

Comparative Physiology. — *Tonusverlaging en -verhoging door prikkeling van de kruipvoet van Helix pomatia L*¹⁾. By D. J. DE JONG. (Uit het laboratorium voor Vergelijkende Physiologie der Rijks-Universiteit te Utrecht.) (Communicated by Prof. J. M. BURGERS.)

(Communicated at the meeting of October 27, 1945.)

A. *Inleiding.*

Wanneer een gladde holle spier belast wordt, is in het algemeen de in de spier aanwezige spanning aanvankelijk onvoldoende om de last te dragen. De spanning neemt onder gunstige proefvoorwaarden geleidelijk toe en ten slotte wordt een evenwicht bereikt tussen last en spanning. De last wordt dan door de spier gedragen, deze handhaaft daarbij haar lengte. Wordt de spier nu geprikkeld, dan volgen een samentrekking en een ontspanning. Registreeren wij deze bewegingsverschijnselen op een draaiend kymografion, dan superponeren zich op een horizontale lijn de verkorting (uitslag naar boven) en de teruggang naar de rustlengte. Wij kennen zulke myogrammen ook van de reacties der dwarsgestreepte skeletspieren op een door hen ontvangen prikkel. Hetzelfde geldt in beginsel voor het mechanogram, dat wij kunnen registreeren van prikkelreacties van een gladde spier, *vóórdát* het evenwicht met de last is ingetreden. Zo lang er niet geprikkeld wordt, is het myogram een gebogen lijn, die aanvankelijk steil daalt en daarna steeds vlakker gaat verlopen, naarmate de spanning toeneemt. Dit mechanogram komt in uiterlijke vorm overeen met de z.g. BINGHAM-kromme, waarvan de betekenis door H. J. JORDAN en zijn medewerkers bij herhaling is uiteengezet (6, 7, 10 en 17).

Met betrekking tot de reactie op prikkeling van de slakkevoet, een holle gladde spier van een Evertebraat, heeft JORDAN twee vormen onderscheiden: de *spierschok* en de *tonische contractie*. De eerste bestaat uit een snelle samentrekking en onmiddellijk daarop volgende ontspanning, waarvan het myogram overeenkomt met dat der aan skeletspieren op te wekken schokken. Het verschijnsel superponeert zich echter niet op een horizontale rustkromme, doch op de BINGHAM-kromme. Met dit reactie-type kan de slak echter niet volstaan. Er moet een contractie bestaan, waardoor de oorspronkelijke spiertoestand weer hersteld wordt, m.a.w. daarna moet een kromme te registreeren zijn, die vanaf het niveau van de contractietop parallel loopt aan de kromme, welke aan de prikkeling voorafging. Dit wordt dus een kromme, die zich niet superponeert op de BINGHAM-kromme, maar daarvan een herhaling geeft (herhalingskromme).

¹⁾ Onderzoek verricht met steun van het Prov. Utr. Genootschap.

De spier heeft dan ook de rekkingsweerstand hersteld en daaraan voldoet de spierschok niet. Deze vorm van contractie, waarvan het bestaan theoretisch werd afgeleid (4), werd als tonische of langzame contractie ook naar haar wezen van de spierschok onderscheiden. De spierschok werd herleid tot de reactie van de slakkevoet in de toestand van een elastisch lichaam, de tonische contractie zou door stromingsverschijnselen binnen de spier als plastisch lichaam de oorspronkelijke toestand weer herstellen.

DE MAREES VAN SWINDEREN (18) kon door temperatuurschommeling een zodanige prikkeling uitoefenen, dat de langzame contractie volgde; de decrescente van het myogram leverde een nieuwe BINGHAM-kromme, waarop de door andere prikkeling opgewekte spierschokken zich superponeren. JORDAN (5) kon bij *Aplysia* door snelle temperatuursverhoging (van 6° op 25° C) ook een langzame tonische contractie opwekken, die zich van de snelle spierschok duidelijk liet discrimineren. Men slaagde echter niet erin, de tonische contractie door elektrische prikkeling op te wekken. Dat probleem moest dus nog tot oplossing worden gebracht, en wel om de volgende reden. Het dier is immers niet in staat door temperatuurschommelingen impulsen op te wekken; in de normale biologie kunnen die schommelingen dus geen doorslaggevende rol spelen. Elektrische prikkels hebben daarentegen het voordeel, dat zij bij spier en zenuw verschijnselen veroorzaken, die het meest overeenkomen met die, welke door adequate prikkels worden opgewekt, terwijl voorts ook de sterkte der elektrische prikkeling op eenvoudige wijze is te regelen.

