40e Jaargang • November 1941 • No. 11 (516)

NATURA

MAANDORGAAN DER NEDERLANDSCHE NATUURHISTORISCHE VEREENIGING

REDACTEUR: A. L. C. A. VAN NIJNANTEN - KONINGINNESTRAAT 80 BREDA
TWEEDE REDACTEUR: J. G. SLOFF HALSTERSCHE WEG BERGEN-OP-ZOOM

Prof. Dr. E. H. Hazelhoff • Groningen

De ademhaling der Waterdieren.

Luchtdieren onttrekken met behulp van hun longen of tracheeën zuurstof aan de hen omringende l u c h t; evenzoo onttrekken waterdieren met hun kieuwen zuurstof aan het hen omringende w a t e r. In gewoon water, zooals het in de natuur voorkomt, is altijd wel zuurstof in opgelosten toestand aanwezig. Dat er opgeloste gassen in voorkomen, blijkt duidelijk, als we water tot b.v. 80° C verwarmen in een glas: er verschijnen dan talrijke kleine gasbelletjes, die bij analyse voor ongeveer 1/3 of 1/4 deel uit zuurstof blijken te bestaan (de rest is stikstof en koolzuur). Gassen zijn n.l., in tegenstelling met b.v. suiker, in warm water minder goed oplosbaar dan in koud water; verwarming maakt dus, dat de in het water aanwezige gassen „uit oplossing gaan", of m.a.w.: ze worden z i c h t b a a r, er vormen zich g a s b e l l e t j e s. Door water korten tijd te koken kan men a l l e opgeloste gassen er uit drijven. Koelt men uitgekookt water af, zonder dat het met lucht in aanraking komt, dan blijft het zuurstofvrij; een visch, die in dergelijk water gebracht wordt, begint dadelijk zeer diep en snel te ademen (hetgeen een teeken is van zuurstofgebrek) en sterft na korten tijd den verstikkingsdood.

De meeste waterdieren bezitten kieuwen; er bestaan echter ook soorten, die geen kieuwen (of andere ademhalingsorganen) bezitten. Het pantoffeldiertje (Paramaecium) bezit geen kieuwen, en neemt toch voortdurend zuurstof op uit het omringende water; per gram levende stof verbruikt Paramaecium zelfs vrij wat meer zuurstof dan de mensch. Hoe is dat mogelijk? De verklaring is zeer eenvoudig: de zuurstof komt bij Paramaecium door het lichaams-

oppervlak naar binnen, overal dus, waar het lichaam aan het water grenst. Het is een questie van afmetingen: de zuurstofbehoefte van een dier is in groote lijnen evenredig met zijn v o l u m e, en de mogelijkheid van zuurstofopname door de huid (door diffusie) is natuurlijk evenredig met het aanrakings-o p p e r v l a k tusschen dier en milieu. Nemen we nu een oogenblik aan, dat de verhouding tusschen lichaamsoppervlak (zuurstofopname) en lichaamsvolume (zuurstofbehoefte) bij Paramaecium zoo is, dat het dier door zijn „huid" juist voldoende zuurstof kan krijgen; het heeft dan natuurlijk geen ademhalingsorganen noodig. Bij een grooter dier van denzelfden vorm ligt de zaak echter minder gunstig. We stellen ons b.v. een diersoort voor, die denzelfden lichaamsvorm heeft als Paramaecium, doch in alle afmetingen 100 x zoo groot is (dus b.v. 15 mm. lang i.pl.v. 0.15 mm., enz.). De zuurstofbehoefte van dit dier zal (ruwweg) $100^3 = 1.000.000$ x zoo groot zijn als die van Paramaecium; de zuurstofopname door de huid kan echter slechts $100^2 = 10.000$ x zoo snel gaan. Krijgt Paramaecium juist genoeg zuurstof, dan krijgt het grootere dier slechts 1% van wat het noodig heeft. Het grootere dier kan dus n i e t leven zonder speciale organen (longen, tracheeën of kieuwen) ter vergrooting van zijn aanrakingsoppervlak met het milieu. Inderdaad leert de ervaring, dat alle grootere diersoorten speciale ademhalingsorganen bezitten, kleine en zeer kleine daarentegen zelden of nooit. Deze regel geldt zelfs binnen één en dezelfde diersoort: vele kreeftachtige dieren, die in volwassen toestand flinke en ingewikkeld gebouwde kieuwen bezitten, hebben in hun jongste larvenstadia wel allerlei andere organen, maar nog geen spoor van kieuwen. Deze treden pas bij de latere ontwikkelingsstadia op en worden grooter en meer gecompliceerd van bouw, naarmate het dier groeit en de verhouding tusschen zuurstofbehoefte en huidoppervlak ongunstiger wordt.

