ 19.



STELLINGEN.

I.

De bij verschillende invertebraten waargenomen secretie der spijsverteringssappen is — per klier beschouwd — kort na de aanvang processueel niet te vergelijken met de bij vertebraten optredende secretie.

II.

De polarisatie van de luchtstroom in de longen en de luchtzakken van de eend wordt bepaald door één klep in de hoofdbronchus.

H. J. Vos, Zs. f. vergl. Physiol. 21, 552, 1934.

III.

Voor het koolzuur-transport in het dierlijk lichaam maakt de natuur niet steeds tegelijkertijd gebruik van het bloedpigment en de koolzuuranhydrase.

M. Florkins, Arch. intern. d. Physiol. 40, 283, 1935.

IV.

Het vijfstralige acropodium der Anuren is als grondvorm van de extremiteiten der Amphibieën te beschouwen.

V.

De onderscheiding van traumatotropische reacties naar gelang van een tijdgrens, in primaire en secundaire — zoals *Wijmann* heeft aangenomen — berust niet op het wezen der verschijnselen.

Jb. f. wiss. Bot. 71, 269, 1929.

VI.

Van de opvatting, dat verslapping (na samentrekking) van de spier samen zou gaan met volledig herstel der oorspronkelijke spiertoestand, is de algemene geldigheid niet gebleken.

Tiegs, Austr. Jl. exp. Biol. 1, 131, 1924 en 2, 1 en 157.

VII.

Bij de bestudering van de tonus aan Helix en Aplysia moet rekening worden gehouden met de aanwezigheid van een — buiten de pedaalganglia gelegen — tonusbron binnen de ingewandszak.

H. J. Jordan (59 en *89).*
Ch. Koschtojanz, Russ. Zs. f. Biol. 2. 503, 1933.

VIII.

Ieder der beide spierfuncties (beweging en tonus) is bij de skeletspier niet gebonden aan een — met behulp van histologische methodiek te onderscheiden — bepaald substraat.

K. Wachholder (92, 95, 100 en *102).*

IX.

Bij het onderzoek naar de rol van acetylcholine als steunfactor voor de functie van de tonische skeletspier is niet voldoende rekening gehouden met de specifieke gevoeligheid, welke dat spiertype voor het genoemde hormoon bezit.

Plattner, (174—177).

X.

Het onderwijs op het Gymnasium en de Hogere Burgerschool in zijn tegenwoordige vorm is in het algemeen minder geschikt, om bij de opleiding tot onderwijzer(-es) dienst te doen.