N. POSTMA vond bij zijn tonus-onderzoek het eerst enige factoren, die het hunne bijdragen tot het optreden van een tonische contractie: de spier mag tijdens de contractie niet belast zijn (12) en de faradische prikkeling mag niet te sterk zijn en niet te lang duren (11, p. 65). J. A. MAAS (10) constateerde vervolgens, dat zelfs een geringe uitwendige weerstand (o.m. de wrijvingsweerstand in de registratie-apparatuur), door de slakkevoet tijdens de samentrekking ondervonden, storend werkt. Hij verving verder de elektrische prikkeling door mechanische, n.l. door met de punten van een stomp pincet over de flanken van de slakkevoet te strijken. Van deze zelfde prikkeling gebruik makende, kon POSTMA (14) nog vaststellen, dat de grootte van de reklast tijdens de aan een contractie voorafgegane rekking niet onverschillig is: slechts een z.g. indifferente last waarborgt bij reflectorisch opgewekt tonusherstel een congruente herhaling van de BINGHAM-kromme. Voor wat de invloed van prikkelsterkte en -duur betreft, was het probleem nog steeds niet geanalyseerd; mij werd nu opgedragen dit nader te onderzoeken.

Bij de desbetreffende proeven konden wij aansluiting zoeken bij ervaringen, die POSTMA had opgedaan bij prikkeling van zenuwcentra (16) en van de voetzenuwen (14, 15). Het onderzoek werd geheel in overleg met hem uitgevoerd; voor de van hem ondervonden hulp en belangstelling moge hier hartelijke dank worden betuigd.

B. *Probleemstelling en methodiek.*

De BINGHAM-kromme, verkregen van een belaste slakkevoet, is een rekkingskromme. De helling daarvan geeft een indruk van de tegen de rekking geboden weerstand; naarmate de kromme steiler loopt, is er een groter verschil tussen de aanwezige spanning of tonus en de reklast. JORDAN (3) heeft gevonden dat die tonus geregeld wordt door het pedaalganglion. POSTMA (16) stelde vast, dat die regeling geschiedt door middel van impulsen, welke door het tonuscentrum langs de pedaalzenuwen naar de voet worden uitgezonden. Daarbij zijn te onderscheiden tonusverlagende en tonusverhogende impulsen. POSTMA heeft deze met behulp van elektrische prikkeling kunnen opwekken.

Bij prikkeling van het pedaalganglion, terwijl de spier door een constante last wordt gerekt, krijgen wij volgens POSTMA de volgende verschijnselen: Bij zeer zwakke, subliminale prikkels gebeurt er niets. Wordt echter een drempelwaarde overschreden (fig. 3, R.A. = klosafstand: 30 cm), dan treedt weerstandsverlies op. Met voortschrijdende versterking van de prikkel neemt de verlaging van de weerstand toe, totdat klaarblijkelijk een nieuwe drempel (fig. 3, R.A.: 28 cm) wordt overschreden. Dan treedt een biphasische reactie op, beginnende met een kleine contractie, welke decrescende dieper daalt dan het voetpunt waarbij de crescente begon; hieruit blijkt dus een nakomend tonusverlies. Met nog verder toenemende prikkelsterkte neemt de contractie toe evenals de tonusverlagende werking, terwijl deze laatste vanaf een zekere intensiteit (fig. 3, R.A.: 26 cm) weer geringer wordt. Tenslotte verdwijnt de doorzakking geheel en houden wij alleen een op de rekkingskromme gesuperponeerde contractie over. Men verwekt dus bij een zwakke prikkeling tonusverlies, bij sterke prikkeling kortstondige contractie, en bij prikkeling met matige sterkte een *combinatie* van beide verschijnselen.

Prikkeling van de zenuwstammen, welke van het pedaalganglion naar de voet lopen, geeft een zelfde verband tussen prikkelsterkte, tonusverlagende werking en opwekking van contractie te zien. Het mechanogram geeft echter vaak bij toenemende prikkelsterkte het volgende beeld: Eerst geen verstoring van het verloop der rekkingskromme, d.w.z. de prikkel is subliminaal voor alles. Na overschrijding van de drempel volgt weerstandsverlaging, die eerst toe- en daarna weer afneemt, vervolgens een intensiteitsgebied, dat „niets” oplevert en ten slotte contractie. Dat „niets” is slechts schijnbaar rust en komt tot stand, doordat de beide tegenovergestelde reacties elkaar opheffen. Er is dan een *summatie* in plaats van combinatie der effecten. Waar JORDAN (3, p. 579/80) schreef met toenemende prikkelsterkte „niets” of contractie te verkrijgen, had hij stellig met dit evenwichtsgebied te doen. Eerst POSTMA heeft dus van tonusverlagende of tonolytische impulsen bij het onderzoek gebruik gemaakt. Tijdens zijn onderzoek betreffende de tonische contractie werd de mogelijkheid van het opwekken dier tonolytische werking echter nog

niet voldoende beheerst. POSTMA leidde toen de prikkelstroom direct door de voet. Het ging er nu dus om, in het bijzonder na te gaan, of dezelfde afhankelijkheid van prikkelsterkte en effect ook is aan te tonen bij prikkeling van het perifere (in de voet gelegen) zenuwnet. Zoals gezegd, was ons probleem dus: *de invloed na te gaan van de intensiteit der Faradische prikkeling op de periferie (voet en zenuwnet) bij het opwekken van de tonische contractie.*