In nog een ander opzicht hebben alle zeer kleine dieren het gemakkelijk. De afstanden van hun lichaamsoppervlak tot het centrum van hun lichaam zijn zoo gering, dat de verplaatsing der zuurstofmoleculen rustig kan worden overgelaten aan d i f f u s i e. Diffusie in waterige oplossing (en dus ook in de weefsels van een dier) is weliswaar een uiterst langzaam proces, maar een afstand van 0.1 mm. of minder is op deze wijze toch nog wel te overbruggen. Bij groote dieren met hun zooveel grootere „afstanden" bin-

nénin het lichaam kan de verplaatsing der zuurstofmoleculen echter onmogelijk aan diffusie worden overgelaten. Grootere dieren moeten in hun lichaam dus een speciaal transportsysteem hebben met een c i r c u l e e r e n d e v l o e i s t o f (het bloed), die door een pomp of motor (het hart) in voortdurende beweging wordt gehouden. Deze vloeistof stroomt langs alle organen, o.a. ook langs de ademhalingsorganen; zij neemt hier zuurstof op, en geeft de zuurstof elders in het lichaam weer af.

Een derde moeilijkheid voor grootere dieren is de aanvoer van versch (zuurstofrijk) water naar de kieuwen, resp. de aanvoer van versche (zuurstofrijke) lucht naar de longen en tracheeën. Ook wat dat betreft heeft een zeer klein dier het gemakkelijk: het verbruikt zoo weinig zuurstof, dat de van nature in zijn omgeving voorkomende lucht- of waterstroomingen al heel gauw toereikend zijn om een voldoende aanvoer van zuurstof te waarborgen. Grootere dieren echter moeten weer speciale middelen hebben, om het water bij (resp. de lucht in) hun ademhalingsorganen te verversch en. De ademhalingsbewegingen van een mensch, een zoogdier, een vogel, een visch zijn zoo opvallend, dat iedereen ze kent; maar ook bij kikvorschen, slangen, schildpadden, insecten, kreeften, slakken, inktvisschen, vele wormen enz. komen ademhalingsbewegingen voor, bewegingen dus, die geen andere functie hebben dan voor de verversching van de lucht in hun longen of tracheeën, resp. van het water bij hun kieuwen, te zorgen.

Men meende vroeger, dat a l l e insecten, spinnen, slakken enz. ademhalingsbewegingen vertoonden. Dat is echter niet juist: voorzoover het l a n ddieren zijn, kunnen deze bewegingen ook ontbreken. Dat is te meer opvallend, omdat even groote en even actieve w a t e rdieren wèl steeds ademhalingsbewegingen vertoonen. De verklaring is niet moeilijk: de diffusiesnelheid van gasvormige zuurstof is vele duizenden malen grooter dan die van opgeloste zuurstof, en zoo is het te begrijpen, dat bij vele niet al te groote en niet al te actieve landdieren de ademhalingsbewegingen ontbreken. Dit geldt b.v. voor vele niet-vliegende insecten (o.a. practisch alle insectenlarven en -poppen), voor vele (zoo niet alle) spinnen en voor sommige longslakken (b.v. de poelslak en de posthoornslak). Wèl hebben al deze landdieren een bloedsomloop noodig, want de verplaatsing van zuurstof i n het lichaam kan (uitgezon-

derd bij de insecten) niet in gasvormigen toestand gebeuren, en in bloed gaat de diffusie van opgeloste zuurstof even langzaam als in water. - Bij de insecten komt de zuurstof langs de zeer sterk vertakte tracheeën in gasvorm tot vlakbij elke lichaamscel; hier is de bloedsomloop dus alleen noodig voor transport van a n d e r e stoffen, o.a. van de voedingsstoffen (van het darmkanaal naar de rest van het lichaam).

Het is na het voorgaande wel duidelijk, dat een k i e u w aan verschillende eischen moet voldoen. In de eerste plaats moet het aanrakingsoppervlak tusschen bloed en water groot zijn; hiervoor is gezorgd door de ontwikkeling van tallooze plooien. Men heeft b.v. berekend, dat het kieuwoppervlak van een snoek van 650 gram niet minder dan 8.1 dm^2 bedraagt, dat is eenige malen het huidoppervlak. - In de tweede plaats moet de scheidingswand tusschen water en bloed natuurlijk dun zijn (de zuurstofmoleculen moeten hier immers doorheen diffundeeren om van het water in het bloed over te gaan). Ook dat klopt: de dikte van het kieuwepitheel bedraagt bij vele vischsoorten omstreeks 0.01 mm. - In de derde plaats moet er veel bloed door de kieuwplaatjes stroomen. Ook dat is in orde; vergeleken met andere organen worden de kieuwen altijd zeer overvloedig met bloed doorstroomd. - Tenslotte moet er natuurlijk een krachtige waterstroom l a n g s de kieuwen geleid worden. Het zijn de reeds genoemde ademhalingsbewegingen, die hiervoor zorgen; een paling van 450 gram pompte bij 16° C per min. 42 cm^3 water langs zijn kieuwen en bij 26° C zelfs 170 cm^3 per min.

