



De contractie-golf der willekeurige spieren: door Thomas Place

<https://hdl.handle.net/1874/276103>

III 2

DE CONTRACTIE-GOLF

DER

WILLEKEURIGE SPIEREN.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT,

NA MACTHIGING VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS

D^R. W. KOSTER,

GEWOON HOOGLEERAAR IN DE GENEESKUNDE,

MET TOESTEMMING VAN DEN ACADEMISCHEN SENAAAT

EN

VOLGENS BESLUIT DER GENEESKUNDIGE FACULTEIT,

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

Doctor in de Geneeskunde,

AAN DE HOOGESCHOOL TE UTRECHT

TE VERDEDIGEN

op Zaterdag den 29sten Juni 1867, des namiddags ten 6¹/₂ ure.

DOOR

THOMAS PLACE,

geboren te Zeijst.



UTRECHT,

Ter Stoomdrukkerij van

P. W. VAN DE WEIJER.

—
1867.

Die bei der...
aus alle...
gewesen...
Landschaft...
König...
und...
von...
in...
nicht...

Die...
historisch...
auf...
Die...
Veränderung...
ist...

Bij het verlaten der Academie is het mij eene behoefte aan alle Professoren en Doctoren, wier onderwijs ik genoten heb, mijnen welgemeenden dank te betuigen.

Inzonderheid voel ik mij aan U verplicht, Hooggeleerde DONDERS, Hooggeachte Promotor! niet alleen voor den raad en de inlichtingen mij geschonken bij het bewerken van mijn proefschrift, maar ook voor de belangstelling en welwillendheid, die ik van U altijd in ruime mate mocht ondervinden.

De tijd als adsistent in het physiologisch laboratorium doorgebracht, laat de aangenaamste herinneringen bij mij achter.

Ook gij, waarde Dr. ENGELMANN, heb dank voor de vriendschap en hulpvaardigheid mij, bij mijn experimenteel onderzoek, zoo welwillend betoond.

INLEIDING.

De onder den invloed van prikkels tot stand komende contractie der levende spieren berust op eene moleculaire wijziging, die eene gelijktijdige verkorting en verdikking der primitiefbundels ten gevolge heeft. Die wijziging bereikt allengs een maximum, om daarna weêr langzamerhand te wijken. Zij begint op de plaats der prikkeling en breidt zich van daar naar beide zijden uit, zoodat hetzelfde moleculaire proces zich in al de overige gedeelten van den primitiefbundel herhaalt met een gering tijdsverschil.

Wij zien dus eene verandering in een stof ontstaan en weêr verdwijnen, die zich voortplant van uit de plaats, waar zij werd opgewekt, en we hebben dus het volste recht, hiervoor den naam van golf, of meer specieel dien van contractiegolf, te bezigen.

Uit de definitie volgt, dat wij ook dan nog van een contractiegolf mogen spreken, wanneer het effect der moleculaire wijziging, namelijk de vormverandering, uitblijft, omdat de weêrstand, die aan de verkorting der spier in den weg staat, te groot was. In het algemeen echter zal, waar de vormverandering zich kan vertoonen, haar

tijdelijk verloop met dat der moleculaire wijziging moeten samenvallen en kunnen wij dus in de beschouwing van dit verloop aan het begrip der wijziging dat der vormverandering substitueeren, waardoor zonder nadeel van de juistheid der redenering de helderheid zal worden bevorderd.

De duur der spiercontractie zal dus bij plaatselijke prikkeling, bv. na irritatie der beweegzenuw, van twee momenten afhangen: ten eerste van den tijd, waarin op een gegeven punt het maximum van verdikking is bereikt en ten tweede van den tijd, noodig om den prikkel de geheele lengte van den primitiefbundel te laten doorloopen, of, met andere woorden, van den duur der contractiegolf, van de snelheid harer voortplanting en van de lengte der primitiefbundels. Prikfelt men daarentegen den geheelen primitiefbundel tegelijk, dan leeren wij uit het tijdelijk verloop der contractie direct dat der golf kennen, want er ontstaat dan slechts eene golf in de geheele spiervezel, en de curven, die men de spier bij hare verkorting kan doen opschrijven, zullen verschillend zijn, al naarmate plaatselijke of algemeene prikkeling heeft plaats gehad.

Eene nadere beschouwing intusschen leert, dat dit verschil niet groot kan zijn, althans niet in het ooglopend; waar men gebruik moet maken van kikvorschspieren, die voor physiologische proefnemingen van dien aard de eenigste objecten zijn.

De geleidingssnelheid is immers vrij aanzienlijk, en bij de geringe lengte dezer spieren verdwijnt de tijd, waarin de golf den primitiefbundel doorloopt, schier geheel tegen dien, waarin zij haar maximum bereikt. Ook bij locale prikkeling zal dus bij deze korte spieren de contractie bijna op hetzelfde moment in den geheelen primitiefbundel

een aanvang nemen en de curven zullen dus tamelijk wel met elkander overeenkomen.

De lengte der contractiegolf wordt bepaald door haren tijdelijken duur en door hare geleidingssnelheid, want zij zal gelijk moeten zijn aan den weg, dien de prikkel doorloopt in den tijd, waarin op een gegeven punt de verdikking ontstaat en weêr verdwijnt.

De duur der golf laat zich niet nauwkeurig aangeven. Voor den tijd, dien zij noodig heeft om haar maximum te bereiken, vonden wij ongeveer 0.1 secunde, en indien wij dus voor beide fasen der golf denzelfden tijd in rekening brengen, wat intusschen niet geheel juist is, kunnen wij de gevraagde grootheid op 0.2 secunde schatten. De geleidingssnelheid bedraagt ongeveer 1 meter in de secunde.

Door een eenvoudigen regel van drieën kunnen wij dus de lengte der golf berekenen, en wij vinden daarvoor de waarde van 2 decimeters. Hieruit volgt, dat de primitiefbundels der kikvorschspieren nooit meer dan een klein gedeelte eener golf kunnen bevatten.

Hoe geringe verschillen in de curven dus ook proefondervindelijk kunnen worden aangetoond, uit de voorafgegane beschouwing blijkt, dat het bestaan dier verschillen toch boven allen twijfel verheven is en bij zeer lange spieren of bij spieren waarin óf de voortplantingssnelheid der contractiegolf, óf de duur der golf geringer zijn, zullen zij zich in de verkregene curven duidelijk moeten vertoonen.

Stellen wij bij voorbeeld, dat de golflengte geringer wordt dan de lengte van den primitiefbundel, dan zal; terwijl de golf langs de spiervezel afloopt de verkorting niet meer toenemen en de top der beschrevene curve zal in eene horizontale lijn veranderen, mits de amplitude der golf gelijk blijve.

Door een experimenteel onderzoek nu heb ik trachten aan te toonen, in hoe verre de vorm der contractie bij prikkeling der zenuw verschilt van die bij prikkeling der spier en had daarbij voornamelijk de ontwikkeling der elastische kracht en den verrichten mechanischen arbeid in het oog.

Het eerste gedeelte van het onderzoek, waarbij de spier direct werd geprikkeld, had weinig bezwaren, doch daar waar het gold de zenuw te irriteeren, had ik met zoo vele hinderpalen te kampen, dat ik geene resultaten verkreeg, op wier absolute nauwkeurigheid men staat maken kan.

Alhoewel ik dus hierin niet zoo ben geslaagd, als ik wel had gewenscht, zal ik toch over deze proeven het een en ander mededeelen, vooral omdat in verband met deze experimenten eenige andere onderzoekingen werden in 't werk gesteld, die ik in mijn proefschrift vermelden wil, en die op zich zelf staande allen samenhang met de eerste helft van dezen kleinen arbeid zouden missen.

Ik bedoel hier eenige bepalingen van de geleidingssnelheid der spieren en een microscopisch onderzoek van het aantal zenuwvezels, dat in een enkelen primitiefbundel eindigt.

HOOFDSTUK I.

De kracht, die de oorzaak is van de contractie der spier is de elastische. De onderzoekingen van Ed. Weber hebben deze voorstelling algemeen ingang doen vinden. Volgens hem moet men de geprikkelde spier beschouwen als eene gespannen elastische koord met veranderlijke veërkracht.

Men stelt zich dus hare elastische kracht voor als het gevolg van uitrekking en heeft zich voor iederen graad van spanning eene daaraan evenredige uitrekking te denken. Hoe grooter dus de elastische spanning, des te meer zal de spier zich trachten te verkorten, of des te geringer zal de lengte zijn, die de spier aannemen wil.

De eigenaardige verandering echter, die de elastische kracht der spier bij de verkorting ondergaat eischt, dat men den gang van het contractie-proces nader onderzoeke. Want terwijl bij eene gespannen elastische koord op het oogenblik, waarop het spannend gewigt wordt weggenomen, het maximum van elastische kracht is gegeven en deze bij de verkorting allengs te gelijk met de lengte afneemt, tot dat zij op nieuw met den verminderden weêrstand evenwicht maakt, ziet men bij de contractie der spieren geheel andere wijzigingen in die spanning optreden.

Het is dus van het hoogste belang, de ontwikkeling der elastische kracht in de spieren na te gaan.

Reeds in het jaar 1850 werd door Helmholtz¹⁾ een belangrijk onderzoek hieromtrent in het werk gesteld, dat onze aandacht overwaardig is. Helmholtz stelde de vraag: „In welchen Zeiträumen und Stadien steigt und sinkt die Energie des Muskels nach momentaner Reizung” en heeft, om tot de beantwoording daarvan te geraken, twee verschillende wegen ingeslagen. Het geldt hier uiterst kleine tijden te meten, waarvoor de directe waarneming ten eenenmale ontoereikend is en men moest dus naar eene indirecte methode uitzien.

De eerste methode die Helmholtz gebruikte is die der zelfregistreering, de tweede is die van Pouillet.

Bij de eerste laat men door een daarvoor geschikt mechanisme de bewegingen, wier tijdelijk verloop men wil leeren kennen, op een vlak opteekenen, dat met gelijkmatige snelheid wordt voortbewogen. Eene bepaalde doorloopen ruimte is dan aan een zekeren verloopentijd evenredig.

De methode van Pouillet berust daarop, dat de afwijking van de naald eens galvanometers afhankelijk is van den duur van den galvanischen stroom, die de windingen van het instrument doorloopt. Is men dus in staat juist aan het begin der periode, wier duur men bepalen wil, den stroom te sluiten en aan haar slot te verbreken, dan zal men den verloopentijd uit de afwijking der naald kunnen vinden.

Helmholtz heeft het eerst de registreermethode gebezigd, doch heeft daarmede slechts enkele voorloopige proefnemingen gedaan, daar zij niet de vereischte nauwkeurigheid bezat. Aan een uitgesneden gastrocnemius

¹⁾ Archiv für Anat. und Phys. von Joh. Müller. Jahrgang 1850. Seite 276.

van een kikvorsch werd door middel van een stalen staafe een gewicht opgehangen. Loodrecht op het staafe was een stalen pennetje bevestigd, dat op een met rookzwart bedekt glasplaatje eene fijne lijn teekende. Het glasplaatje werd door een vallend gewigt voortbewogen en hoewel dus die beweging eene eenparig versnelde was, kon ze toch binnen de grenzen van den duur eener contractie als gelijkmatig worden aangezien. Werde de spier niet geprikkeld, dan beschreef natuurlijk het pennetje eene horizontale lijn, terwijl er bij prikkeling eene curve ontstond. Als prikkel werd gebezigd de openingslag van een electromotor van Neef, die stellig veel korter duurde dan $\frac{1}{600}$ seconde en dus als momentaan kon beschouwd worden. Die inductieslag doorliep de geheele spier; de prikkel was dus overal tegelijk aanwezig.

Van de op die wijze verkregene curve vinden wij in het werk van Helmholtz een door middel van het microscoop vergroote afbeelding.

Hare ordinaten geven de hoogte, waartoe het gewicht opgeheven was gedurende den tijd, door de daarbij behorende absciseen uitgedrukt. Intusschen bestaat er op de hoogte, door de curve aangeduid, niet noodzakelijk evenwicht tusschen de elastische kracht der spier en het opgeheven gewicht. Immers indien wij de oorzaken nagaan, die den vorm der curve bepalen, vinden wij er drie, te weten: 1° de elastische kracht der spier, 2° de zwaarte van het gewicht en 3° de eigenbeweging, die aan het gewicht wordt medegedeeld. Aanvankelijk is de eigenbeweging gelijk nul. Zoodra het gewicht echter eene zekere snelheid heeft verkregen, zal het trachten zich in de eenmaal verkregene richting met die snelheid voort te bewegen.

Het pennetje zal dus bij de verkorting der spier eene schuinsche naar boven loopende rechte lijn schrijven, zoo-

lang de elastische kracht der spier en de zwaarte van het gewicht, die in toegestelden zin werken, elkander neutraliseeren. Heeft echter eene van deze beide krachten de overhand, dan zal de rechte lijn in eene curve moeten veranderen, en ze zal dan óf naar boven, óf naar beneden van de rechte lijn moeten afwijken. Daar waar de curve concaaf is van boven, was de elastische kracht der spier grooter dan de zwaarte van het gewicht; waar de curve convex is, was ze geringer. Voor het neêrdalende deel der curve geldt juist het omgekeerde.

Op al de plaatsen waar een concaaf gedeelte in een convex gedeelte overgaat, wordt dus de elastische kracht door de zwaarte van het gewicht gemeten.

In het geheele verloop der curve ziet men convexe gedeelten met concave afwisselen en men heeft dus reeds eene reeks van punten, aan bepaalde tijden beantwoordende, waar de grootte der elastische kracht der spier bekend is: waar ze evenwicht maakt met het opgeheven gewicht. Blijkbaar zijn er echter tusschen deze punten nog andere te vinden, waar eveneens dat evenwicht bestaat; en uit hetgeen boven gezegd is volgt, dat men ze aan de convexe gedeelten onder, aan de concave boven de curve te zoeken heeft.