Wij maakten bij ons onderzoek gebruik van de herhalingskromme (POSTMA 11, 12, MAAS 10). Nadat de eerste rekkingskromme opgenomen is (de z.g. originele kromme, „O.K.” MAAS) met een reklast, die naar schatting de indifferente last zo goed mogelijk benadert, wordt de reklast verwijderd. Vervolgens wordt de schrijver opgetrokken, zodat de door reflectorische (mechanische) prikkeling op te wekken contractie zich kan voltrekken, zonder dat uitwendige weerstand wordt ondervonden. Is door de samentrekking de draad naar de schrijver weer gestrekt, zodat de spier zijn oorspronkelijke verkortingsgraad heeft bereikt, dan wordt opnieuw met de eerst gekozen last gerek, telkens gedurende 10 minuten; dan registreren wij de eerste herhalingskromme. Wijkt deze duidelijk van het verloop der oorspronkelijke kromme af, dan wordt voor de volgende herhalingskromme een andere reklast genomen: kleiner dan de eerste indien de kromme steiler liep, groter in geval van een vlakker verloop. Hebben wij door een gelukkige keuze direct de indifferente last te pakken, dan blijkt dat uit de congruentie der eerste twee herhalingskrommen onderling en met de originele kromme. Behoudens geringe schommelingen, vertonen de onderlinge verschillen geen gang, die zich met de rangorde der krommen in een bepaalde richting — hetzij als tonusverlies, hetzij als tonus-toename — aftekent. Is de indifferente last op deze manier gevonden, dan voltrekt zich dus telkens de volkomen tonische contractie, die behalve de verkortingsgraad ook de weerstand tegen rekking herstelt.

Daarna kan dan — bij handhaving van de gevonden indifferente last — de mechanische prikkeling vervangen worden door Faradische, waarvan de sterkte achtereenvolgens wordt opgevoerd door verschuiving van de secundaire inductieklos naar de primaire. Er wordt dus begonnen met een grote klosafstand (R.A.), d.w.z. zwakke prikkeling. Daar de voetspieren individueel zeer verschillend reageren op de prikkelsterkten, doordat de drempelwaarde grote verschillen vertoont, hangt er veel af van het geluk, of de gekozen sterkte juist geen verandering van de tonische toestand blijkt te geven. Wij krijgen dan met Faradische prikkeling na het optrekken van de schrijver even goed tonische contractie als door de mechanische prikkeling. Blijkt de tonus wél gewijzigd te zijn — wijkt de herhalingskromme dus af van die met indifferente last en mechanische prikkeling — dan moet nog worden gecontroleerd of de verandering een gevolg is van een prikkeffect op de tonus zelve, dan wel van een drempelverschuiving ten opzichte van de indifferente last. Tijdens de reeks van waarnemingen

wordt daarom na een door Faradische prikkeling opgewekte verandering van tonus (en na de op de contractie volgende rekking) weer mechanisch geprikkeld, om te zien, of de wijziging zich niet voortzet. Hadden wij b.v. met tonusvermindering te doen, dan bleek deze meestal weer terug te gaan; soms werd de oorspronkelijke weerstand geheel hersteld. In zulke gevallen mag de bij Faradische prikkeling optredende verandering van rekkingweerstand inderdaad aan die prikkeling worden toegeschreven. Alleen op den duur trad tonusverlies op of kwam — vooral bij sterke prikkeling — daarvoor contractuur in de plaats, welke verandering zich ook voortzette bij aanwending van reflectorische prikkeling en met gebruik van de last, die eerst „indifferent” was. Klaarblijkelijk verouderde het proefobject te veel, ten gevolge waarvan het dan niet meer bruikbaar was.

Met betrekking tot het gebruik van geringe prikkelsterkten valt op te merken, dat daarbij alleen samentrekking en gelijktijdig tonusverlies zouden zijn te verkrijgen, indien de prikkelrempels voor contractie en tonolyse niet voor alle elementen van ons proefobject gelijk zouden zijn. Inderdaad bleken deze elementen zich als het ware hetero-liminaal te gedragen. Bij zeer geringe prikkelsterkten moet langer geprikkeld worden dan bij grotere, om door middel van haar contractie-verwekkende werking tenslotte de oorspronkelijke verkortingsgraad van de spier hersteld te krijgen. Langdurige prikkeling stopt echter af; om dit te voorkomen werd de prikkeling, zo nodig enige malen, om de seconde onderbroken.

Bij het oudere onderzoek werd de prikkelstroom toegevoerd door stanniolreepjes, waarover de spier werd gelegd (JORDAN 8, DILLEWIJN en 's JACOB 1), of door spelden, waarmee de voet in de registratie-apparaatuur werd bevestigd (HERTER 2, POSTMA 11). Wij hebben de stroom niet overlangs door het object geleid, maar in verticale richting. De ene electrode werd gevormd door het met stanniolpapier bedekte rektafeltje met aansluiting t (Fig. 1); de andere electrode bestond uit twee evenwijdige beugels van zilverdraad (b_1 en b_2), die ieder op een flank van het proefobject worden geplaatst. De electrodehouder f is daartoe met behulp van een micrometerschroef verstelbaar in verticale richting.