Men kan zich de vraag stellen, hoe het eigenlijk met de „efficiency" van de kieuwwerking gesteld is; heeft het water, dat één keer langs de kieuwen van een visch of een kreeft gepasseerd is, veel van zijn opgeloste zuurstof verloren? Tot voor kort was het niet gemakkelijk, dit te onderzoeken, omdat men geen methode kende om kleine watermonsters op hun gehalte aan opgeloste zuurstof te onderzoeken. Sedert 1935 stelt de methode van VAN DAM ons in staat, het zuurstofgehalte van 1 cm^3 water nauwkeurig te bepalen. Met behulp van een pipetspuit zuigt men bij een rustig in een aquarium liggende visch 1 cm^3 water op, zoo als het uit de kieuwholte naar buiten komt. Analyse van dit water leert, dat na één passage langs de kieuwen een groot gedeelte van de

opgeloste zuurstof verdwenen is. Men vindt b.v. in het ingeademde water 5, in het uitgeademde water 1 cm^3 zuurstof per L. water; in dat geval spreken we van een „utilisatie" van 80%, omdat van de 5 cm^3 zuurstof 4 cm^3 verdwenen is. Bij de paling en de forel vond VAN DAM een utilisatie van meestal 65 à 80%.

Hoe is dit bij andere waterdieren? Een verblijf aan het Zoölogisch Station te Napels in 1938 stelde mij in staat, de utilisatie van verschillende visschen, kreeften, krabben, slakken, inktvisschen enz., alle met flink ontwikkelde kieuwen, te onderzoeken; bovendien werden nog eenige ringwormen en stekelhuidigen onderzocht, die ook langs hun meer eenvoudig gebouwde kieuwen een waterstroom weten op te wekken. De gemiddelde utilisatie der genoemde groepen bleek te zijn: visschen 62%, inktvisschen 63%, slakken 68%, kreeften en krabben 49%, ringwormen 41%, stekelhuidigen 53%. - Enkele diersoorten (een visch, een inktvisch en een krab) werden ook in tamelijk zuurstofarm water onderzocht; zelfs onder deze omstandigheden bleef hun utilisatie flink hoog.

Geheel andere waarden werden gevonden bij sponsen, mosselen en ascidiën, n.l. resp. 19%, 7% en 6%. De verklaring voor dit enorme verschil is niet moeilijk te vinden: sponsen, mosselen en ascidiën gebruiken de waterstroom niet alleen voor ademhalings-, maar ook voor voedingsdoeleinden. Het zijn zgn. p a r t i k e l e t e r s, dieren dus, die zich voeden, door uit het langs hun kieuwen of (bij sponsen) door hun lichaam stroomende water alle kleine, zwevende deeltjes (planktonorganismen en „detritus") uit te zeven. Om aan voldoende voedsel te komen, zijn zij gedwongen zeer groote hoeveelheden water langs hun zeefapparaat te laten gaan, veel meer dan voor hun zuurstofvoorziening noodig is; vandaar, dat de zuurstofutilisatie bij al deze dieren zeer gering is - zij hebben immers lang niet alle zuurstof noodig, die in al dat water aanwezig is. In tegenstelling met deze partikeleters laten de dieren, die zich op andere wijze voeden (visschen, inktvisschen, slakken, kreeften, krabben enz.) niet méér water langs hun kieuwen stroomen, dan voor de ademhaling noodig is; zij halen wèl bijna alle zuurstof uit dat water, hun utilisatie is hoog. - Bij nagenoeg alle mosselen en ascidiën zijn de kieuwen opvallend groot en is de doorstrooming dezer kieuwen met bloed zwak of vrij zwak. Ook dat hangt natuurlijk samen met het feit, dat de kieuwen hier als hoofdfunctie hebben: het uitzeven van voedseldeeltjes.

Wij willen ons nu verder speciaal bezighouden met de niet-partikeleters en ons in het bijzonder de vraag stellen: hoe is het mogelijk, dat het ademhalingswater, dat toch slechts gedurende een onderdeel van een seconde met de kieuwplaatjes in aanraking is, in korten tijd een zoo groot deel van zijn opgeloste zuurstof kwijtraakt? Een zoo efficiënte werking der kieuwen moet wel berusten op een zeer doelmatige structuur. De op pag. 6 genoemde factoren: een groot aanrakingsoppervlak tusschen bloed en water, een dunne scheidingswand, een krachtige bloedstroom i n en een krachtige waterstroom l a n g s de kieuwplaatjes zijn natuurlijk voor een goede functie van groot belang; ze verklaren echter niet alles, en de in verschillende hand- en leerboeken voorkomende afbeeldingen van kieuwen zijn t.a.v. bepaalde bijzonderheden, die voor een efficiënte werking van het grootste belang zijn, geheel onjuist. Laten wij, teneinde dit nader toe te lichten, ons om te beginnen weer beperken tot de visschen.