Intusschen laat zich de curve, die de punten van evenwicht verbindt, niet construeeren: eene oppervlakkige beschouwing leert echter reeds, dat ook zij, juist zooals die, welke de spier bij hare verkorting opschreef, met geringe schommelingen stijgende, een hoogste punt bereiken zal, om van daar allengs weêr neêr te dalen tot de abscis.

Hieruit volgt, dat de geprikkelde spier bij verschillende lengte dezelfde elastische spanning kan bezitten. Wij moeten dus aannemen, dat er gedurende de contractie nog

elastische kracht wordt in het leven geroepen, want indien het maximum van spanning bij den aanvang der verkorting reeds gegeven was, dan zou de elastische kracht gedurende de verkorting stellig moeten afnemen, zooals wij dat bij elastische koorden zien plaats hebben.

Bij deze methode van proefneming leert men echter slechts de veranderingen in spanning der spier kennen, tegelijk met de verandering in lengte, om dus de ontwikkeling der elastische kracht in de werkende spier nauwkeuriger te bestuderen, was het noodig daarbij de verandering in lengte buiten te sluiten.

Dit bereikte Helmholtz door de „methode der Ueberlastung”, waarbij hij den tijd bepaalde op de wijze, door Pouillet aangegeven.

Hiervoor werd een tamelijk gecompliceerd toestel gebezigd, waarvan het eigenaardige dáárin ligt, dat aan de spier een gewicht zoodanig werd bevestigd, dat de spier in rust het niet behoefde te dragen, doch zich niet verkorten kon zonder het gewicht op te heffen. De proef werd nu zoo ingericht, dat tegelijk met de prikkeling der spier de tijdmetende stroom gesloten werd en juist op dat oogenblik werd verbroken, waarop het gewicht werd opgeheven.

De contractie kon dus eerst dan aanvangen, wanneer de elastische spanning der spier begon grooter te worden dan het gewicht, en de tijd, hiervoor benoodigd, kan uit de afwijking der magneetnaald worden gevonden. Helmholtz noemde dien tijd de periode der latente prikkeling.

Op deze wijze deed hij een tal van proeven, waarbij hij achtereenvolgens steeds grootere en dan weder kleinere overgewichten bezigde, en de uitkomst hiervan was, dat de duur der latente periode klimt met de overgewichten. Voor het ontstaan van eene grootere elastische kracht is dus

meer tijd noodig: een resultaat, dat uit de beschouwing der curve reeds was te vooronderstellen. Buitendien bleek de vermoeienis op den duur der latente periode niet zonder invloed te zijn.

Deze proeven brachten echter nog een nieuw feit aan 't licht, dat namelijk ook dan, wanneer de spier geen overgewicht behoefde op te heffen, een zekere tijd verliep eer de verkorting begon. Gemiddeld bedroeg die tijd 0,01 seconde. Er is dus na de prikkeling eene periode, waarin de elastische kracht der spier nog niet begint te stijgen.

Helmholtz zag hierin eene volkomene analogie tusschen het willekeurige en het onwillekeurige spierweefsel: bij het laatste ontstaat immers de contractie eerst geruimen tijd na de prikkeling.

Wanneer men de resultaten van deze experimenten graphisch voorstelt, en door de lengte der ordinaten de vermeerdering in spanning, door de abscissen den verloopenden tijd voorstelt, heeft men een gedeelte eener curve, die aanvankelijk met toenemende, later met afnemende snelheid stijgt. Ze is eerst concaaf, daarna convex naar boven. Zij moet eenige overeenkomst hebben met de besprokene curve van evenwicht. Deze gaf echter den graad van verkorting bij gelijke spanning, terwijl gene de toename in spanning bij onveranderde lengte aangeeft.

Helmholtz konde aan de tweede hier beschrevene methode van experimenteeren eene veel grootere nauwkeurigheid toe, dan aan de eerste, en heeft van haar dus bij voorkeur gebruikt gemaakt. Zij heeft echter een nadeel. Hoe juist zij ons ook den duur der latente periode leeren moge, zij doet ons niets anders kennen. Zij stelt ons niet in staat de hefhoogte te bepalen, noch den tijd, waarin de geheele contractie is afgelopen of het

maximum van verkorting is bereikt. Ook over den verrichten arbeid laat zij ons in het onzekere, en het ligt voor de hand, dat, juist in verband beschouwd met den duur der latente periode, het bestudeeren van deze punten niet van belang is ontbloot.

Om nu echter tot de kennis van al deze grootheden te geraken, staat ons geen andere weg open dan de spier haar contractie te laten registreeren. Uit de curve kunnen wij dan de gevraagde waarden afleiden, mits wij maar de noodige voorzorgen nemen, dat geenerlei storende invloed aan de nauwkeurigheid der bepalingen te veel afbreuk doe.

Wij zagen boven, dat de vorm der curve ten deele afhangt van de eigen beweging van het opgeheven gewicht. Blijkbaar zal daardoor niet alleen de top der curve te veel naar rechts en te hoog gevonden worden, maar ook het verloop wordt daardoor gewijzigd.

Die fout moet men trachten te ontwijken. Prof. Donders raadde daarom aan, de spier bij hare contractie eene stalen veêr te laten spannen in plaats van een gewicht te laten opheffen. Hierdoor wordt een groot voordeel bereikt. Immers de veêr zal bijna geen eigen beweging verkrijgen; zij zal de spier in hare beweging volgen, doch zal, zoodra de spier te werken ophoudt, onmiddellijk tot rust komen. Dit kan gemakkelijk worden bewezen. De beweging toch zal dan ophouden, wanneer al het arbeidsvermogen van beweging (lebendige Kraft), dat bij de spiercontractie in de veêr of in het gewicht is weggelegd in arbeidsvermogen van rust (Spannkraft) is overgegaan, en noodzakelijk zal dit veel spoediger het geval zijn bij de veêr, wier spanning steeds klimmende is. Hoe sneller dus de spanning der veêr toeneemt, des te beter zal ze aan de eischen voldoen.

Men moene intusschen niet, dat de curve op die wijze verkregen, een absoluut waar beeld geeft van den gang der elastische krachten der spier, want het spreekt van zelf, dat iedere wijziging in die elastische kracht wel invloed hebben zal op den vorm der curve, maar even duidelijk is het, dat die invloed zich eerst een oogenblik daarna zal kunnen doen kennen. De oorzaak voor de beweging gaat de beweging altijd vooraf.

Het vrij langzame stijgen der curve is echter een bewijs, dat de spanning der spier, dat der veër slechts weinig overtreft, want indien het maximum van elastische kracht reeds bij het begin der verkorting voorhanden was, zoude de stijging veel sneller moeten plaats hebben.

Proeven hieromtrent genomen hebben dit bewezen. Wanneer in plaats van de spier een uitgerekt elastiekje aan den hefboom werd bevestigd, dat plotseling werd losgelaten, was de geregistreerde curve veel steiler. Haar top was doorgaans in $\frac{1}{40}$ sec. bereikt, terwijl bij de spiercontractie daarvoor ongeveer $\frac{1}{10}$ sec. noodig is.

Hoe langzamer de klimming is, des te geringer zal het verschil moeten zijn tusschen het gewicht der last en de kracht der spier en daar men de spiercurve des te convexer worden ziet, hoe meer men den top nadert, wat eene vertraagde stijging aantoont, zoo zal aan den top der curve het verschil in spanning van veër en spier moeten verdwijnen.

Ook bij die curven hebben wij dus slechts enkele punten, waarop wij de elastische kracht der spier kunnen schatten. Er zijn ten minste drie zulke te vinden, namelijk daar, waar de curve de abscis verlaat, waar ze de abscis weër bereikt en aan haar top. Uit de overige gedeelten der curve kunnen wij wel besluiten of de spanning op een zeker tijdstip toe- of afgenomen heeft, doch

de elastische kracht der spier laat zich daar niet bepalen. Voor de oplossing der in dit hoofdstuk te beantwoorden vraag, betrekkelijk de ontwikkeling der elastische kracht, kan echter alleen het eerste der drie vermelde punten in aanmerking komen, want wij willen immers het aangroeien der elastische spanning leeren kennen, onafhankelijk van de verandering in lengte of van verrichten arbeid.

Helmholtz heeft zijne experimenten gedaan op een uitgesneden spier, en hoewel hij zorg droeg het praeparaat in eene geslotene, met waterdamp verzadigde ruimte op te hangen en zoodoende de uitdrooging voorkwam, zoo lijdt het toch geen twijfel, of de spier moest spoedig eigenaardige veranderingen ondergaan. De stofwisseling is immers te eenenmale belet en de invloed der vermoeienis moet zich dus niet alleen veel sneller, maar ook op andere wijze doen gevoelen, dan wanneer de spier nog met het levende lichaam is verbonden. De uitwendige gedeelten der spier sterven waarschijnlijk vrij spoedig af, en uit de snelle vermindering der hefhoogten bij de contracties der uitgesneden spier ziet men, dat spoedig een belangrijk gedeelte harer levenseigenschappen verloren gaat.

Bij de bepaling van de uitrekbaarheid der levende spieren vond Wundt¹⁾ dan ook aanmerkelijke verschillen, al naarmate die bepalingen geschieden op de uitgesneden of niet uitgesneden spier.

Wij meenden dus onze proeven op den m. gastrocnemius van den levenden kikvorsch te moeten verrichten, en bezigden daarbij een apparaat, dat wij zullen beschrijven.

Op de twee voorste hoeken van een houten voetstuk, dat bij eene lengte van circa 20 eene breedte van 8 centimeters bezit, zijn twee koperen steilen bevestigd,

¹⁾ Dr. Wilh Wundt. Die Lehre von der Muskelbewegung.

ter hoogte van ongeveer 15 centimeters, boven door een dwarsstuk verbonden. Tusschen deze steilen is een plankje aangebracht, dat door middel van een schroef op en neêr kan bewogen worden, dat echter wrijving genoeg bezit, om gedurende de proeven een onveranderlijken stand te kunnen bewaren. Op dit plankje kan door middel van een grendel een ander soortgelijk aan de voorzijde met kurk bekleed plankje, waarop de kikvorsch bevestigd wordt, gemakkelijk worden vastgemaakt.

Tusschen de twee vermelde steilen zijn er op het voetstuk twee kleine koperen pilaartjes, van stalen tapjes voorzien, waarin de goed gepolijste uiteinden van een klein, horizontaal stalen asje rusten, dat schier zonder wrijving draaibaar is.

Op dit asje is een zeer licht houten hefboompje met het eene einde onbewegelijk bevestigd, dat dus in een verticaal vlak beweegbaar is. Het vrije uiteinde draagt een fijn puntig penneschachtje, waardoor zijne bewegingen op den draaienden cylinder van het kymographion kunnen worden opgeteekend. Het aangrijpingspunt van den hefboom ligt zeer dicht bij de as en juist midden onder den daarboven bevestigden kikvorschpoot, zoodat de contractie der spier aanmerkelijk vergroot wordt afgebeeld.

Het met de as verbonden uiteinde van den hefboom is aan het eene einde van de stalen veêr door middel van eene schroef stevig verbonden, zoodat as, hefboom en veêr een geheel uitmaken.

Die stalen veêr loopt over het voetstuk naar achteren en rust met haar uiteinde op den rand eener excentrische schijf, waardoor aan die veêr eene willekeurige spanning kan worden gegeven. Aan het achtereinde van

het voetstuk bevindt zich, namelijk, eene excentrische metalen schijf, die om een vast punt draaibaar is.

Bij haar omdraaiing zal zij de veêr oplichten; het voorste uiteinde van den hefboom zal dan echter door draaiing om het asje eene evenredige daling ondergaan en de spanning der veêr zal niet veranderen, indien de hefboom niet denzelfden stand blijft innemen. Is dit het geval, dan beantwoordt aan elken stand van het excentriek een bepaalde graad van spanning der veêr, die empirisch moest worden bepaald. Dit geschiedde op de volgende wijze. Bij den laagsten stand van het excentriek lieten wij het pennetje op den cylinder van het kymographion eene abscis beschrijven. De eene arm eener gevoelige balans werd door middel van een koord aan het aangrijpingspunt van den hefboom bevestigd en op de schaal aan den anderen arm werden achtereenvolgens verschillende gewichten gelegd, die den hefboom omhoog trokken. Voor ieder gewicht was een andere stand van het excentriek noodig, om den hefboom weêr op de abscis te brengen.

Langs dezen weg werd eene scala vervaardigd, waarop men de spanning der veêr aflezen kan voor iederen stand der excentrische schijf. Op gelijke wijze werd ook bepaald, hoeveel de spanning der veêr toenam bij iedere rijzing van den hefboom, en het bleek, dat de vermeerdering in spanning aan de oplichting tamelijk evenredig was.

Om de wrijving der veêr op den rand van het excentriek te verminderen was aan hare ondervlakte een stalen mesje aangebragt; intusschen was er bij grooter spanningen nog zoo veel wrijving, dat na elke draaiing van het excentriek de veêr moest worden opgelicht, om zeker te zijn, dat zij haren normalen stand hernam.

De methode, om door een excentriek de spanning eener

veër te regelen, is door Marey in de physiologie ingevoerd.

Aan de voorzijde van het voetstuk is een klein metalen support aangebracht, dat door eene schroef hooger en lager kon worden gebracht en waarop de hefboom steunen kan. Hierdoor zijn wij in staat, de belasting als overgewicht te laten werken; want van den stand van het support zal het afhangen, of de elastische kracht der veër al of niet door de spier gedragen wordt.