Ideaal zou het natuurlijk zijn, als aan één en hetzelfde object de gehele schaal van prikkelsterkten getoetst zou kunnen worden. Dit bleek echter onmogelijk, daar de proefobjecten te veel verouderen tijdens de waarnemingen. Immers iedere rekking vordert 10 min en de verwijdering van de reklast, het optrekken van de schrijver, alsmede de opwekking van de tonische contractie minstens 3 min, elke opname dus ten minste 13 min. De bepaling van de indifferente last geschiedt aan minstens drie krommen, soms echter aan zeven. Daarna vergt iedere opname na elektrische prikkeling en de daarbij behorende contrôle met reflectorische ongeveer 30 min. De bepalingen van de indifferente last en van een drietal punten der intensiteitsschaal eisen dus gemiddeld rond 150 min, zodat

het praeparaat dan ondertussen bijna 3 uur oud is. Wij moesten daarom met meerdere objecten werken, doch waar de voetspieren individueel zeer verschillend reageren op de prikkelsterkte, diende een methode te worden gevonden om de resultaten der waarnemingen, verricht bij verschillende voeten, tot een bepaalde basis te herleiden, teneinde quantitatief vergelijkbare gegevens te kunnen verkrijgen, die elkaar tot een volledige reeks zouden aanvullen.

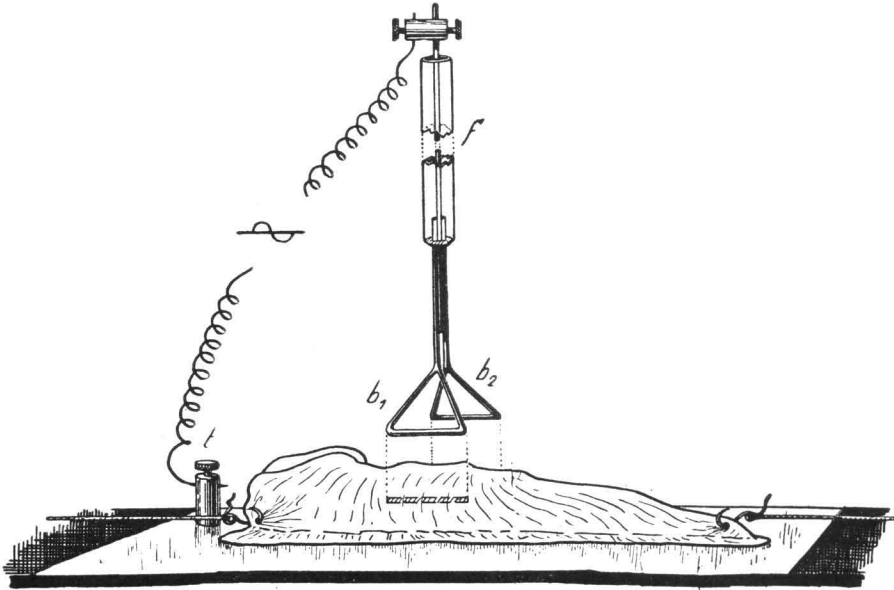


Fig. 1.

Schets van de elektroden voor Faradische prikkeling, welke elektroden de stroom direct op de voetspier en zijn zenuwnet overdragen. Overige toelichting in de tekst.

Daartoe werd voor elk proefobject de bij de indifferente last met reflectorische prikkeling verkregen herhalingskromme als basis genomen. Voor de berekeningen bezigden wij het gewicht van het papieroppervlak, dat omsloten werd door de abscis (aan de bovenzijde), de ordinaat (op de rechter zijde) en de kromme van links-boven naar rechts-onder (vgl. N. POSTMA 13, p. 1154). Dat oppervlak werd op 100 gesteld en de veranderingen in het verloop der krommen werden daarop omgerekend. Bij verhoging van de tonus wordt het oppervlak dus kleiner dan 100, bij tonolytische werking der prikkels groter dan 100.

Bij de Faradische prikkeling werd altijd met grotere klosafstanden begonnen en vervolgens de prikkelsterkte verhoogd door de afstand kleiner te maken.