In tal van boeken komt een teekening voor, die een horizontale doorsnede door de kieuwstreek van een beenvisch voorstelt (zie fig. 1). Een dergelijke teekening kan onmogelijk juist zijn, want

Fig. 1.

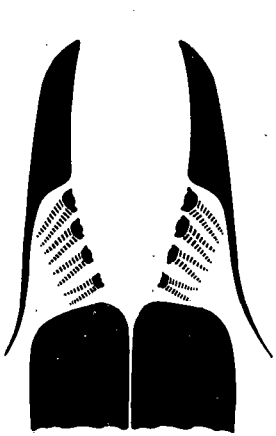


Fig. 2.

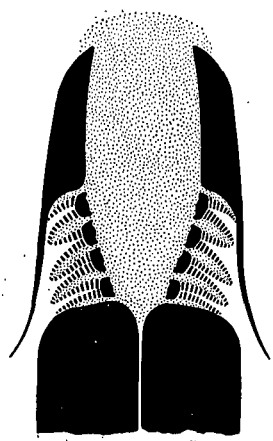


Fig. 1. Horizontale doorsnede door de kieuwstreek van een beenvisch (schema), zooals deze in diverse hand- en leerboeken is afgebeeld. - De werkelijkheid is anders: bij een levende visch rusten de kieuwfilamenten met hun toppen tegen elkaar, als afgebeeld in fig. 2.

Fig. 2. Horizontale doorsnede door de kieuwstreek van een beenvisch (schema). De kieuwfilamenten rusten met hun toppen tegen elkaar; de scheiding tusschen inspiratieruimte (gestippeld) en exspiratieruimten (links en rechts van de kieuwen) is dus volledig.

uit het utilisatiecijfer der visschen is te concludeeren, dat e l k waterdeeltje, dat van de inspiratieruimte naar de exspiratieruimten (of zooals men meestal zegt: van de mondholte naar de kieuwholten) stroomt, vlak langs een der tallooze, rijk met bloed doorstroomde kieuwplaatjes moet gaan. Bij nadere beschouwing van

de kieuwen van een levende visch blijkt dit ook inderdaad zoo te zijn: er zijn natuurlijk tallooze, uitermate nauwe openingen tusschen de kieuwlamellen of kieuwplaatjes, maar er is g e e n e n k e l e w ij d e o p e n i n g tusschen de in- en de exspiratieruimte. De gezamenlijke kieuwplaatjes vormen a.h.w. een nauwmazige zeef, en deze zeef vertoont geen enkel g r o o t „lek"; een andere weg van de in- naar de exspiratieruimte behalve de tallooze zeer nauwe „mazen" is er niet. Een horizontale doorsnede door de kieuwstreek van een beenvisch ziet er niet uit als fig.1, maar als fig. 2 (schematisch). - Fig. 3—5 geven te zien, hoe de kieuwen er minder geschematiseerd en van terzijde gezien uitzien; altijd

Fig. 3.

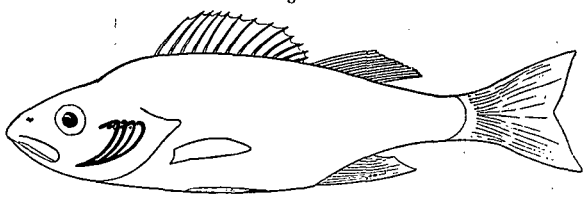


Fig. 3. Een baars, gezien van links. Het linker kieuwdeksel is doorzichtig gedacht en de daaronder liggende vier linker kieuwbogen zijn aangegeven.

(naar v a n D a m).

Fig. 4.

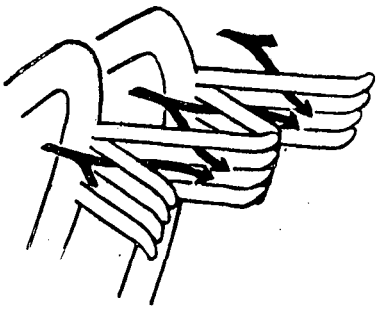


Fig. 4. Twee van de kieuwbogen van fig. 3, elk voorzien van twee rijen filamenten (zelfde stand als in fig. 3). Van elke rij zijn slechts vier filamenten geteekend. De pijlen geven aan, hoe het water tusschen deze filamenten door van de inspiratieruimte naar de exspiratieruimte stroomt.

(naar v a n D a m).

rusten de toppen van de achterste rij filamenten van de eerste kieuwboog tegen die van de voorste rij filamenten van de tweede kieuwboog, enz.