Na deze beschrijving blijft ons nog over te vermelden, op welke wijze het moment van prikkeling werd geregistreerd.

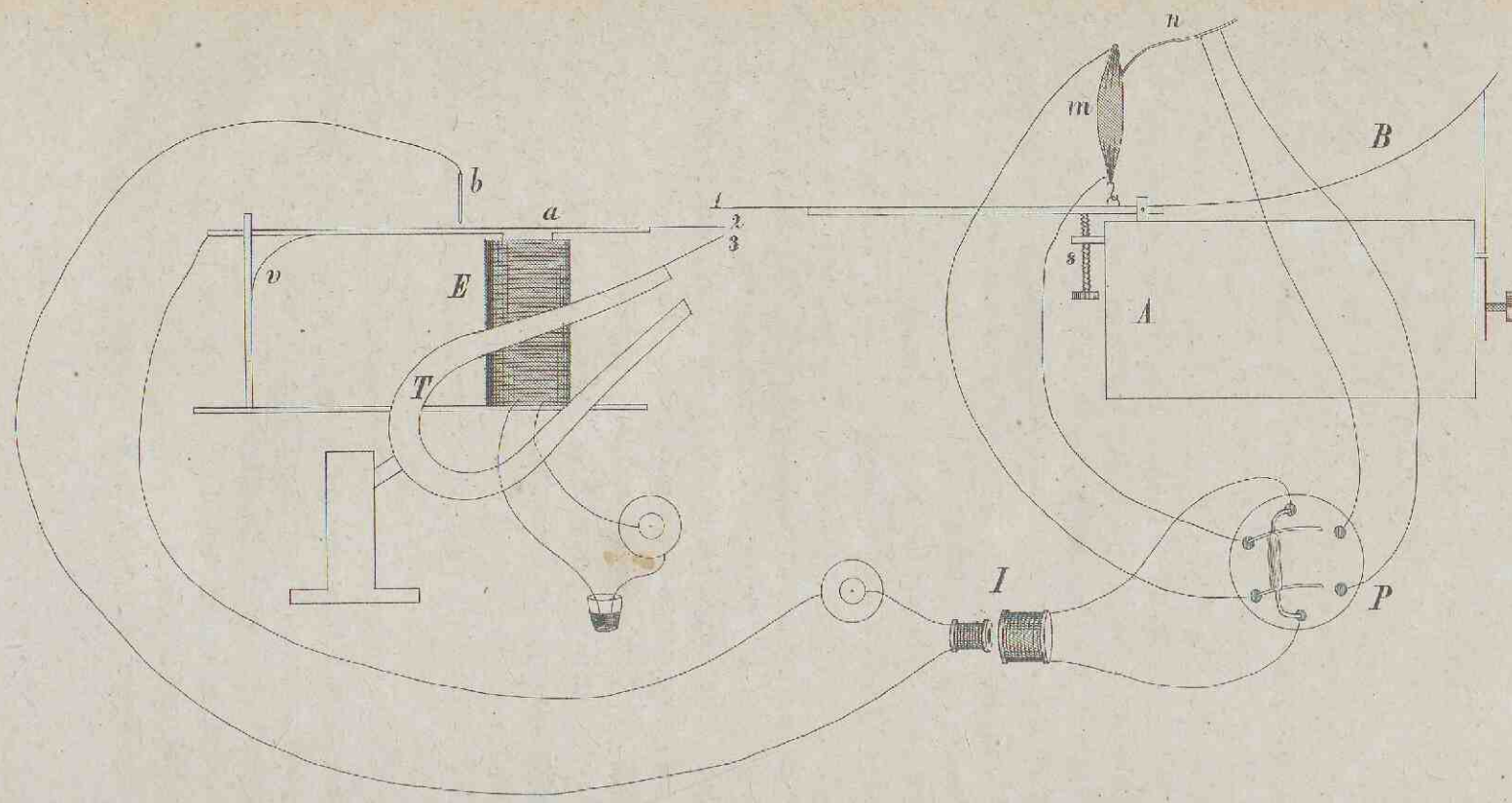
Wij bedienden ons hiertoe van een' kleinen electromotor, waarvan het ankertje van een schrijfpennetje was voorzien, en die dus bij het aantrekken van den magneet en bij het weër loslaten een verticaal lijntje en bij gesloten of geopenden stroom eene horizontale lijn beschreef.

Door het aantrekken van het ankertje werd een tweede galvanische stroom geopend, die de primaire spiraal doorliep van een Schlittenapparat van du Bois-Reymond.

Indien men dus den stroom van den electromotor sluit, heeft men in de secundaire een openings-inductieslag te wachten, bij het openen een sluitingsslag. Alleen de eerstgenoemde werd voor de prikkeling gebruikt, omdat die wegens den uiterst geringen duur verkieslijk is.

Het afbreken en het sluiten van den inducerenden stroom was, zooals men ziet, direct afhankelijk van de bewegingen van het ankertje, die geregistreerd werden, en de waarschijnlijke onregelmatigheid in het ontstaan van het magnetisme in den electromotor kon dus geen schadelijken invloed hebben op onze tijdsbepaling.

Het moment der prikkeling werd alzoo op het kymographien aangegeven door het punt, vóór de pen van den electro-



motor de abscis verliet en naar beneden begon af te wijken.

De tijd werd geregistreerd door een stemvork, die 263 trillingen in de seconde volbracht.

De apparaten werden nu zoo geplaatst, dat de drie pennetjes juist loodrecht boven elkaâr den cylinder van het kymographion, bekleed met over de lamp zwart gemaakt papier, aanraakten, en daarmee was alles voor de proeven bereid. In de nevenstaande figuur is eene schematische voorstelling gegeven van de plaatsing der apparaten, die ter nauwernood nadere toelichting behoeft. Het doel was alleen een gemakkelijk overzicht te verschaffen van den gang der proefneming, en daarom is alles in de teekening weggelaten, wat overbodig scheen. Zoo is op het blok A, waarop wij de beschrevene veêr B in haar hoogsten stand en dus bij haar grootste spanning zien afgebeeld, dat gedeelte niet geteekend, waaraan de kikvorsch wordt bevestigd.

Den loop der galvanische stroomen, van de twee voorgestelde batterijen afkomstig, zal men zonder moeite kunnen volgen. De keten van den electromotor E is gesloten en het ankertje a dus aangetrokken. De andere keten, waarin de primaire spiraal van het inductietoestel I is opgenomen, is daarentegen geopend, want de eene harer pooldraden is met het ankertje, de andere met een stift b verbonden, dien wij op geringen afstand boven den hefboom zien, die het ankertje draagt. Wordt nu de stroom van den electromotor afgebroken, dan zal de hefboom door het veêrtje v opgelicht en tegen de stift gedrukt worden. Hiermede is dan de induceerende stroom gesloten, en men ziet hoe iedere sluiting en opening van den eerstgenoemden stroom eene opening en sluiting van den laatstgenoemden ten gevolge heeft.

De draden der secundaire spiraal zien wij in eene

Pohl'sche wip P eindigen, van waar twee draden loopen naar de spier *m* en twee naar de zenuw *n*. De stand der wip bepaalt nu, of de spier dan wel de zenuw zal worden geïrriteerd.

Waar wij den gang der contractie onderzochten bij directe prikkeling, hadden wij de laatste inrichting natuurlijk niet noodig, doch bij het zoeken naar een verschil, in de curven bij directe en indirecte prikkeling verkregen, moesten wij die afwisselend doen plaats hebben, daar alleen op die wijze resultaten te wachten waren, die eene onderlinge vergelijking toelieten.

Wij zien eindelijk, dat de drie pennetjes, dat van den hefboom der spier 1, dat aan het ankertje van den electromotor 2 en dat 3 der stemvork T met hunne punten in eene lijn boven elkander liggen, en dat de hefboom van de spier op het support *s* steunt. De spanning der veêr wordt dus niet door de spier gedragen en werkt als overgewicht.

Op het met kurk bedekte plankje werd een levende kikvorsch door middel van eenige spelden vastgemaakt en het ondereinde van het femur van den voor de proef bestemden poot werd met eene stevige naald onwrikbaar op het plankje bevestigd. Aan den hiel werd de huid opengesneden en de Achilles-pees van het omliggende weefsel losgemaakt en afgeknipt. Hiermede gaat bijna geen bloedverlies gepaard; ook de vaten van den gastrocnemius worden niet gekwetst, daar beide zoo wel ader als slagader zeer hoog in de spier indringen. Men is dus zeker, dat de stofwisseling in de spier geene noemenswaardige stoornissen ondervindt.

Na afloop der proeven, al werden die ook soms gedurende eenige uren voortgezet, was de kikvorsch altijd nog volkomen normaal, en ook de spier, die toch voor de helft was los geprepareerd, had na eenige dagen nog

het licht rood, doorschijnend aanzien der gezonde, levende spieren. Om alle willekeurige contracties te voorkomen, werd de nervus ischiadicus aan de achterzijde der dij afgebonden.

Het plankje met den kikvorsch werd daarop op zijne plaats gebracht in den toestel en door middel van een in de Achilles-pees gestoken haakje, werd deze aan den hefboom bevestigd. De eene der electroden werd met dit haakje verbonden, de andere met de naald, die uit het dijbeen uitsteekt. In het verloop der geleid-draden, die van de secundaire spiraal uitgingen, was een kwikbakje geplaatst, om door het uitnemen van den draad de spier voor den sluitingsinductieslag te vrijwaren, die bij het afbreken van den stroom van den electromotor ontstond.

De klossen van het inductietoestel werden over elkaar geschoven en de induceerende stroom werd geleverd door twee Grove'sche elementen. De daardoor verkregene openingsslag was dan als een maximale prikkel te beschouwen, daar de hefhoogte bij het gebruik maken van drie cellen niet grooter werd en ook bij niet geheel over elkaar geschoven klossen nog niet verminderde.

Bij het doel, dat wij hier trachtten te bereiken, was het noodig, de spanning der veër als overgewicht te laten werken. Aan het support werd derhalve de daarvoor vereischte stand gegeven. De spier had dus de kracht der veër niet te dragen. Het is intusschen noodig, dat zij in den toestand van rust eene zekere elastische kracht hebbe en wel altijd dezelfde. Wij gaven haar daarom eene bepaalde geringe spanning en wel doorgaans die, welke zij bij hare natuurlijke lengte bleek te bezitten.

Dit werd op de volgende wijze bewerkstelligd. De pees werd van een haakje voorzien, doch werd nog niet afgeknipt. Het haakje werd aan den hefboom bevestigd, en

daarop werd de kikkvorsch zoo lang omhoog geschroefd, totdat het hefboompje even van de abscis begon opgelicht te worden. Nu werd de pees doorgesneden en door het terugtrekken der spier sprong het hefboompje omhoog.

Door omdraaiing van het excentriek werd het pennetje op nieuw op de abscis gebracht. De spanning der veêr, die hiervoor werd vereischt, bleek zeer gering te zijn en bedroeg nooit meer dan 10 grammen. Het was onnoodig voor iedere contractie de spanning der spier op nieuw te regelen, daar óne contractie in de lengte der spier eene te geringe verandering tewceg bracht, om in aanmerking genomen te worden.

In plaats van uit te gaan van eene bepaalde spanning, kan men aan de spier voor iedere contractie eene bepaalde lengte geven: dit scheen echter minder doelmatig, daar dan de aanvangsspanning veranderlijk geworden ware. Het best ware het dan nog, van de natuurlijke lengte uit te gaan; doch ook deze is eene veranderlijke grootheid, zoodat hiermede geen wezentlijk voordeel wordt bereikt.

Wij lieten nu de spier bij verschillende aanvangsspanning der veêr zich contraheren, — aanvankelijk bij afwisselende later bij klimmende en dan weêr dalende spanning. In de volgende bladzijden deelen wij eenige reeksen van op deze wijze verkregene uitkomsten mede.

Alhoewel in dit hoofdstuk alleen de ontwikkeling der elastische kracht ter sprake komt, en dus ook alleen de duur der latente periode, in verband met de grootte van het overgewicht van belang is, meenden wij toch reeds nu die resultaten uitvoerig te mogen mededeelen. De tabellen behoeven eigentlijk geene nadere verklaring: alleen zij opgemerkt, dat wij uit de hoogte der curve de ware hefhoogte konden berekenen door de vergrooting, die de hefboom aanbracht, in aanmerking te nemen. De eind-

spanning der veêr, bij het maximum der contractie was bekend, want, zooals wij boven zagen, voor bepaalde spanningsvermeerderingen der veêr waren de daarvoor noodige oplichtingen van den hefboom bepaald. Over het berekenen van den verrichten mechanischen arbeid wordt later gesproken. Bij de eerste tabellen hebben wij den tijd in trillingen der stemvork en in $\frac{1}{100}$ seconden aangegeven, bij de volgende hebben wij den tijd alleen in seconden aangegeven, uit de trillingen berekend. Niet de geheele spanning der veêr werkte als overgewicht, daar de rustende gastrocnemius eene geringe spanning bezat. De graad dier spanning is voor iedere reeks aangegeven: door aftrekking kan men dus de grootte van het overgewicht vinden.

I.

De spanning der rustende spier bedroeg 5 grammen.