C. Resultaten en bespreking.

Het kwam er nu dus op aan na te gaan, of met toenemende prikkelsterkte achtereenvolgens waar te nemen waren: 1e. toenemend weerstands-

verlies, met een maximum, waarna een vermindering daarvan zou verschijnen; 2e. eventueel een overgangsgebied, waar de kromme zich handhaaft op een waarde van omstreeks 100%; en 3e. een toenemende verhoging van de tonus. Inderdaad werden verschillende delen van deze

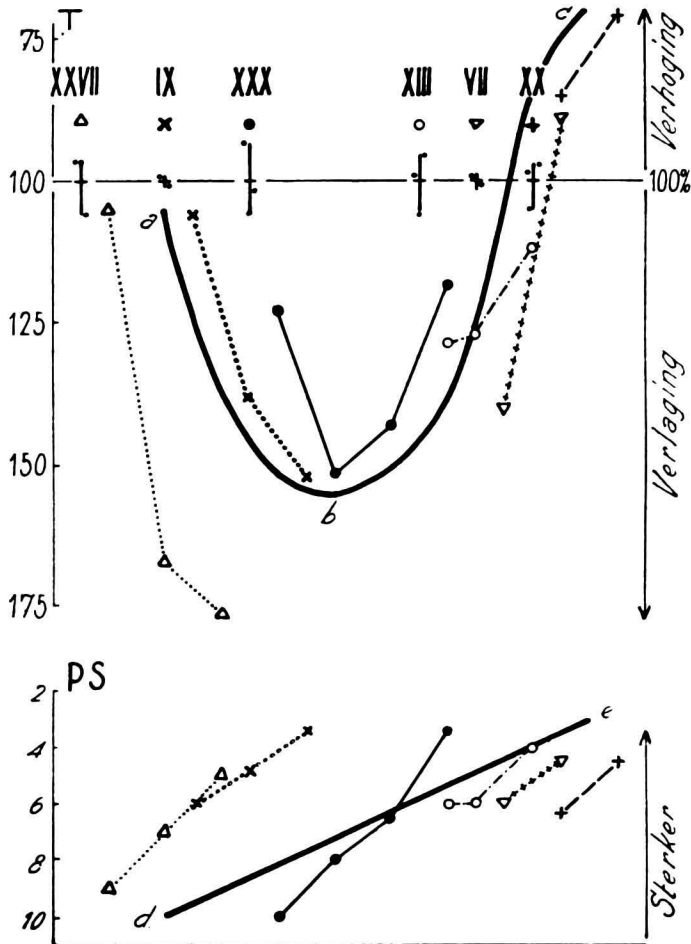


Fig. 2.

De bovenste figuur geeft de tonus-verlaging of -verhoging; T = tonus; 100% = tonus ongewijzigd. De onderste figuur geeft de bijbehorende prikkelsterkten (= PS) in cm afstand tussen secundaire en primaire inductieklos. De dik getrokken lijnen a-b-c en d-e zijn afgeleide krommen. Overige toelichting in de tekst.

reeks van effecten aan onderscheidene voeten gevonden. Tabel I geeft een overzicht van het geheel der resultaten. In fig. 2 zijn enige hiervan in een aaneensluitende reeks tot een grafische voorstelling samengesteld. Beschouwen wij de waarden, verkregen van object XXVII, bij wijze van voorbeeld nader:

De drie herhalingskrommen (opgenomen met de voor dit object indifferente last) leverden 218,75, 218,75 en 239,5 mg, dus gemiddeld

225,5 mg, hetgeen op 100 % gewaardeerd wordt. Daarop omgerekend krijgen wij dan voor de herhalingskrommen 97, 97 en 106 %; deze waarden zijn links bovenaan aangegeven. Zo is op de abscis van 100 % voor ieder object de speling te beoordelen van de herhalingskrommen, opgenomen na herstel door reflectorische prikkeling. Vervolgens werd de tonische contractie opgewekt door Faradische prikkeling; in de onderste helft van de grafiek zijn de prikkelsterkten opgegeven in cm klosafstand. Zo vonden wij voor nummer XXVII na elkaar:

Klosafstand 9 cm: oppervlak 106 %, contrôle refl.pr. 108 %;
 „ 7 „ „ 168 %, „ „ 152 %;
 „ 5 „ „ 176 %.

De eerste Faradische prikkeling was dus nog subliminaal, de tweede werkte sterk tonolytisch, de derde voegde daaraan nog iets toe.

TABEL 1.

Effecten		De pijlen geven de opeenvolging											
Toenemende prikkelsterkte ↓	Subliminaal	↓		↓									
	Tonolyse	toenemend	↓	↓	↓	↓		↓					
		maximum			↓	↓	.	↓	↓	↓	↓		
		afnemend						↓	↓	↓	↓		
	Indifferent								↓	↓	↓		
	Tonusverhoging									↓	↓	↓	↓
Aantal gevallen:		3	1	2	6	2	3	8	4	1	3	11 X	