Dat in allerlei boeken de onjuiste stand van fig. 1 voorkomt, is gemakkelijk te verklaren; het is eenvoudig een gevolg van de omstandigheid, dat bij een in alcohol of formol geconserveerde visch de stand inderdaad is als in fig. 1. Licht men bij een l e v e n d e visch het kieuwdeksel op, dan kan men zich gemakkelijk overtuigen, dat de werkelijke stand onder normale omstandigheden (dus onder water!) is als in fig. 2. Slechts af en toe ziet men een deel der filamenten een oogenblik den stand aannemen van fig. 1; er ontstaat dan dus gedurende b.v. ½ sec. een spleetje, dat echter

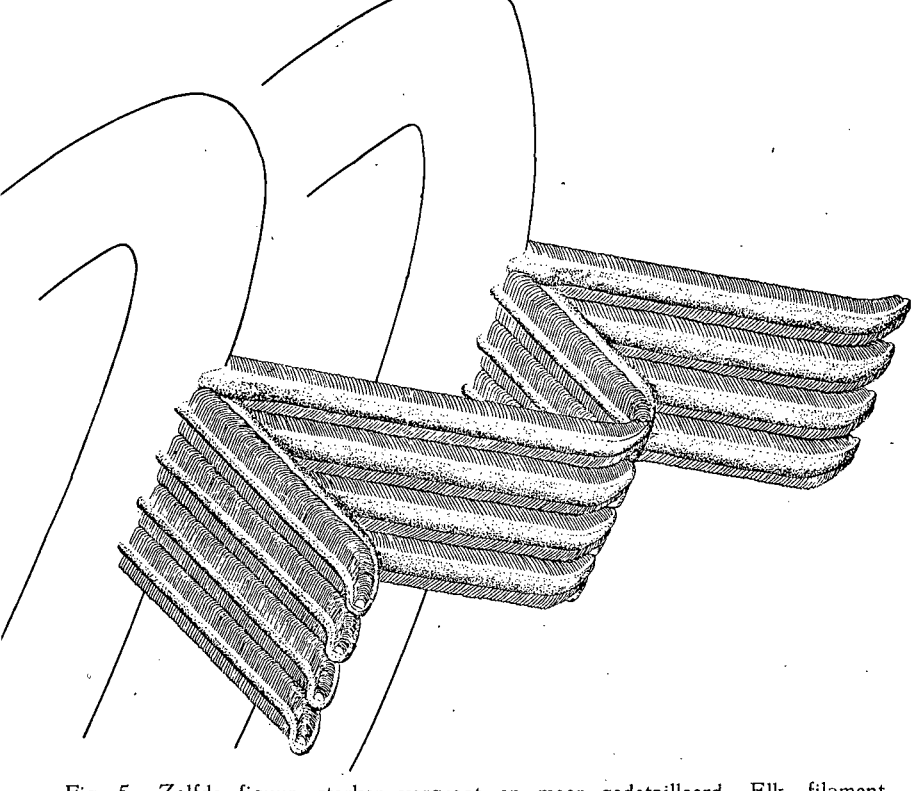


Fig. 5. Zelfde figuur, sterker vergroot en meer gedetailleerd. Elk filament draagt een groot aantal platte lamellen. In deze lamellen stroomt bloed; tusschen deze lamellen stroomt water (vgl. de pijlen van fig. 4).

(naar van Dam).

ook dadelijk weer gesloten wordt. De spiertjes, die deze beweging veroorzaken, zijn reeds in 1881 beschreven en afgebeeld; de beteekenis van het „opengaan" van de spleet is naar alle waarschijnlijkheid, dat het dier de in het water zwevende vuildeeltjes, die zich aan de inspiratiekant van de kieuwen hebben verzameld, verwijdert. Op hetzelfde oogenblik voeren ook de spieren, die bek en kieuwdeksel bewegen, een ongewone beweging uit, zoodat er een bijzonder krachtige waterstroom ontstaat; dit alles tezamen is in vele opzichten te vergelijken met het hoesten en niezen van een zoogdier.

Nader onderzoek leerde ons, dat de kieuwen ook bij allerlei andere diergroepen een (op de tallooze zeer kleine openingen na) volledige afscheiding tusschen in- en exspiratieruimte vormen. Bij de partikeleters is deze gedachte al veel eerder uitgesproken (het woord „kieuwkorf" suggereert al iets als een zeef met alleen nauwe mazen!), en dat ligt ook voor de hand, aangezien