Nommer.	Tijd.	Aanvangs- spanning der veer in grammen.	Eind- spanning der veer in grammen.	Hoogte der curve in mm.	Hefhoogte in mm.	Mechanische arbeid in Centim.- gram.	Duur der latente periode.		Tijd, verlopen tusschen het moment der prikkeling en het maximum van contractie.	
							In trillingen.	In $\frac{1}{100}$ sec.	In trillingen.	In $\frac{1}{100}$ sec.
1	2 ^h 48'	15	72	14.54	0.76	3.31	4.5	1.7	20.3	7.7
2	49'	100	124	5.50	0.287	3.22	9.75	3.3	21.25	8.1
3	51'	15	68	13.18	0.689	2.86	5.0	1.9	19.5	7.4
4	52'	100	123	5.32	0.274	3.03	10.5	4.0	21.75	8.2
5	53'	15	61	11.54	0.608	2.31	5.0	1.9	19.8	7.5
6	54'	100	114	3.34	0.178	1.91	11.5	4.4	19.25	7.3
7	56'	15	61	11.44	0.598	2.27	5.1	1.9	20.1	7.6
8	58'	100	104	1.00	0.052	0.53	17.0	6.5	23.25	8.9
9	59'	15	50	8.50	0.445	1.44	6.0	2.3	23.0	8.8
10	3 ^h —	100	102	0.64	0.033	0.34	16.5	6.3	21.0	8.0
11	8'	15	30	3.84	0.201	0.55	7.5	2.9	22.5	8.6
12	9'	100	Geene contractie meer.							

II.

De rustende spier had eene spanning van 4 grammen.

Nummer.	Tijd.	Aanvangs- spanning der veer in grammen.	Eind- spanning der veer in grammen.	Hoogte der curve in mm.	Hefhoogte in mm.	Mechanische arbeid in centim.- gram.	Duur der latente periode.		Tijd, verlopen tusschen het moment der prikkeling en het maximum der contractie.	
							In trillingen.	In $\frac{1}{100}$ sec.	In trillingen.	In $\frac{1}{100}$ sec.
							1	4 ^b 5'	30	70
2	6'	120	140	4.08	0.214	2.78	11.25	4.3	23.25	8.9
3	7'	30	80	13.00	0.68	3.74	5.0	1.9	19.5	7.4
4	8'	120	150	6.00	0.314	4.24	10.0	3.8	22.5	8.6
5	9'	30	85	13.70	0.717	4.12	4.75	1.8	19.75	7.5
6	10'	120	160	7.30	0.382	5.35	8.5	3.2	21.50	8.1
7		30	85	13.66	0.715	4.11	4.25	1.7	20.75	7.9
8	12'	120	155	6.50	0.356	4.90	9.50	3.7	22.50	8.6
9		30	85	14.24	0.745	4.28	4.25	1.7	19.50	7.5
10	13'	120	160	8.00	0.418	5.85	8.8	3.3	22.8	8.7
11	14'	30	82	13.26	0.694	3.89	4.75	1.8	20.25	7.7
12	15'	120	158	7.00	0.366	5.09	9.0	3.4	21.25	8.2
13		30	88	14.46	0.756	4.46	4.25	1.7	20.75	7.9
14	16'	120	160	7.70	0.403	5.64	8.5	3.2	24.5	9.3
15	17'	30	92	15.22	0.796	4.86	4.5	1.7	21.5	8.2
16	18'	120	161	8.10	0.427	6.00	8.75	3.3	22.5	8.5
17		30	96	16.18	0.906	5.71	4.5	1.7	21.9	8.3
18	19'	120	162	8.22	0.43	6.06	8.6	3.3	22.4	8.5
19		30	93	15.34	0.802	4.93	4.2	1.6	21.4	8.1
20	20'	120	162	8.40	0.439	6.19	8.25	3.1	21.5	8.1
21		30	96	16.10	0.841	5.30	4.0	1.5	20.75	7.9
22	21'	120	162	8.42	0.44	6.20	8.2	3.1	21.95	8.3
23	22'	30	93	15.34	0.802	4.93	4.0	1.5	21.75	8.2
24		120	162	8.40	0.439	6.19	8.5	3.2	21.75	8.2
25	23'	30	90	15.06	0.788	4.73	4.2	1.6	22.0	8.4

III

De spanning der rustende spier bedroeg 2 grammen.

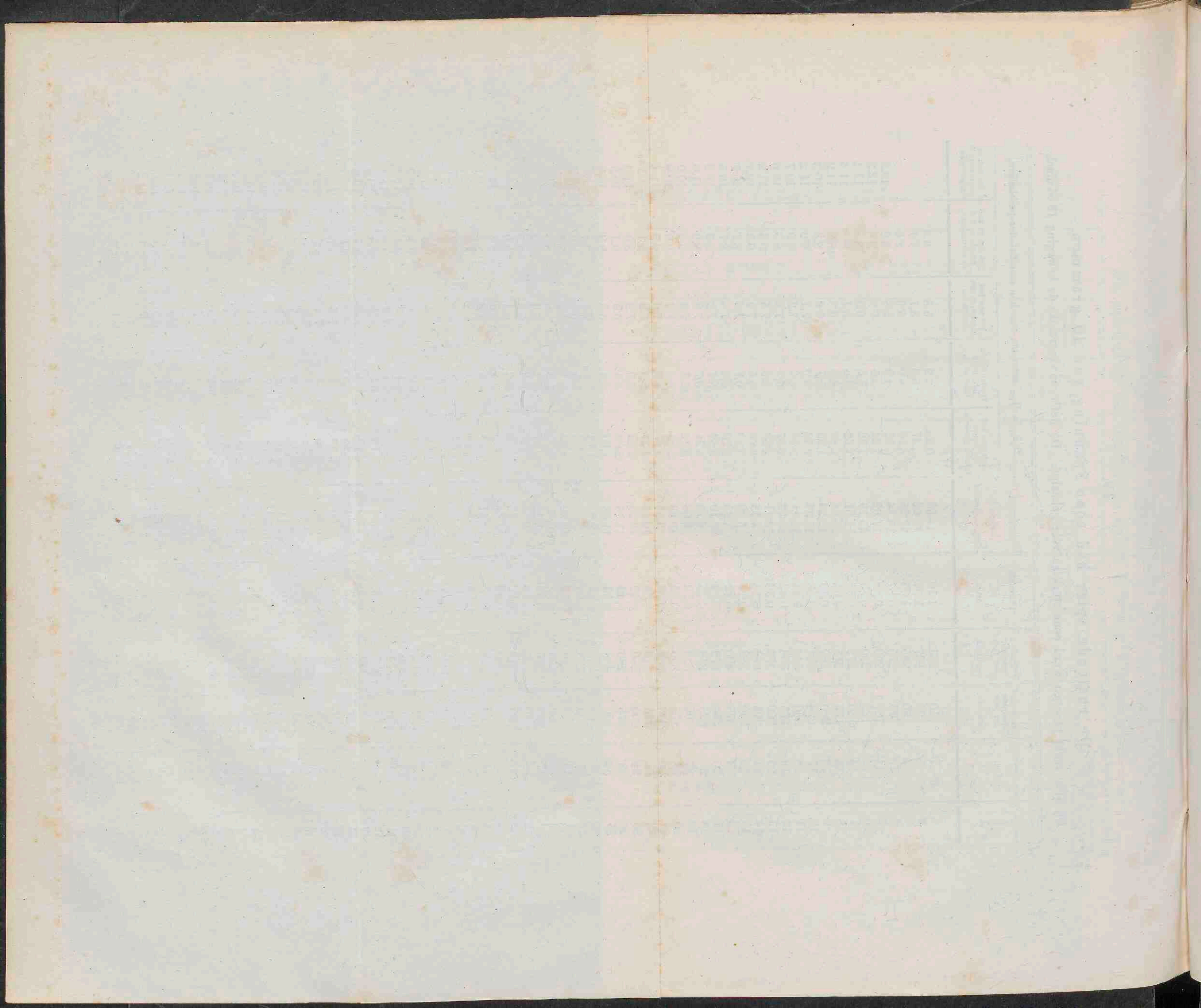
Nommer.	Tijd.	Aanvangs- spanning der veër in grammen.	Eind- spanning der veër in grammen.	Hoogte der curve in mm.	Hefhoogte in mm.	Mechanische arbeid in Centim.- gram.	Duur der latente periode.		Tijd, verlopen tusschen het moment der prikkeling en het maximum van contractie.	
							In trillingen.	In 1/100 sec.	In trillingen.	In 1/100 sec.
1	3 ^h 45'	2	45	11.68	0.63	1.48	2.75	1.0	11.55	4.3
2	46'	10	52	11.00	0.59	1.83	3.00	1.1	11.30	4.2
3	47'	20	57	9.78	0.53	2.04	3.50	1.3	11.50	4.3
4	49'	30	60	7.92	0.43	1.90	3.75	1.4	11.50	4.3
5	50'	40	74	9.10	0.49	2.79	4.50	1.7	12.10	4.6
6	51'	50	81	8.24	0.44	2.88	4.75	1.8	12.25	4.6
7	52'	60	79	5.06	0.27	1.88	6.00	2.3	12.50	4.7
8	53'	70	82	3.34	0.13	0.99	6.80	2.6	12.90	4.9
9	54'	80	90	2.68	0.14	1.19	7.20	2.8	12.70	4.8
10		90	104	2.56	0.14	1.36	7.25	2.8	12.75	4.8
11	55'	100	121	6.08	0.33	3.65	5.50	2.1	13.00	4.9
12	59'	110	137	5.80	0.31	3.83	6.00	2.2	13.30	5.0
13		120	144	4.54	0.24	3.17	6.00	2.2	13.40	5.0
14	4 ^h —	130	160	4.18	0.23	3.34	6.50	2.5	14.10	5.4
15	1'	140	160	4.20	0.23	3.45	5.00	1.9	13.00	4.9
16	5'	130	145	3.08	0.17	2.34	7.00	2.7	13.80	5.3
17	7'	120	148	5.66	0.31	4.15	6.00	2.2	13.50	5.2
18	10'	110	135	5.72	0.31	3.80	5.75	2.2	12.95	4.9
19	11'	105	128	6.64	0.36	4.10	5.00	1.9	12.50	4.7
20	12'	90	123	7.06	0.33	3.51	4.75	1.8	12.35	4.7
21	13'	80	118	8.22	0.44	4.36	4.25	1.6	12.00	4.5
22	14'	70	104	8.60	0.47	4.09	4.00	1.5	12.00	4.5
23		60	102	9.86	0.53	4.29	3.75	1.4	11.55	4.3
24	15'	50	97	11.00	0.59	4.34	3.25	1.2	11.25	4.2
25	16'	40	87	11.40	0.61	3.87	3.00	1.1	11.00	4.1
26	17'	30	64	10.90	0.58	2.73	3.00	1.1	11.00	4.1
27	18'	20	75	13.74	0.74	3.52	2.50	0.9	11.00	4.1
28	19'	10	68	14.32	0.77	3.00	2.00	0.8	10.50	4.0
29	20'	2	58	14.66	0.79	2.37	1.50	0.6	10.00	3.8

IV.

De rustende spier had eene spanning van 10 grammen.

Bij deze reeks proeven werd eene sterkere veer gebezigd. De hefboom vergrootte de beweging 18.54 maal.