Zo werden naast elkaar de uitkomsten van de objecten XXVII, IX, XXX, XIII, VII en XX in grafiek gebracht en leverde iedere spier een deel van het schema. De verschillende reacties hebben echter één beginsel gemeen, namelijk dat met toenemende prikkelsterkte een bepaalde volgorde der verschijnselen optreedt, hetgeen duidelijk in tabel 1 is te zien, indien men van de pijlen naar links opzoekt, welke effecten aan verschillende objecten achtereenvolgens werden verkregen. De meest overtuigende combinatie geeft wel de middelste pijl met de omslag in de tonolyse (3 maal waargenomen, w.o. object XXX afgebeeld in fig. 2). Daarom is het geoorloofd bij de samenstelling der grafiek die volgorde in acht te nemen. Dan tekent zich uit het geheel der waarnemingspunten een kromme a-b-c af, zoals die van één object verkregen zou kunnen zijn, indien de gehele reeks waarnemingen daaraan uitvoerbaar was. De bijbehorende lijn der prikkelsterkten is dan weer te geven met de kromme d-e. Wij vonden dus door prikkeling van de slakkevoet zelve — evenals POSTMA bij prikkeling van de pedaalzenuwen — twee intensiteits-gebieden, waarbij de

Faradische prikkeling geen verandering van de tonische toestand ten gevolge heeft. Bij de grotere klosafstanden is de prikkel klaarblijkelijk subliminaal, bij de sterkere prikkeling heffen tonusverlaging en -verhoging elkaar op, zodat de summatie een evenwicht oplevert. Wij kunnen een dergelijk gebied van prikkelsterkten ook verwachten. Immers, zetten wij de door POSTMA bij prikkeling van het tonuscentrum verkregen combinatie der tegengestelde effecten op een assenstelsel uit, zoals fig. 3 ze weer geeft, dan was er bij klosafstand $25\frac{3}{4}$ cm een gebied, waar de contractie een zelfde uitslag naar boven gaf als de tonolyse naar beneden. Prikkelt men het centrum, dan treden beide reacties na elkaar op en zijn zij als zodanig te onderscheiden. Prikkeling van de periferie wekt ze klaarblijkelijk simultaan op. POSTMA vond bij prikkeling van de pedaalzenuwen beide reactie-typen, bij het ene object successief, bij het andere simultaan.

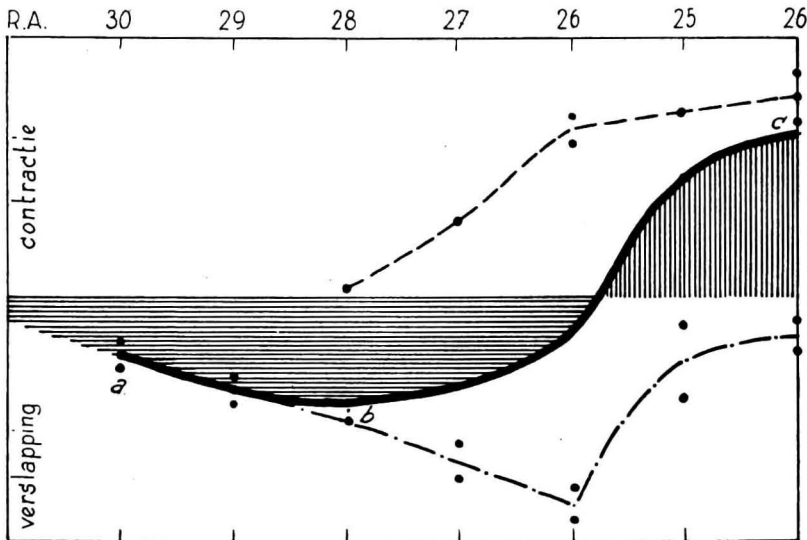


Fig. 3.

Krommen, afgeleid uit Abb. 3 der publicatie van JORDAN en POSTMA (9), p. 1174. Op de abscis de prikkelsterkten in cm klos-afstand (= RA), op de ordinaten de tonusverlaging naar beneden, de contracties naar boven. De zwaar getrokken kromme a-b-c geeft de algebraïsche summatie van de krommen, welke door de tonolyse-punten en door de contractie-punten getrokken kunnen worden. Die kromme stemt principieel overeen met de gefingeerde kromme uit fig. 2.

D. Samenvatting.

Wij onderzochten de invloed van de prikkelsterkte op het tonusherstel, verkregen door middel van een tonische contractie, opgewekt door Faradische prikkeling van de slakkevoet zelve.

Het mechanogram geeft bij toenemende prikkelsterkte achtereenvolgens: eerst niets (d.w.z. de prikkel is subliminaal voor alles), daarna tonusver-

laging, vervolgens niets en ten slotte tonusverhoging. Dat tweede „niets“ is slechts schijnbaar rust en komt tot stand, doordat de beide tegenovergestelde reacties elkaar opheffen (summatie). Hierdoor is het verklaarbaar, dat bij opwekking van tonusherstel door electriche prikkeling na rekking in sommige gevallen een juist herstel werd verkregen (POSTMA 1935), en in andere gevallen of verlies of verhoging van de weerstand, als de samentrekking de verkortingsgraad hersteld had.

Wij vonden dus een zelfde verband tussen prikkelsterkte en prikkel-effect, als POSTMA heeft waargenomen bij prikkeling van het pedaalganglion en van de pedaalzenuwen.

Zusammenfassung.