de aanwezigheid van een of meer w ij d e openingen het ontsnappen van vele (of wellicht bijna alle) voedseldeeltjes ten gevolge zou hebben; zij heeft echter precies evengoed geldigheid voor de niet-partikeleters, want de aanwezigheid van een groot lek zou de arbeid der ademhalingsspieren nutteloos maken, omdat bijna al het water, met de erin opgeloste zuurstof, zou „ontsnappen". Een reeks schematische teekeningen (fig. 6—11 moge dit nader toelichten. In al deze figuren is de inspiratieruimte aangegeven door stippeling; de exspiratieruimte daarentegen is wit gelaten. De bedoeling hiervan is, aan te duiden dat in het ingeademde water in het algemeen altijd vaste deeltjes aanwezig zijn, en dat althans de grootere deeltjes in het uitgeademde water niet meer voorkomen, omdat zij er door de kieuwen uitgezeefd zijn. De niet-partikeleters moeten over een of ander mechanisme beschikken om de zich aan de inspiratiezijde van hun kieuwen ophoopende deeltjes te verwijderen; de partikeleters „maken van den nood een deugd", door deze deeltjes als voedsel te gebruiken. - In alle figuren 6—11 zijn de kieuwen op schematische wijze aangeduid als een zeef met vele fijne openingen; in werkelijkheid zijn de openingen veel talrijker en kleiner.

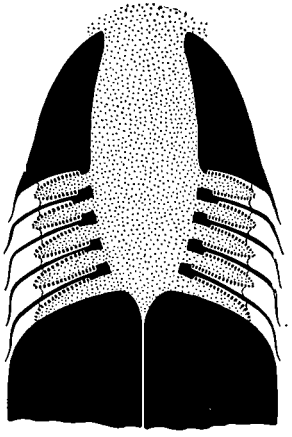


Fig. 6. Horizontale doorsnede door de kieuwstreek van een haai (Scyllium). Inspiratieruimte gestippeld.

Bij de haai (fig. 6) zijn 10 exspiratieruimten aanwezig; elk dezer ruimten is door kieuwen van de ééne inspiratieruimte gescheiden. De verwijdering der deeltjes, die zich aan de inspiratiezijde der kieuwen hebben opgehoopt, geschiedt door soortgelijke hoestbewegingen als bij de beenvisschen.

Bij de krabben (fig. 7) wordt het water op geheel andere wijze langs de kieuwen gepompt als bij beenvisschen en haaien; een krab doet dit n.l. niet door zijn in- en exspiratieruimten van volume te veranderen, maar door vlugge bewegingen te maken met een aanhangsel van een der kaakpooten, dat in het exspiratiekanaal uitsteekt. Er wordt dus voortdurend water uit de exspiratie-

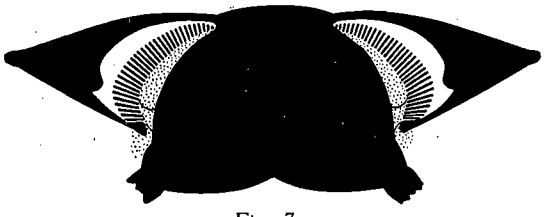


Fig. 7.

Fig. 7. Dwarse doorsnede door het lichaam van een krab (Cancer). Inspiratieruimten gestippeld. De exspiratieopeningen liggen niet in het vlak van deze doorsnede en zijn dus niet te zien.

ruimten naar buiten gepompt. Door dit aanhangsel op een andere manier heen en weer te bewegen, kan het dier de stroomrichting omkeeren; op deze wijze weet het de deeltjes, die zich aan de inspiratiekant der kieuwen ophoopen, te verwijderen.

Bij de Slakken (fig. 8) worden de kieuwen weer op andere manier gereinigd, en wel door de werking van tallooze trilharen, die zich op de kieuwplaatjes en op de binnenzijde van de kieuwholte bevinden. De toppen der kieuwplaatjes rusten òf tegen den rug van het dier, òf tegen een speciale richel op den rug (fig. 8), zoodat ook hier geen enkele wijde verbinding tusschen in- en exspiratieruimte aanwezig is. Het ademhalingswater wordt voortgestuwd door trilharen op (tusschen) de kieuwplaatjes. - In de exspiratieruimte ontstaat, daar de exspiratieopening vrij nauw is, een merkbare overdruk, zoodat het uitgeademde water vrij ver wordt weggespoten. Op deze wijze wordt voorkomen, dat het dier het reeds gebruikte water korten tijd later opnieuw inademt. Iets dergelijks komt voor bij mosselen, ascidiën en vele andere diergroepen.

Enkele slakken, zoo b.v. de pantoffelslak (Crepidula fornicata, de soort, die sedert eenige jaren zooveel schade aanricht aan de Zeeuwsche oesterbanken) (fig. 9), leven als partikeleters. De uit



Fig. 8. Dwarse doorsnede door het lichaam van een slak (Viviparus). Inspiratieruimte gestippeld. De toppen der kieuwfilamenten rusten tegen een richel over de rugzijde. Inspiratie- en exspiratieopening liggen niet in het vlak van deze doorsnede en zijn dus niet te zien.

Fig. 9. Dwarse doorsnede door het lichaam van de pantoffelslak (Crepidula). Inspiratieruimte gestippeld. Daar, waar de toppen der kieuwfilamenten tegen den rug van het dier rusten, ziet men het gootje, waarlangs het door de kieuwen uitgezeefde voedsel naar de mondopening geleid wordt.

het water uitgezeefde deeltjes worden in slijm ingebed en langs een gootje naar de mondopening gevoerd.