Nommer.	Tijd.	Aanvangs- spanning der veer in grammen.	Eind- spanning der veer in grammen.	Hefhoogte in m.m.	Mechanische arbeid in Centim.-gramm.	Tijd, in $\frac{1}{100}$ seconden van het moment der prikkeling.				
						Tot aan het einde der latende periode.	Tot dat 0.9 der hefhoogte bereikt is.	Tot aan het maximum van contractie.	Tot dat de hef- hoogte op 0.9 is verminderd.	Tot dat de contractie is afgeelopen.
1	3 ^h 7'	10	261	1.10	14.90	0.38	49	5.8	8.3	
2	8'	25	267	1.07	15.62	0.47	5.3	5.7	7.7	
3	9'	50	285	1.03	17.25	0.76	5.0	5.9	8.5	
4	10'	75	270	0.87	15.44	0.85	4.9	5.8	8.3	13.3
5	11'	100	296	0.88	17.32	1.24	5.5	6.2	9.0	12.3
6	12'	125	290	0.73	15.13	1.52	5.6	6.3	8.8	11.4
7	14'	150	272	0.55	11.61	1.62	5.6	6.7	8.9	11.4
8	15'	175	315	0.64	15.68	1.80	6.0	6.8	8.9	11.2
9	16'	200	299	0.49	12.23	1.99	5.7	6.6	8.3	10.3
10	17'	225	331	0.48	13.34	2.18	6.0	7.1	8.9	11.2
11	18'	250	346	0.44	13.11	2.38	6.0	7.2	8.9	10.7
12	19'	275	368	0.43	13.82	2.57	6.3	7.2	8.5	10.6
13	20'	300	373	0.36	12.11	2.66	6.5	7.5	9.3	11.2
14	21'	325	354	0.14	4.75	3.70	5.5	7.9	9.3	10.7
15	22'	350	382	0.16	5.86	3.80	6.7	7.8	8.7	10.7
16	23'	375	400	0.12	4.65	3.70	6.6	7.4	8.7	10.5
17	25'	350	379	0.14	5.10	3.80	5.7	7.2	9.5	11.2
18	26'	325	378	0.25	8.79	3.24	6.7	7.8	8.9	11.0
19	27'	300	340	0.19	6.08	3.32	6.5	7.6	9.2	10.9
20	28'	275	350	0.34	10.63	2.85	6.4	7.6	9.0	10.9
21	30'	250	309	0.28	5.83	2.97	6.7	7.9	9.5	11.4
22	31'	225	310	0.39	10.43	2.47	5.9	7.2	9.1	10.7
23	32'	200	290	0.42	10.29	2.32	6.3	7.2	8.9	11.0
24	33'	175	280	0.49	11.15	2.09	5.5	6.9	9.1	10.8
25	34'	150	268	0.53	11.08	1.90	5.8	6.6	8.3	10.6
26	35'	125	267	0.65	12.74	1.52	5.2	6.4	8.5	10.6
27	37'	100	228	0.58	9.51	1.52	5.5	6.6	8.9	11.4
28	45'	75	225	0.68	10.20	1.33	5.4	6.2	9.3	
29	46'	50	225	0.77	10.59	0.95	5.2	6.2	8.9	
30	47'	25	225	0.89	11.12	0.57	5.2	6.4	8.9	
31	48'	10	206	0.88	9.50	0.57	5.2	6.2	8.9	
32	49'	25	210	0.83	9.75	0.66	5.2	6.4	9.0	
33	50'	50	233	0.82	11.60	0.99	5.4	5.8	8.7	14.7
34	51'	75	248	0.77	12.44	1.23	5.6	6.2	8.7	9.5
35	52'	100	242	0.64	10.94	1.39	5.6	6.3	8.8	12.2
36	53'	125	258	0.59	11.80	1.52	5.8	6.5	8.9	12.0
37	54'	150	280	0.53	12.47	1.71	5.9	6.4	8.7	13.8
38	55'	175	298	0.55	13.00	1.94	6.1	6.8	9.0	11.8
39	56'	200	302	0.46	11.55	1.99	6.0	6.7	8.4	10.9
40	57'	225	306	0.32	8.49	2.46	6.3	7.3	9.1	11.4
41	59'	250	322	0.36	10.30	2.57	6.5	7.3	9.0	11.4
42	4 ^h —	275	335	0.28	8.54	2.75	6.1	7.4	8.8	10.8
43	1'	300	349	0.23	7.96	3.13	6.3	7.5	9.5	10.8
44	2'	325	362	0.17	5.84	3.24	6.3	7.5	8.7	10.5
45	3'	350	378	0.14	5.10	2.62	6.7	7.5	8.7	10.3
46	5'	375	400	0.12	4.65	3.92	5.7	7.4	8.7	10.3
47	6'	350	383	0.16	5.86	3.52	6.5	7.8	9.0	10.7
48	7'	325	365	0.19	6.55	3.33	6.6	7.5	8.7	10.7
49		300	343	0.19	6.11	3.23	6.8	7.5	8.7	10.5
50	8'	275	307	0.17	4.95	3.15	6.7	7.3	8.3	10.5
51	9'	250	316	0.31	8.77	2.66	6.3	7.4	8.7	10.3
52	10'	225	325	0.45	12.37	2.09	6.1	6.9	8.5	10.7
53	11'	200	282	0.41	9.88	2.09	6.1	6.9	8.5	10.7
54	12'	175	277	0.46	10.40	2.09	6.1	6.9	8.4	10.7
55	13'	150	264	0.53	10.97	1.80	6.0	6.7	8.4	10.9
56	14'	125	256	0.59	11.44	1.52	5.5	6.5	8.3	11.2
57	15'	100	230	0.59	9.84	1.33	5.5	6.3	8.1	11.1
58	16'	75	227	0.69	10.42	1.19	5.5	6.6	8.3	11.6
59	17'	50	215	0.73	9.67	0.84	5.1	6.2	8.3	14.2
60	19'	25	220	0.87	10.66	0.57	6.1	6.8	8.7	
61	20'	10	192	0.81	8.18	0.46	5.0	6.1	8.2	



V.

De spier had voor de contractie 0 grammen spanning.

De contracties geschiedden om de halve minuut.

Nommer.	Aanvangs- spanning der veer in grammen.	Eind- spanning der veer in grammen.	Hoogte der curve in mm.	Hefhoogte in mm.	Arbeid in Centim. - gr.	Tijd in 0.01 sec. van het moment der prikkeling	
						tot aan het einde der latende periode.	tot aan het maximum van contractie.
1	0	220	18.40	0.92	10.12	0.61	6.16
2	25	256	18.86	1.02	14.33	0.68	6.16
3	50	256	16.78	0.90	13.77	1.10	6.17
4	75	284	16.62	0.90	16.16	1.36	6.33
5	100	282	14.40	0.78	14.90	1.56	6.17
6	125	294	13.46	0.73	15.29	1.71	6.17
7	150	310	12.60	0.68	15.64	1.90	6.54
8	175	324	11.30	0.61	15.22	2.13	6.50
9	200	333	9.86	0.53	14.02	2.28	6.46
10	225	323	7.36	0.39	10.69	2.70	5.24
11	250	335	6.48	0.35	10.24	3.00	5.51
12	275	355	6.00	0.32	10.03	3.12	5.39
13	300	363	4.38	0.24	7.95	3.42	6.05
14	325	363	2.76	0.15	5.61	4.00	6.50
15	350	388	2.66	0.14	5.17	4.18	6.46
16	375	383	0.70	0.04	1.52	4.94	6.46
17	400						
18	375	380	0.30	0.016	0.60	5.32	6.17
19	350	373	1.50	0.08	2.89	4.94	7.15
20	325	341	1.36	0.07	2.24	4.37	6.46
21	300	341	3.00	0.16	5.13	3.80	6.16
22	275	298	1.84	0.099	2.84	4.18	6.17
23	250	275	1.96	0.105	2.76	3.95	6.16
24	225	273	3.70	0.19	4.73	3.38	5.70
25	200	271	5.34	0.28	6.59	2.75	5.17
26	175	262	6.16	0.33	7.21	2.41	6.01
27	150	246	7.56	0.41	8.12	2.36	6.92
28	125	225	8.00	0.43	7.53	2.20	6.76
29	100	230	10.40	0.56	9.24	1.75	6.58
30	75	226	12.20	0.66	9.93	1.59	6.65
31	50	203	13.20	0.71	9.16	1.18	6.17
32	25	154	10.90	0.59	5.28	0.91	6.01
33	0	148	12.60	0.68	5.03	0.68	6.01

De resultaten zijn in het algemeen dezelfde als de door Helmholtz verkregene. Met de grootte der aanvangspanning der veêr is de duur der latente periode veranderlijk, en het lijdt dus geen twijfel, of het ontstaan van eene hoogere elastische spanning is aan het verloop van een zekeren tijd gebonden.

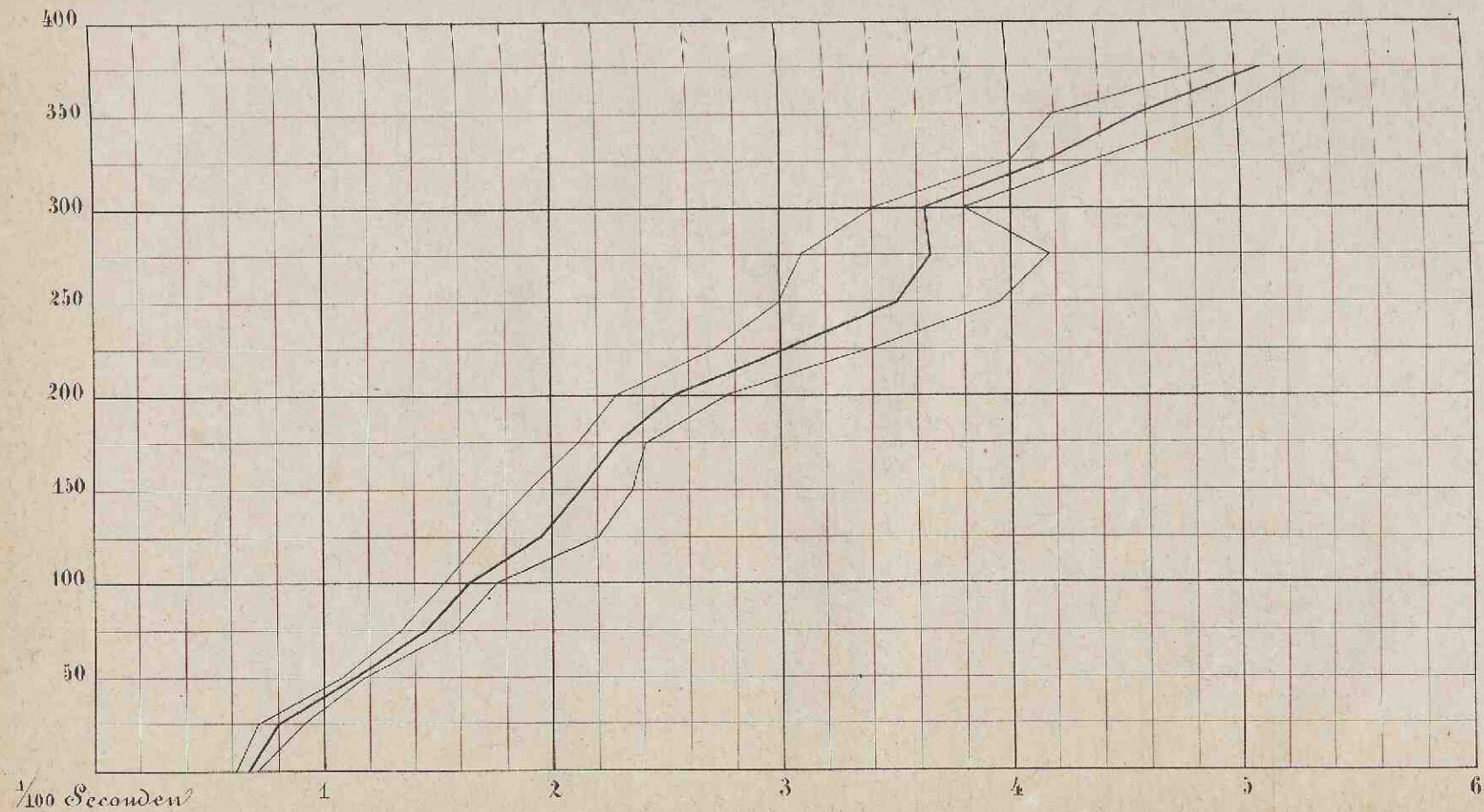
In de eerste reeksen vinden wij voor de latente perioden in het algemeen grootere waarden dan in de volgende, misschien omdat voor de proeven, in de eerste tabellen vermeld, kikvorschen werden gebruikt, die reeds den geheelen winter waren gevangen en dus slechter gevoed, in één woord minder normaal waren. Voor den absoluten duur der latente periode zijn die proeven daarom minder geschikt, voor de onderlinge vergelijking, in verband met de aanvangsspanning der veêr, blijven zij van waarde.

Voor al daarom hebben die twee eerste reeksen betekenis, omdat er vele proeven met dezelfde spanning in voorkomen en wij dus door vergelijking de verandering der latente periode kunnen vinden in den tijd voor hetzelfde overgewicht. In de eerste reeks neemt voor beide spanningen, de duur der latente periode toe, in de tweede neemt ze af. Te gelijkertijd zien wij de hefhoogten juist de omgekeerde verandering ondergaan, waarop wij in het volgende hoofdstuk terugkomen. Blijkbaar hangt het verschijnsel in de eerste reeks af van vermoeienis, in de tweede van toenemende prikkelbaarheid.

In de volgende reeksen zien wij hiervan niets; de punten van vergelijking zijn daar echter ook te spaarzaam gegeven.

Dat echter na zoovele contracties (in de vierde reeks 61) de vermoeienis zich nog weinig doet gelden, heeft zijnen grond voornamelijk daarin, dat bij onze methode

Gramm



van proefneming de stofwisseling in de spier behouden blijft en de normale voeding geene stoornissen ondervindt. Ook de in 't algemeen geringere duur, dien wij voor de latente periode vonden, is wellicht van dezelfde omstandigheid afhankelijk. Vooral verdienen de proeven in de laatste tabellen onze aandacht, waarbij de veër geene aanvangsspanning had en dus geen overgewicht werd gezegd. Daar is de latente periode bijzonder kort. Zij wordt nergens grooter dan 0.006 seconde en is conmaal slechts 0.0038 seconde, terwijl het geringste door Helmholtz gevondene cijfer 0.0073 bedroeg. In plaats van 0.01 seconde zouden wij dus 0.005 sec. als gemiddeld moeten aannemen.

In de vijfde reeks werd de aanvangsspanning der veër opgevoerd tot 400 grammen, bij welke spanning de spier zich niet meer kon verkorten.

Het maximum van elastische kracht, dat zich in de spier kon ontwikkelen, was dus bereikt en wij zijn derhalve in staat het tijdelijk verloop van het aangroeien der elastische kracht tot aan het maximum na te gaan.

In de nevenstaande figuur geven wij hiervan eene graphische voorstelling.

De getallen op de ordinaten wijzen de elastische kracht in grammen, die langs de abscis den tijd in $\frac{1}{100}$ seconden aan. Voor ieder punt in de curven stelt de lengte der abscis den duur der latente periode en de hoogte der ordinaat de spanning voor, waarmede de verkorting begon.

Wij zien drie curven geteekend, de eerste beantwoordt aan de proeven uit de eerste helft van tabel V, de derde aan die der tweede helft. De abscissen zijn bij de laatste allen grooter dan die der eerste, daar de spier door de vele contracties vermoeid geworden was.

Tusschen deze twee curven zien wij eene door

eene dikkere lijn voorgesteld, die de gemiddelde van beide is.

Na de prikkeling verloopt er eerst een zekere tijd, waarin de elastische kracht nog niet begint te stijgen en daarom verlaten de curven de abscis eerst bij de derde ordinaat. Zij stijgen vervolgens, kleine schommelingen vertoonende, met gelijkmatige snelheid en beginnen eerst aan haar einde langzamer te klimmen.

Hieruit volgt, dat de elastische kracht aanvankelijk evenredig met den tijd toeneemt, doch dat nabij het maximum, voor dezelfde spanningsvermeerdering meer tijd wordt gevorderd dan aan het begin.

Het verder neêrdalende verloop der curve kennen wij niet, daar de proeven geen licht verspreiden over de wijze waarop de spanning der spier verdwijnt. Waarschijnlijk echter is het, dat de curve veel langzamer dalen zal, dan zij geklommen is.