Wir untersuchten den Einfluss der Reizstärke auf die Wiederherstellung des Tonus, wenn die tonische Kontraktion mittels Faradischer Reizung des Helixfusses ausgelöst wurde. Wir fanden die gleiche Gesetzmässigkeit wie POSTMA bei Reizung der Pedalganglien und der Pedalnerven: Tonuslösung mit eben überschwelliger Reizung, Tonuserhöhung mit Reizen grösserer Intensitäten und dazwischen täuscht das Mechanogramm Ruhe vor, weil die antagonistischen Effekte der „indifferenten“ Reizung einander aufheben (algebraische Summation).

Abb. 1. Aufstellung für Faradische Reizung des Schneckenfusses. Zur einen Elektrode dient der mit Stanniolpapier bedeckte Tisch des Dehnungsapparates; der Reizstrom erreicht hier die Sohle des Muskels. Die andere Elektrode endet in zwei paralleler Bügel (b_1 und b_2) und wird in ihrem Halter (f) mittels einer Mikrometerschraube auf den Rücken des Fusses gesenkt. Der Reizstrom passiert den Fuss also in vertikaler Richtung.

Abb. 2. Grafische Vorstellung der Tonusänderungen, ausgelöst durch Faradische Reizung des Muskels und seines Nervennetzes. Die Resultate verschiedener Füsse sind mit römischen Ziffer und den darüberstehenden Merkmalen angedeutet. Der Tonus wurde gemessen an den Oberflächen zwischen Dehnungskurve, dem Ordinaten des Endpunktes und oberer Abszisse. Pro Fuss diente die Fläche der Wiederholungskurven (der Fuss wurde zuerst mechanisch statt elektrisch gereizt) als Urmaass, dessen Mittelwert gleich 100 gesetzt wurde. Mittels diesen Urmaassen waren auch die Resultate verschiedener Füsse vergleichbar. Flächenvergrößerung durch Tonussenkung liefert dann mehr als 100, Tonuserhöhung weniger. Man findet in der oberen Hälfte der Figur einige Beispiele abgebildet. Der untere Teil gibt die zugehörigen Reizstärken in cm Rollabstand an. Die dick gezeichneten Kurven a-b-c und e-d geben, die wirklich erhaltenen Daten berücksichtigend, wieder, wie ein Fuss reagieren würde, wenn mit steigenden Reizstärken die ganze Intensitätsskala an einem einzigen Muskel durchgemessen werden könnte.

Abb. 3. Diese Kurven sind abgeleitet aus Abb. 3 einer Publikation von JORDAN & POSTMA (9, S. 1174). Die Abszisse gibt die Reizstücken in cm Rollabstand. Auf den Ordinaten nach unten Tonussenkung, nach oben Kontraktion. Die dick ausgezogene Kurve a-b-c gibt die algebraische Summation der Lösungs- und Kontraktionskurven. Sie entspricht prinzipiell der fingierten Kurve a-b-c der Abb. 2.

Summary.

Our problem was the relation between the strength of the stimulation and the restauration of the tonus by tonic-contraction which is evoked faradically in the foot-muscle of the snail and its nerve-net. We found the same connection as POSTMA stimulating the pedal-ganglion and the pedal-nerves: Tonolyse with just-liminal stimulation, tonus-enhancement with stronger stimuli. Between these intensities of weak and strong excitation there are "indifferent" stimuli which produce no effect in the myomechanogram: it seems that they maintain rest, in fact the antagonistic effects compensate each other.

Fig. 1. Arrangement for faradic stimulation of the foot muscle of the snail. The stanniol-cover of the extension table is one electrode; here the alternating current reaches the sole of the foot. The other electrode ends in two parallel bows (b_1 and b_2). By means of a micrometerscrew its holder (f) can be placed downwards on the back of the foot muscle. Thus the alternating current passes the muscle in a vertical direction.

Fig. 2. Scheme of the tonus alterations evoked by direct faradic stimulation. The results obtained from different feet are marked with Roman numerals and the figures placed above the ciphers, Tonus is measured on the area enclosed by the extension curve, the ordinate of its end and the upper abscissus. Per foot muscle the area of some (at least three) consecutive repetitive graphs obtained by subjecting the foot to mechanical stimuli in stead of electrical ones, gives the standard: the average of these areas is fixed at 100. The standards of different feet enable us to compare the results obtained from these muscles. Tonus decrease is shown by increase of the area (more than 100), tonus increase by the opposite. The upper part of the figure shows some examples. The lower part gives the excitation-strengthes belonging to the data of the upper part. The curves a-b-c and d-e are constructed after the represented data. These graphs give an impression how a foot will answer to stimuli of increasing strength if it should be possible to test one muscle with all intensities.

Fig. 3 is derived from Abb. 3 in a paper of JORDAN & POSTMA (9, p. 1174). Absciss: increasig excitation intensities (in cm coil distance). Ordinate: downwards means tonolyse, upwards contraction. The curve a-b-c is constructed by algebraic summation of the tonolyse and contraction graphs and is congruent with curve a-b-c in fig. 2.