Ook de mosselen (fig. 10) zijn partikeleters. Bij sommige soorten zijn de kieuwplaatjes (die hier zeer lang en smal zijn) met elkaar (en met den mantel, resp. met het lichaam) vergroeid. Bij andere soorten zijn ze door groepen trilharen van speciale constructie los met elkaar (en met den mantel, resp. het lichaam) ver-

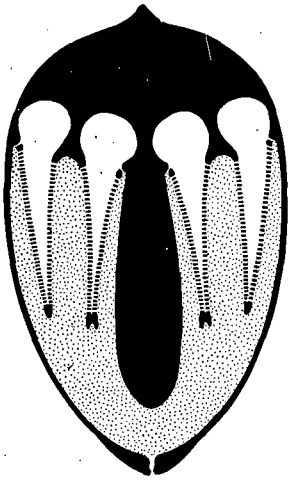


Fig. 10. Dwarse doorsnede door het lichaam van een mossel. Inspiratieruimte gestippeld. De uitgezeefde partikels worden langs het gootje onderaan elke kieuwhelft naar de mondopening bewogen. Inspiratie- en exspiratieopening liggen niet in het vlak van deze doorsnede en zijn dus niet te zien.

bonden, bij nog andere schijnen ze er eenvoudig tegenaan te rusten, maar in a l l e gevallen staat de inspiratieholte a l l e e n door tallooze zeer nauwe openingen of spleetjes met de exspiratieruimte in verbinding. Dit blijkt o.a. daaruit, dat ook bij deze dieren altijd een merkbare overdruk in de exspiratieruimte optreedt, die (in samenwerking met de betrekkelijk nauwe exspiratieopening) het uitgeademde water ver weg doet spuiten. Was er wèl ergens een wijde verbinding tusschen in- en exspiratieruimte aanwezig, dan zou het water door deze verbinding naar de inspiratieruimte terugstroomen, en niet met kracht uit de exspiratieopening naar buiten gedreven worden. Deze redeneering heeft, zooals gemakkelijk in te zien is, geldigheid voor alle dieren, waarbij de waterstroom opgewekt wordt door trilharen op de kieuwplaatjes zelf; dus n i e t voor visschen, krabben, inktvisschen en dgl., waar de waterstrooming op geheel andere wijze opgewekt wordt, en waar de druk in de inspiratieruimte g r o o t e r is dan in de exspiratieruimte.

Bij de ascidiën (fig. 11) wordt het water voortbewogen door trilharen in de „mazen" van de kieuwkorf. Evenals bij de slakken en de mosselen is de druk in de exspiratieruimte dus ook hier grooter dan in de inspiratieruimte. - De uitgezeefde deeltjes worden, evenals bij de mosselen en bij Crepidula, door speciale trilharen naar de ingang van het darmkanaal geleid.

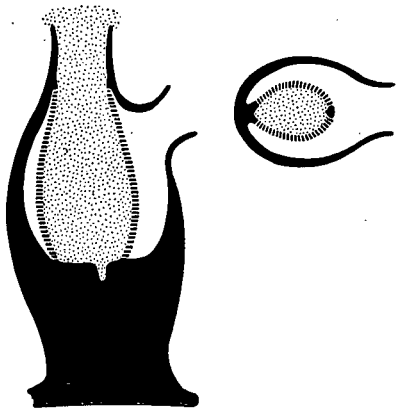


Fig. 11. Lengtedoorsnede (links) en dwarse doorsnede (rechts) door het lichaam van een ascidie. Inspiratieruimte gestippeld. In de dwarse doorsnede is alleen de exspiratieopening te zien.

Samenvattend kunnen we zeggen, dat de kieuwen in al deze gevallen een nauwmazige zeef vormen tusschen in- en exspiratieruimte; was dit niet zoo, dan zouden de partikeleters lang niet alle deeltjes uit het water kunnen uitzeven, en de niet-partikeleters zouden onmogelijk een hooge zuurstofutilisatie kunnen hebben.

Over dit laatste punt willen wij tenslotte nog iets meer zeggen. In de techniek wordt in diffusieapparaten altijd het tegenstroomprincipe toegepast, d.w.z. dat men de twee vloeistoffen, waarvan de eene een bepaald bestanddeel moet afgeven aan de andere, in tegengestelde richting langs elkaar laat stroomen. Door berekeningen zoowel als door proeven, waarop wij hier niet verder zullen ingaan, is gemakkelijk aan te toonen dat een volgens het tegenstroomprincipe gebouwd diffusieapparaat een veel grooter nuttig effect heeft dan een apparaat, dat met „gelijkstroom" zou werken.[1]) In de kieuwen van visschen en andere waterdieren is het te doen om de overgang van zuurstof uit zuurstofrijk water naar zuurstofarm bloed. Is ook hier het tegenstroomprincipe toegepast, of m.a.w.: stroomen het bloed in en het water tusschen de kieuwlamellen in tegengestelde richting? Wie weet, hoe doelmatig tot in alle kleinigheden de organismen gebouwd zijn, zal niet verbaasd zijn te vernemen, dat het tegenstroomprincipe hier inderdaad toegepast is. Het eerst is dit aangetoond bij de beenvisschen (VAN DAM); fig. 12 laat zien, dat de bloedstroom in de kieuwlamellen zich precies tegen de ons uit fig. 4 en 5 bekende waterstroom langs de kieuwlamellen in beweegt.