Immers bij de geregistreerde spiercurven ziet men, dat het neêrdalende gedeelte veel langer is, dan het opstijgende en men mag daaruit besluiten, dat er meer tijd noodig is om de elastische kracht te doen wijken, dan er voor haar ontstaan werd gevorderd.

De in de figuur voorgestelde curven mogen echter niet met de geregistreerde curven worden vergeleken, daar de eersten het stijgen der spanning bij gelijk blijvende lengte, de anderen dat gedurende de verkorting aangeven, waarbij bovendien nog arbeid werd verricht.

Wij zagen boven, dat daar, waar de aanvangsspanning nul was, de latente periode slechts zeer kort duurde en het is nu de vraag of zij onder de gunstigste omstandigheden, niet nog kleiner worden kan of zelfs tot nul kan worden gereduceerd.

Reeds had Helmholtz op de mogelijkheid gewezen,

dat de elastische kracht in de spier wel toestond na inwerking van den prikkel ging toenemen, doch aanvankelijk in zoo geringe mate, dat ze door het experiment niet kon worden aangetoond. Om ons hieromtrent zekerheid te verschaffen, hebben wij in verschillende richtingen proeven genomen. Eer wij die echter gaan beschrijven, is het noodig, de verschillende momenten, die hierbij in aanmerking komen, nader te overwegen. Wanneer wij van een gering toenemen in spanning reeds beweging willen wachten, moeten wij zorgen, dat de spier den geheelen last, dien zij bij hare contractie zal moeten opheffen, ook in den toestand van rust te dragen heeft, zoodat hare elastische kracht gelijk is aan den te overwinnen weêrstand. Met andere woorden, wij moeten elken weêrstand, die als overgewicht werkt, trachten te vermijden. De wrijving speelt hierbij de voornaamste rol. Haar ontstaan heeft zij aan de beweging te danken: zij kan dus de spanning der rustende spier niet vermeerderen en moet bij de verkorting toch worden overwonnen.

Die wrijving wordt aangetroffen vooreerst in ons toestel aan het asje van den hefboom en aan het pennetje op den cylinder, maar buitendien in de spier zelve. Immers bij hare vormverandering hebben er belangrijke verschuivingen harer elementen plaats.

Het onderzoek moest dus aan het licht brengen, in hoeverre de duur der latende periode ook daar nog door het bestaan van een overgewicht kon worden veroorzaakt, waar wij meenden, dat de spier zich zonder overgewicht had verkort en of dus de latente periode niet geheel en al te elimineeren was, wanneer wij de spier lieten contracteeren bij een minimum van weêrstand.

Er was echter nog een punt te beschouwen, de mogelijkheid namelijk, dat eene uiterst geringe vermeerdering

in spanning onopgemerkt blijven kan, bij eene reeds bestaande groote spanning in de spier. Is dit waar, dan moet ook, wanneer men de verschillende spanningen der veër niet als overgewicht laat werken, doch door de spier laat gedragen worden, een verschil in de latente perioden worden gevonden.

Block dat zoo te zijn, dan zouden wij eenig recht krijgen tot het vermoeden, dat de aangroeiing, der elastische spanning onmiddelijk na de prikkeling begint. Een stellig bewijs is het echter nog niet. Bleef daarentegen bij de verschillende belastingen de duur der latente perioden gelijk, dan verloren wij voor dat vermoeden allen grond.

Wij trachtten dus bij de eerste reeks van proeven den weêrstand, dien de spier te overwinnen had, op een minimum te reduceeren en gingen daarbij op de volgende wijze te werk.

De levende kikvorsch werd op eene horizontale plank bevestigd en de los-gepraepareerde en van het hielbeen afgeknipte pees van den gastrocnemius, werd door middel van een dun, kort, zijden draadje bevestigd aan een hefboom, die een verticalen stand innam en om een horizontaal asje draaibaar was. Het aangrijpingspunt van den hefboom lag dicht bij het draaipunt en ter zelfder hoogte en in de onmiddelijke nabijheid van de pees.

De hefboom had een labiel evenwicht en moest bij de minste contractie overhellen. Hij had een gering gewicht en schier geene wrijving. Aan zijn top was een fijn pennetje bevestigd, dat op een horizontalen cylinder schrijven kon. De tijd werd geregistreerd door middel eener stemvork en het moment der prikkeling werd op zeer eenvoudige, mechanische wijze aangegeven. Met de hand kon men namelijk een wipje omslaan, waardoor én de induceerende stroom werd afgebroken, én een pennetje

ter zijde werd geslagen, dat mede op den cylinder schreef.

De prikkeling geschiedde op de boven beschreven wijze. De eene der electroden was aan de naald verbonden, waarmede het dijbeen was bevestigd, de andere liep in een zeer dun koperdraadje uit, dat in het benedeneinde van de spier was gestoken.

Hierbij was schier alle wrijving voorkomen, de spier lag in de gladde huid en had bijna geen arbeid te verrichten.

De uitkomst van deze proeven was echter voor onze meening niet gunstig. De latente periode had namelijk een nog langeren duur, dan wij bij de straks beschreven methode hadden gevonden. Zij kon niet verder worden gereduceerd dan tot 0.008 seconden. Ook de proef met een nog lichter hefboompje, dat niet meer woog dan 0.08 gram. had geen beter resultaat.

De latente periode was ook bij de verschillende op elkaar volgende contracties zeer ongelijk. Haar grootte bedroeg van 0.008 tot 0.016 seconde en het bleek, dat men langs dezen weg op geene bruikbare resultaten rekenen kon.

Voornamelijk was die ongunstige uitkomst wel daaraan te wijten, dat de spier nu inderdaad in den toestand van rust geene spanning had hoegenaamd. Na elke verkorting moest ze met de hand worden uitgerokt. Wellicht was ze dus vóór de prikkeling reeds korter dan het onderling evenwicht harer deeltjes vereischte en begon dus het proces van contractie zich eerst te uiten, nadat de elastische kracht reeds eenigen tijd gestegen was.

Wij gingen nu tot de tweede soort van proeven over, waarbij wij de spier verschillende belastingen lieten dragen.

Hiervoor werd de bovenbeschreven toestel gebezigd. Het support werd verwijderd, daar wij de spanning der vèer niet als overgewicht mochten laten werken.

Wij lieten de spier achtereenvolgens met klimmende en daarna weêr afnemende aanvangsspanningen contraheeren en geven de resultaten dier proeven in de volgende tabel. Ook hier veroorloven wij ons de uitkomsten reeds nu in extenso mede te deelen.

VI.

Nommer.	Tijd.	Aanvangs- spanning der veer in grammen.	Eind- spanning der veer in grammen.	Hefhoogte in mm.	Arbeid in Centim. gr.	Tijd in $\frac{1}{100}$ sec. van het moment der prikkeling verlopen			
						tot aan het einde der latente periode.	tot dat 0.9 der hefhoogte is bereikt.	tot aan het maximum van contractie.	totdat de hefhoogte op 0.9 is verminderd.
1	12 ^h 21'	0	178	0.79	7.03	0.38	2.9	5.9	7.0
2	22'	25	218	0.87	10.57	0.45	4.7	5.7	7.5
3	24'	50	228	0.79	10.98	0.54	4.9	6.0	10.4
4	25'	75	232	0.70	10.25	0.38	5.2	5.8	10.5
5	26'	100	233	0.59	9.82	0.45	5.2	5.9	11.8
6	27'	125	255	0.63	11.02	0.45	5.3	8.2	13.2
7	28'	150	289	0.60	13.17	0.45	5.5	8.0	12.5
8	29'	175	286	0.53	12.22	0.54	5.5	8.1	13.4
9	30'	200	282	0.41	9.88	0.54	5.3	8.0	12.2
10	31'	225	307	0.38	10.11	0.63	5.7	6.1	12.5
11		250	326	0.36	10.37	0.51	5.6	7.6	11.4
12	32'	275	342	0.31	9.56	0.63	5.0	6.4	11.8
13	33'	300	353	0.25	8.16	0.44	4.9	7.9	13.3
14	34'	325	380	0.25	8.81	0.63	4.7	5.7	13.5
15	35'	350	385	0.17	6.25	0.54	4.6	5.9	11.4
16	36'	375	401	0.12	4.66	0.63	4.6	5.4	11.0
17	37'	350	388	0.18	6.64	0.51	4.6	5.5	10.4
18	38'	325	373	0.22	7.68	0.63	4.0	5.1	8.3
19	39'	300	342	0.20	6.42	0.54	4.7	5.6	8.7
20		275	326	0.24	7.21	0.56	4.7	5.5	8.7
21	40'	250	310	0.28	7.84	0.63	4.7	5.9	9.0
22	41'	225	293	0.31	8.03	0.62	4.7	6.1	10.0
23	42'	200	269	0.31	7.27	0.54	5.0	6.0	9.0
24		175	262	0.41	8.96	0.67	5.3	5.9	8.4
25	43'	150	246	0.48	9.50	0.45	5.3	6.0	8.9
26	44'	125	228	0.46	8.12	0.45	5.2	6.0	8.5
27	45'	100	226	0.57	9.29	0.54	5.3	6.1	8.9
28	47'	75	197	0.56	7.62	0.54	5.2	6.2	8.9
29	48'	50	184	0.61	7.14	0.63	5.2	6.3	8.9
30	49'	25	178	0.69	7.00	0.54	4.7	6.4	9.0
31	51'	0	125	0.56	3.50	0.51	3.5	5.9	7.9

Wij zien, dat de duur der latente periode vrij constant blijft. Zij varieert van 0.004 tot 0,007 sec. De kleine verschillen, die hier worden opgemerkt zijn kleine schommelingen, die waarschijnlijk van de tijdelijke verandering der prikkelbaarheid of van andere niet nader te bepalen invloeden afhangen. Althans door de verschillen in spanning zijn zij niet te verklaren. Ook hier was dus ons vermoeden, dat ons tot het doen dezer proeven had geleid, gelogenstraft, en het schijnt bewezen te zijn, dat er tusschen de prikkeling en het begin der spanningsvermeerdering in de spier een zekere tijd verlopen moet.

Intusschen meenen wij recht te hebben tot de verklaring, dat, zoo die tijd al bestaan moge, eene juiste bepaling er van onmogelijk is en tevens — zonder waarde. De resultaten zijn te zeer uiteenlopend en wij hebben geen waarborg of de graad van fijnheid van onze instrumenten niet hiervan de hoofdoorzaak is.

Overal, waar er tijdsbepalingen worden vereischt omtrent de wijziging van een toestand, die schier onmerkbaar begint, hebben wij met dezen hinderpaal te kampen.

Zoo is het meten van de snelheid van den galvanischen stroom daardoor onmogelijk geworden. Het gold daar immers op eene bepaalde plaats in een geleiddraad de geringste vermeerdering in electrische spanning aan te wijzen en wij zijn slechts in staat den tijd te meten, waarin ze tot eene hoogte is gestegen, wier waarneming binnen het bereik ligt van onze hulpmiddelen.

Zoo is het ook bij onze proeven, en het is te wachten, dat eene fijnere methode, bij voorbeeld met behulp van het licht, voor den duur der latente periode eene geringere waarde vinden zal.

HOOFDSTUK II.

In het vorige hoofdstuk hielden wij ons bezig met de ontwikkeling der elastische kracht in de spier: thans zal het onze taak zijn, op te sporen, in hoeverre de bij de contractie verrichte werktuigelijke arbeid afhankelijk is van de grootte van den opgeheven last.

Niet alleen de absolute grootte van dien arbeid behoort daarbij te worden nagegaan, maar ook de tijd, waarin hij wordt verricht; want, zoolang de last opgeheven blijft, zal er chemisch arbeidsvermogen in de spier worden verbruikt, om de spanning te doen voortduren. Met het oog op den inwendigen arbeid der spier is dus de duur der contractie geenszins onverschillig.

Over deze punten kunnen de medegedeelde resultaten onzer proeven eenig licht verspreiden. Eer wij echter tot de beschouwing dier uitkomsten overgaan, moeten wij nog vermelden, op welke wijze de verrichte arbeid werd berekend.

In het algemeen wordt de arbeid bepaald door het product van hefhoogte en opgeheven gewicht. Daar wij echter niet gewichten, maar eene elastisch gespannen voor lieten oplichten, wier spanning bij de opheffing stijgt, is het de vraag, welke spanning wij met de hefhoogte moeten vermenigvuldigen. Het ligt voor de hand, dat wij de gemiddelde spanning moeten kiezen, en eene eenvoudige beschouwing zal de juistheid hiervan aan het licht brengen.

Stellen wij ons voor, dat aan eene veër, die eene willekeurige spanning $= c$ moge bezitten, door aan het spannend gewicht achtereenvolgens oneindig kleine gewichten $= p$ toe te voegen, eene grootere spanning wordt verschaft, dan zal de elongatie der veër telkens met eene oneindig kleine grootheid e vermeerderen. Ten slotte zal dus het gewicht gelijk zijn aan $c + np$ en de elongatie $= ne$. De arbeid, die hierbij telkens wordt verbruikt, is gelijk aan het spannende gewicht maal de hefhoogte en dus $e(c + p)$, $e(c + 2p)$, ... $e(c + np)$. De geheele arbeid is gelijk aan de som hiervan, waarvoor wij kunnen schrijven $nec + ep(1 + 2 + 3 \dots + (n - 1) + n)$ hetgeen gelijk is aan $nec + ep\left(\frac{n^2 + n}{2}\right)$ of $\frac{ne(2c + np) + nep.}{2}$.

Door $\frac{nep}{2}$ wordt een oneindig kleine arbeid voorgesteld, dien wij kunnen verwaarloozen en het overige der formule, in woorden uitgedrukt, beteekent: het product der hefhoogte met de spanning bij de halve hefhoogte.