Résumé.

Nous avons déterminé l'influence de l'intensité de l'excitation sur la restauration du tonus par une contraction tonique provoquée en excitant au moyen d'un courant inducteur le pied de l'escargot et son réseau nerveux. Nous avons trouvé une relation identique à celle que POSTMA a constatée en stimulant le ganglion pédal ou les nerfs pédieux: Tonolysie avec des stimulus justement liminaires, tonogenèse par excitation plus intense. Entre ces intensités de stimulation faible et forte, on trouve des excitants moyens qui ne causent aucun mouvement dans le méchanogramme enregistré. En apparence ils n'attaquent pas l'état de repos du muscle, en réalité les effets antagonistiques s'équilibrent.

Fig. 1. Arrangement pour la stimulation faradique. La couverture de papier d'étain sur la table de traction sert d'électrode. Elle apporte les courants induits à la sole du pied. L'autre électrode dont le porteur se meut verticalement par le moyen d'une vis micrométrique se termine par deux cuillers parallèles (b_1 et b_2). Elles sont placées sur le dos du pied. Le courant induit traverse donc le muscle en direction verticale.

Fig. 2. Schéma des modifications du tonus provoquées par la stimulation du pied. Les résultats obtenus sur différents pieds sont marqués de chiffres romains et distingués par les signes placés au-dessus des chiffres. Le tonus est mesuré à la superficie limitée par la courbe d'allongement, l'ordonné de la fin de cette courbe et l'abscisse supérieure. Pour chaque muscle on trouve un témoin valide dans la grandeur moyenne des superficies appartenant à plusieurs (au moins trois) courbes successives. Celles-ci sont obtenues après des contractions toniques, provoquées par stimulation mécanique au lieu de stimulation électrique. La moyenne est fixée à 100. Ce témoin individuel peut aussi nous servir de base pour comparer les résultats obtenus sur différents muscles. La diminution du tonus est signalé par un accroissement de la superficie au delà de 100. L'augmentation du tonus produit l'inverse. La moitié supérieure de la figure donne quelques exemples. La partie inférieure montre les intensités des excitants faradiques en cm distance de la bobine induite; elles sont reliées aux résultats, donnés au-dessus. Les courbes a-b-c et d-e sont construites en rapport avec les exemples donnés. Elles nous donnent une idée approximative des réactions du muscle à des stimulus d'intensité progressive, s'il était possible de parcourir toute l'échelle d'intensité avec un seul pied sujet.

La fig. 3 est dérivée de la fig. 3 dans l'article de JORDAN & POSTMA (9, p. 1174). Abscisse: accroissement de l'intensité du stimulus. Ordonnés: du bas indiquent tonolysie, ceux du haut la contraction. La courbe a-b-c est construite par l'addition algébrique des courbes de tonolysie et de contraction; elle est équivalent à la courbe a-b-c de la fig. 2.

LITERATUUR.

1. DILLEWIJN, C. VAN en J. C. 's JACOB, Pflüg. Arch. **205**, 188—200 (1924).
2. HERTER, K., Zs. f. vergl. Physiol. **13**, 709—739 (1931).
3. JORDAN, H. J., Pflüg. Arch. **110**, 533—597 (1905).
4. JORDAN, H. J. en J. D. F. HARDENBERG, Zs. f. vergl. Physiol. **4**, 545—563 (1926).
5. JORDAN, H. J., Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam **33**, 788—791 (1930).
6. JORDAN, H. J., First Report on Viscosity and Plasticity, Amsterdam (1935), 214—256; (2nd ed. (1939), 214—262).
7. JORDAN, H. J., Vakbl. Biol. **21**, 117 (1940).
8. JORDAN, H. J. en P. J. v. D. FEEN, Abderhalden's Hb. d. biol. Arb. meth., Abt. IX TI. 4, 295—343 en 367—372 (1929).
9. JORDAN, H. J. en N. POSTMA, Proc. Ned. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **44**, 1169—1177 (1941).
10. MAAS, J. A., Arch. Néerl. Physiol., **23**, 1 (1938).
11. POSTMA, N., 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).
12. POSTMA, N., Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **38**, 1036—1040 (1935).
13. POSTMA, N., Proc. Ned. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **44**, 1151—1159 (1941).
14. POSTMA, N., Arch. Néerl. Physiol., **26**, 426—435 (1942).
15. POSTMA, N., Versl. Ned. Akad. v. Wetensch., Amstedram, **52**, 380—391 (1943).
16. POSTMA, N., Hand. 29e Ned. Natuur- en Geneesk. Congres 185—188 (1943).
17. POSTMA, N., Vakbl. v. Biol., **25**, 33—40 (1944).
18. SWINDEREN, J. W. DE MAREES VAN, De regeling van den tonus in de spieren van *Helix pomatia*. Diss. Utrecht, 76 p. (1927).