Het is ons gebleken, dat hetzelfde geldt voor de kieuwen van

[1]) Hetzelfde geldt ook voor apparaten voor de uitwisseling van warmte tusschen twee stroomende vloeistoffen: zoo werkt b.v. ook de in alle chemische laboratoria gebruikte koeler van LIEBIG volgens het tegenstroomprincipe.

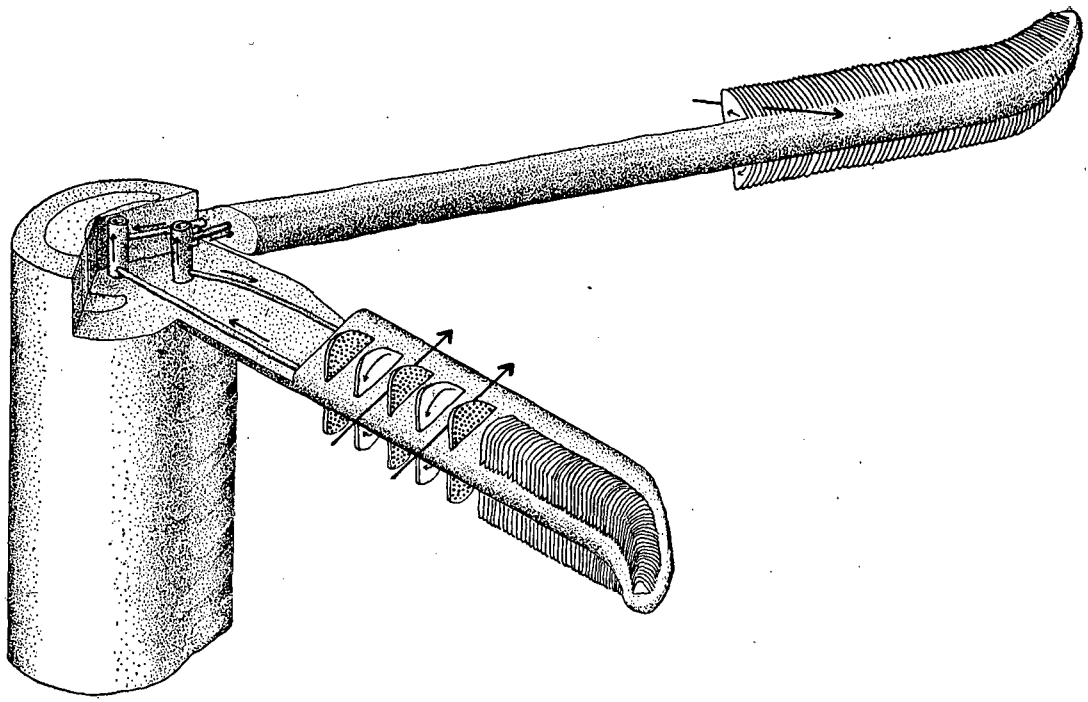


Fig. 12. Een stuk kieuwboog van een beenvisch met twee filamenten (vgl. fig. 5). Van de op deze filamenten vastzittende lamellen is slechts een deel geteekend. De lange pijlen (2 bij het voorste en 1 bij het achterste filament geven de richting van den waterstroom langs de lamellen aan (vgl. fig. 4 en 5); korte pijltjes geven de richting van den bloedstroom in de lamellen aan. Daar, waar de overgang van zuurstof van het water naar het bloed plaatsvindt (in de lamellen), geldt het tegenstroomprincipe. (naar van Dam).

verschillende andere diergroepen, met name van haaien, prikken, krabben, slakken en inktvisschen. - Bij de partikeleters geldt het tegenstroomprincipe in het algemeen niet; in verband met de enorme watermassa's, die bij deze dieren langs de kieuwen stroomen, is dit echter juist hier ook volstrekt niet noodig.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat de hooge zuurstofutilisatie der niet-partikeleters mogelijk is, doordat de kieuwen een scheidingswand tusschen in- en exspiratieruimte vormen, die alleen door tallooze uiterst nauwe openingen doorboord is, en doordat in de voor de uitwisseling van zuurstof (en koolzuur) dienende lamellen het tegenstroomprincipe toegepast is.