Natuurlijk geldt dit alleen, omdat de elongatie evenredig klimt met de elastische kracht en de elasticiteit eene volkomene is.

Werpen wij thans een blik op de resultaten, die in de boven medegedeelde tabellen zijn samengevat. Voor iedere contractie vinden wij daarin de waarden in getallen aangegeven, die wij voor onze beschouwing noodig hebben.

Vooreerst de spanning der veër in grammen bij den aanvang en bij het maximum van contractie, voorts de hefhoogte in millim. en den uit die drie grootheden berekenden arbeid in centimeter-grammen. Ten slotte de tijden, die er verlopen zijn van het moment der prikkeling tot den aanvang der contractie (latente periode)

en tot dat het maximum van verkorting is bereikt. In tabel IV en VI is baarenboven de tijd aangegeven tusschen de prikkeling en het oogenblik, waarop de last zich op 0.9 der hefhoogte bevindt, én voor én na het maximum van contractie, terwijl eindelijk in tabel IV ook nog aangegeven is hoe lang de geheele contractie duurde, de latente periode er onder begrepen.

Bij de proeven, in de eerste vier tabellen medegedeeld, had de spier een overgewicht op te lichten, hetgeen bij reeks VI niet het geval was.

Voorts zien wij, dat in de twee eerste reeksen de spier slechts twee afwisselende lasten behoefde op te heffen, terwijl in de drie anderen de spanning der veêr voor iedere volgende contractie met eene even groote hoeveelheid werd vermeerderd, tot op een maximum en dan weêr op dezelfde wijze verminderd. Eindelijk valt nog op te merken, dat in de drie eerste reeksen eene zwakkere veêr werd gebezigd, waarmede geen grootere aanvangsspanning te bereiken was dan 140 grammen. Voor de twee laatste werd een veêr aangewend, wier aanvangsspanning tot op 375 grammen kon worden gebracht. Voor iedere contractie is de tijd aangegeven, waarop zij plaats had, om te laten oordeelen over de snelheid, waarin de verkortingen elkander volgden.

Terstond valt in het oog, dat de hefhoogte met het klimmen der aanvangsspanning afneemt. Dit afnemen heeft echter niet regelmatig plaats en er zijn zelfs uitzonderingen op dien regel te vinden. Niettegenstaande de hefhoogten afnemen, blijven de eindspanningen klimmen, hoewel ook hicrop uitzonderingen voorkomen, hetgeen geene verwondering baren kan, want die eindspanning hangt van de hefhoogte en van de aanvangsspanning af. De mechanische arbeid, die door deze drie grootheden

wordt bepaald, vertoont eene andere wijziging. Zij klimt, zooals wij in de drie laatste tabellen zien, aanvankelijk met de aanvangsspanning, doch neemt weldra af. Vooral is dat in de drie laatsten duidelijk, daar in de derde de spanningen der veër minder variëeren.

Dat de eindspanning der veër de aanvangsspanning steeds overtreft, wijst op eene belangrijke toename van elastische kracht in de spier.

Want bij het maximum van verkorting heeft deze eene veel geringere lengte en zoude dus, ware de lengte onveranderd gebleven, een nog grootere kracht vertoond hebben. Hoe groot die kracht zijn zoude, laat zich niet berekenen, waarschijnlijk is zij echter niet zoo groot als het gewicht, dat door de spier, zonder dat zij arbeid uitoefende, nog slechts even of juist niet meer kon worden opgelicht. Opmerkelijk is het, dat bij de verkorting voor het ontstaan der elastische kracht meer tijd noodig is; want die tijd overtreft zelfs de langste latente periode zooals in tabel V te zien is.

Ook uit de twee eerste tabellen volgt, dat de hefhoogte bij eene groote aanvangsspanning geringer is, doch dat daarbij nog geene noodzakelijkheid bestaat, om den verrichten arbeid kleiner te doen uitvallen. Deze tabellen leeren ons echter nog iets, dat uit de andere niet kan blijken en hetgeen niet onbelangrijk schijnt, namelijk de verandering, die hefhoogte en verrichte arbeid ondergaan in den tijd bij telkens dezelfde aanvangsspanning. In de eerste reeks zien wij beiden voortdurend afnemen in de tweede aanhoudend stijgen. In de eerste tabel zien wij, dat bij de eerste contractie met een aanvangsspanning van 15 grammen een arbeid van ruim 3 centimeter-grammen werd verricht, terwijl de arbeid bij de laatste contractie onder dezelfde omstandigheden slechts 0.5 centimeter-

grammen bedroeg. Evenzoo voor de aanvangsspanning van 100 gram. waarbij de arbeid gedurende tien contracties van 3 tot op 0.3 centimetergrammen daalde. Tevens zien wij, dat de latente periode, die voor beide spanningen natuurlijk aanmerkelijk verschillen moet, voor iedere volgende proef, bij dezelfde spanning verricht, eene andere wordt en dat, terwijl hefhoogte en arbeid geringer worden, de latente periode toenemen gaat.

In de tweede tabel zien wij juist het omgekeerde van hetgeen wij in de eerste waarnamen. Daar stijgt de hefhoogte en de arbeid bij beide aanvangsspanningen. Bij de eerste en de laatste contractie, die bij eene spanning van 30 gram plaats hadden, zijn de hoeveelheden arbeid 2.6 en 4.7 centim.-gr. terwijl zij voor die, welke bij 120 gram tot stand kwamen, 2.8 en 6.2 bedragen. — De latente perioden nemen daarbij af en verminderen voor de respectieve spanningen van 1.9 en 4.3 tot 1.5 en 3.1 honderdste seconden. Wij zien hieruit ten duidelijkste, dat de duur der latente periode veranderlijk is, en dat dan, wanneer de contractie later intreedt ook minder arbeid wordt verricht bij de verkorting.

Wat nu de eerste reeks aangaat, zoo is die vermindering in hefhoogte waarschijnlijk te verklaren door de groote uitputting van het dier. Gedurende geruimen tijd waren er proeven gedaan met den anderen gastrocnemius en hoewel in het algemeen de kikvorschen onder de proeven zeer weinig schenen te lijden, was juist in dit geval een langzaam doch vrij aanmerkelijk bloedverlies, door verscheuring van kleine vaatstammetjes bij het praepareren, zeker daarvan de oorzaak. De stofwisseling was derhalve op een minimum gereduceerd en de verhoudingen, waaronder de spier werken moest, waren dus niet veel beter, dan die eener uitgesnedene, en

wij weten, hoe snel daar de uitputting pleegt in te treden.

De proeven der tweede reeks werden onder gunstiger condities verricht. Niet alleen was al het bloedverlies vermeden, de kikvorsch was ook geheel versch en de 25 in de tabel vermelde contracties waren de eersten, die van de spier werden gevegd. Het toenemen in den verrichten arbeid moet hier stellig op rekening worden gebracht van stijgende prikkelbaarheid.

Bij proeven met uitgesneden spieren ziet men eveneens aanvankelijk de hefhoogte stijgen, doch nadat eenige contracties hebben plaats gegrepen, gaat de hefhoogte afnemen, omdat de uitputting zich ras doet gevoelen, en juist in de gunstige verhoudingen, waaronder bij onze proeven de spier werken kan, licht de grond, dat de prikkelbaarheid zoolang blijft toenemen.

Om van de resultaten, die hier besproken zijn een gemakkelijk overzicht te verschaffen, hebben wij er eene graphische voorstelling van gegeven, die op de bijgevoegde platen te vinden is. De eerste plaat heeft betrekking op reeks IV, de tweede op reeks VI. Letten wij vooreerst op de benedenste helft der platen.

Iedere ordinaat beantwoordt aan eene contractie en door verschillende hoogten der ordinaat van de abscis af gerekend zijn de waarden voorgesteld van de aanvangsspanning en van de eindspanning der veêr, van de hefhoogte en van den verrichten arbeid. De afstand der horizontale lijnen beantwoordt aan 100 grammen spanning, aan een centim.-gram arbeid en aan 0.2 mm. hefhoogte. Door de corresponderende punten in de ordinaten te verbinden ontstaan curven van allerlei vorm.

De twee roode stellen den gang der spanning voor; de benedenste, die de aanvangsspanning representeert,

stijgt en daalt natuurlijk gelijkmatig en moet dus eene rechte lijn worden, de andere stijgt en daalt eveneens, doch minder snel en ongelijkmatig.

De blaauwe doet de verandering in hefhoogte kennen en wij zien, dat daar, waar de roode lijnen het meest naar de abscis naderen, de ordinaten door de blaauwe curve bepaald het langst zijn en omgekeerd, hetgeen vrij natuurlijk is, wanneer wij bedenken, dat bij groote aanvangsspanning de hefhoogte kleiner blijft.

De hoogten der ordinaten, door de zwarte curve bepaald, geven ons een beeld van den bij iedere verkorting verrichten werktuigelijken arbeid. In die curve zien wij de grootste sprongen. Te meer vallen die in het oog, omdat wij voor de arbeids-éénheid eene vrij groote lengte-éénheid moesten kiezen, daar anders de curven te veel in elkander waren geloopen en een verward beeld hadden gegeven.

Onmiddellijk blijkt ten eerste, dat de arbeid met groote schommelingen aanvankelijk met de aanvangsspanning stijgt en een hoogste punt bereikt, om daarna weér af te nemen, zoodat met de grootste spanning de geringste arbeid samenvalt, ten tweede, dat in de geheele curve eene helling van links naar rechts bestaat. In het begin komen de grootste arbeidshoeveelheden voor; later worden die ook bij gelijken last niet meer zoo groot. Dit is een noodzakelijk gevolg van de vermoeienis. Indien nu echter de arbeid afneemt, moeten natuurlijk ook de hefhoogten en de gemiddelde spanning kleiner worden (en dus ook de eindspanning), en de roode en blaauwe curve moeten dus dezelfde helling vertoonen. Bij nauwkeurige beschouwing blijkt dit ook zoo te zijn: alleen valt het daar minder in het oog.

Over de groote schommelingen in de curve van den arbeid mogen wij ons niet verwonderen, afgezien daarvan

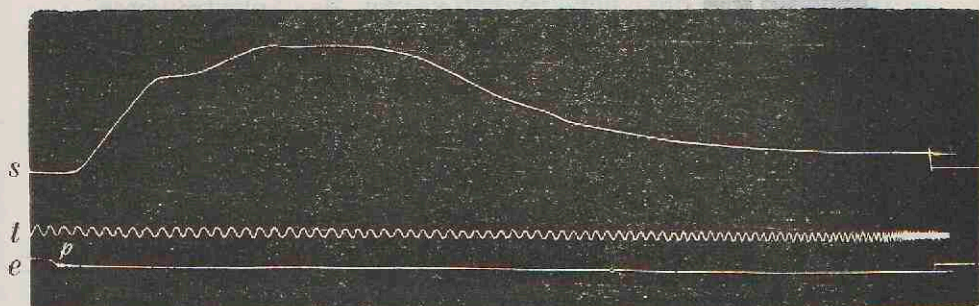
dat zij, zooals wij straks zeiden, zichtbaarder worden wegens de grootere hoogte der ordinaten, want, daar de arbeid afhankelijk is van spanning en hefhoogte, zullen kleine schommelingen in gelijken zin in de andere curven alreeds groote in de curve van den arbeid ten gevolge moeten hebben. Maar tevens zal de laatste met die der hefhoogten meer overeenkomst moeten vertoonen, omdat de hefhoogte niet alleen direct maar ook indirect, door de spanning der veêr te vermeerderen, op de grootte van den arbeid van invloed is. De curven op beide platen komen zeer goed met elkaâr overeen; zij hebben volkomen denzelfden gang ten opzichte van de vermeerdering der aanvangsspanning, en wij zien hieruit, dat de invloed der belasting op hefhoogte en arbeid dezelfde blijft, indien de last als overgewicht werkt, of door de spier wordt gedragen reeds vóór de verkorting. Op de tweede plaat zijn al de ordinaten van hefhoogte en arbeid wel is waar iets geringer; doch dit zal stellig afhangen van de grootte en van de voeding der spier: absoluut gelijke resultaten zijn bij verschillende spieren nooit te wachten.

Gaan wij thans na, wat er op te merken valt over het tijdelijk verloop der contractie. In de tabellen vinden wij de daarvoor noodige gegevens.

Reeds eene vluchtige beschouwing der geregistreerde curven kan ons een denkbeeld geven van de grootte verschillen, die in dat verloop te vinden zijn, bij verschil van belasting, vooral naarmate zij als overgewicht werd aangewend of niet. Daarom geven wij in de volgende vier figuren eenige afbeeldingen van die curven, te meer, daar hiermede gelegenheid gegeven is, over den graad der te bereiken nauwkeurigheid te oordeelen.

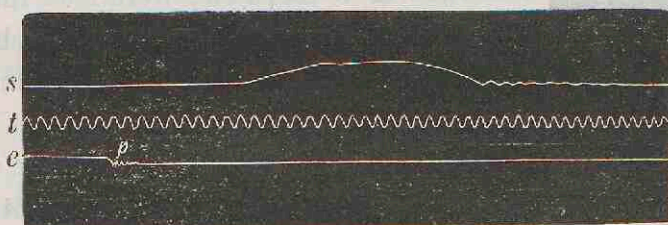
Fig. 1 stelt eene curve voor, verkregen zonder aanvangsspanning der veêr; zij is ontleend aan de vierde

Fig. 1.



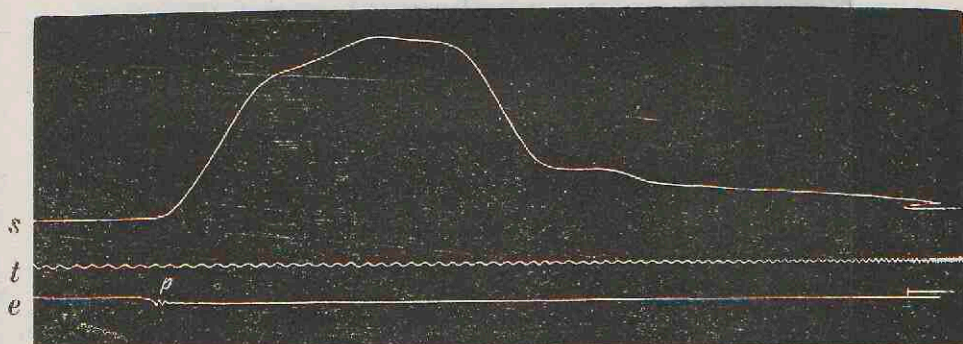
reeks, fig. 2 eene andere uit dezelfde reeks bij een

Fig. 2.



aanvangsspanning der veër van 375 grammen, terwijl fig. 3 en 4, uit de zesde reeks genomen, curven voor-

Fig. 3.



stellen met eene aanvangsspanning van 50 en 375 grammen. Bij de tweede was er dus overgewicht, bij de drie anderen niet.

Onder de spiercurven s zien wij de lijn e , die het pennetje van den electromotor schreef en tusschen deze twee de trillingen t der stemvork. Het moment der prikkeling beantwoordt aan het punt p waar wij de benedenste lijn naar beneden zien afwijken.

De wijze, waarop de verschillende waarden, die wij noodig hadden, uit de geregistreerde curven werden afgeleid is eenvoudig.

Om den aanvang der contractiecurve nauwkeurig te bepalen, werd eene lineaal langs de abscis gelegd en met eene scherpe raald het punt aangeschrapt, waar de abscis in de curve overging.

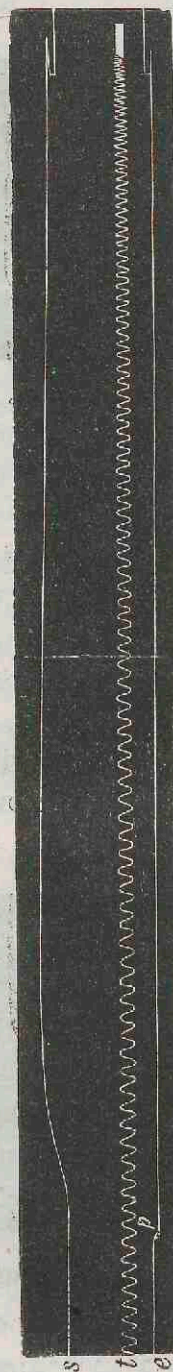
Op gelijke wijze werd voor de lijn e het punt p bepaald, dat aan het moment der prikkeling beantwoordt.

Voorts werden er uit de gevonden punten loodlijnen op de abscissen getrokken, die de trillingen der stemvork sneden. Het aantal trillingen tusschen deze twee loodlijnen bevat, stelt den duur der latente periode voor. Met eene loupe kon 0.1 trilling worden geschat.

Eindelijk moest de hoogte der curve worden bepaald en de tijd worden gemeten, waarin het maximum van contractie was bereikt.

Hiervoor was het noodig den top der curve te kennen, welke met behulp van twee winkelhaken werd gevonden. De eene werd met een been langs de abscis ge-

Fig. 4.



legd en langs het andere been werd de tweede wijkelhaak zoolang verschoven, tot dat diens aan de abscis evenwijdig been een uiterst klein topje van de curve afsneed. Door dit topje midden door te deelen, werd de ware top bepaald.

Onder de curve werd de abscis doorgetrokken, die het pennetje van den hefboom geschreven hebben zou, indien de spier zich niet had verkort. Uit den top werd eene loodlijn neêrgelaten op de abscis en met een schuifpasser, waaraan een nonius is aangebracht, werd de hoogte der curve nauwkeurig gemeten. Voorts werd met de lengte van den hefboom als straal uit den top der curve een cirkelboog getrokken. Het middelpunt van dien cirkelboog lag in de abscis, daar de hefboom der spier een horizontalen stand innam. Uit het punt waar de boog de abscis sneed werd een loodlijn getrokken tot in de trillingen der stemvork. Zoodoende was het moment gevonden, dat aan den top der curve juist beantwoordde.

Op soortgelijke wijze werden de punten bepaald, die aan 0.9 der hefhoogte in het opstijgend en het neêrdalend gedeelte der curve beantwoorden en, met behulp van daaruit neêrgelatene loodlijnen, werd de daarbij behoorende tijd gevonden.

In al de curven zien wij, vooral in het opstijgende gedeelte eigenaardige bochten, die van wrijving in het gebezigde toestel afhankelijk zijn. Wanneer wij de spier in plaats van de stalen veêr een elastiekje lieten spannen bij de contractie, dan had de geregistreeerde curve altijd een veel regelmatiger vorm, hoe groot de kracht van het elastiekje ook geweest zijn moge: een duidelijk bewijs, dat die bochten in onze curven niet door plotselinge wijzigingen in de spanning der spier veroorzaakt worden.

Fig. 5 geeft eene afbeelding van eene curve verkregen met aanwending van een elastiekje, dat eene spanning bezat van 17 grammen. Zij behoorde tot een reeks proeven, vroeger in het physiologisch laboratorium genomen en werd ons door Prof. Donders welwillend afgestaan.

Fig. 5.



De wrijving in het apparaat was op geenerlei wijze weg te nemen en de proeven op eene andere wijze in te richten was niet doenlijk, daar alleen deze methode, met de stalen veër en het exentriek, ons in staat stelde de contracties met verschillende belasting regelmatig en snel op elkaâr te doen volgen. Dit gaf ons immers het recht de resultaten onderling te vergelijken, daar in zoo korten tijd geene belangrijke wijzigingen in de spier tot stand kunnen komen en wij dus alleen met de allengs intredende vermoeienis te maken hadden. Daar die door de wrijving ontstane bochten echter den top der curve niet onbruikbaar maakten, konden zij aan de juistheid onzer resultaten geen afbreuk doen.

De curven zijn zeer verschillend in hoogte. Vooral in figuur 2 en 4 zien wij, dat de hefhoogte zeer gering was. Voorts zien wij bewaarheid, hetgeen omtrent den duur

der latente periode in het eerste hoofdstuk is gezegd: in figuur 1 bedraagt zij slechts eene trilling, terwijl zij in fig. 2 in het ooglopend lang is en voor fig. 3 en 4 nauwelijks verschilt. Tevens merken wij een groot verschil op in den vorm en de lengte der curven. Vergelijken wij de curven, in fig. 2 en 4 voorgesteld, waar de veër in beide gevallen eene gelijke en wel eene groote aanvangsspanning had, is dit bijzonder duidelijk, want terwijl in de eerste de verkorting der spier slechts geringen tijd aanhield en de pen weldra weër daalde tot de abscis, zien wij in de tweede, dat de verkorting een' aanmerkelijken tijd bleef voortduren en slechts langzaam week, waardoor het noërdalend gedeelte der curve slechts eene zeer geringe helling verkreeg. Het einde der curve is in de fig. zelfs niet te zien en om het af te beelden zoude stellig eene geheele en wel eene zeer langzame omdraaiing van den cylinder van het kymographion noodig geweest zijn, waarmede dan ook alle tijdsbepaling in het opstijgende gedeelte der curven onmogelijk ware geworden.

Maar ook dan zoude het einde der contractie moeilijk te bepalen zijn geweest, omdat de lengte der spier bij iedere contractie verandert. Zoo vinden wij ook in fig. 1, waar de aanvangsspanning der veër gelijk nul was, en in fig. 3, waar zij slechts 50 gr. bedroeg, dat de curve de abscis niet weër bereikt. Daarentegen in fig. 2, waaraan eene contractie met groote aanvangsspanning als overgewicht te gronde lag, zien wij de curven in haar geheel tot stand komen. De geringere lengte dier curve, vergeleken met die in fig. 4, is vooreerst afhankelijk van den grooteren duur der latente periode en voorts daarvan, dat de spier slechts een deel der elastische kracht behoefde te verliezen, om de normale lengte weër aan te nemen, terwijl

in fig. 4 de door den prikkel veroorzaakte spanningsvermeerdering geheel geweken moest zijn, om de verkorting te termineeren.

Ook na afloop der curve in fig. 2 is er dus een tijd, dien men met de latente periode vergelijken mag, waar namelijk verhoogde elastische kracht bestaat, die zich echter niet kan doen gelden, omdat zij door de spanning der veër wordt overtroffen.

In al de curven ziet men dat de spanning langzaam wijkt; want anders zoude de veër den hefboom plotseling naar beneden hebben gedrukt. Het duidelijkst blijkt dat in fig. 4.

Alleen waar een groot overgewicht gebezigd was, kunnen wij dus het einde der verkorting bepalen. Daarmede is echter nog niet de tijd gevonden, waarop de moleculaire wijziging, die de verkorting veroorzaakte, een einde neemt, en uit hetgeen gezegd is volgt, dat dit tijdstip niet te bepalen is, maar dat het zeker een geruimen tijd duurt voordat de elastische kracht, door den prikkel in het leven geroepen, geheel is geweken.

De phasen der golf zijn dus niet gelijk en de golflengte is derhalve ook niet nauwkeurig te bepalen.

Gaan wij nu de in de tabellen vermelde tijdsbepalingen na.

Het begrip der contractiegolf, dat aan de geheele beschouwing te gronde ligt, eischt, dat de gevraagde tijden gemeten worden van het moment der prikkeling af en niet van het begin der verkorting.

Dat is dan ook geschied. Alleen zou ons kunnen worden tegengeworpen, dat de golf eerst begint na het einde der absolute latente periode. Dit doet echter niets ter zake, want, zoo die al bestaan moge, is zij toch zeer klein, zoodat zij verwaarloosd worden kan, waar het de bepaling geldt van veel grootere tijden zoo als die, waarin

het maximum van contractie is bereikt of de verkorting afgeloopen is.

In de eerste tabellen, waar overgewicht werd gebezigd en de kracht der veër tusschen twee grootten afwisselde, ziet men, dat in het algemeen aan de grootste spanningen de langste tijden beantwoorden, noodig voor het bereiken van het maximum van contractie.

De vermoeienis en de toenemende prikkelbaarheid schijnen hierop weinig invloed te hebben: althans de verschillen in de getallen zijn te onregelmatig, om eenig besluit te kunnen trekken.

In de twee volgende reeksen van proeven, waar eveneens overgewicht werd gebezigd, waarbij echter de spanning der veër regelmatig vermeerderd en verminderd werd, zien wij het in de eerste tabellen gevondene nog duidelijker: met de spanning der veër neemt de tijd toe, waarin zich de spier gaat verkorten.

Ook de tijden, van het moment der prikkeling tot dat de last zich op 0.9 der hefhoogte bevindt, voor en na het maximum van contractie, die in tabel IV berekend zijn, klimmen en dalen met het overgewicht. Daarentegen zien wij in de laatste kolom, waar de tijd gemeten is tot aan het einde der verkorting, die verschillen niet. Bij geringe aanvangsspanning zijn daar juist de grootste getallen te vinden, doch die verdienen het minste vertrouwen, want het einde der curve, was in die gevallen moeilijk te bepalen. Bij de geringste spanning was het zelfs onmogelijk, zoo als in al de proeven van reeks VI, waar geen overgewicht werd gebezigd.

In de laatste reeks, waar de spier het gewicht te dragen had, zien wij de spanning der veër op de tijden geen invloed uitoefenen. In de eerste kolom zijn de getallen nagenoeg gelijk, doch in de twee andere zien wij

in de eerste helft veel grootere waarden, dan in de tweede, hetgeen met verandering in prikkelbaarheid in verband moet staan.

Ook van dit tijdsverloop geven wij op de reeds vermelde platen eene graphische voorstelling, en wij hebben daarvoor dezelfde reeksen van proeven gekozen als voor die van de hefhoogte en den arbeid. De bij elkaar hoorende zijn juist boven elkander geplaatst, zoodat iedere verticale lijn in haar benedenste helft de hefhoogte en den arbeid, in haar bovenste van dezelfde contractie het tijdelijk verloop leert kennen.

De tijden zijn op de plaat aangegeven door de hoogten der ordinaten. De afstanden tusschen de horizontale lijnen beantwoorden aan $\frac{1}{100}$ sec. De beteekenis der curven behoeft schier geen nadere verklaring. De eerste geeft het einde der latente perioden, en wij zien dat zij op de eerste plaat (reeks IV) stijgt en daalt met de aanvangs-spanning, doch dat zij op de tweede (reeks V) in een rechte lijn is veranderd, wanneer men ten minste van kleine schommelingen afzien wil. Op de eerste plaat hebben de drie volgende curven dezelfde bocht als de eerste, doch minder sterk uitgedrukt, terwijl de vijfde een tamelijk recht verloop heeft. De afstand der tweede en derde curve is grooter, dan die tusschen de derde en vierde, waaruit volgt, dat de spiercurve sneller rijst dan daalt.

Op de tweede plaat zien wij in de derde en vierde curve na de vijfde contractie eene snelle stijging, waarna beide curven een horizontaal verloop krijgen en na de twaalfde contractie weêr dalen tot op haar eerste hoogte. Haar verder verloop is parallel aan de abscis evenzoo als dat der tweede curve in haar geheel.

De gevondene resultaten laten wij in 't kort volgen en merken hierbij op, dat bij de proeven, waaruit zij zijn

afgeleid, steeds een maximale inductie-slag als prikkel werd gebruikt.

1°. Met het klimmen der belasting vermindert de hefhoogte.

2°. Wordt de spier belet zich te verkorten, dan bereikt de elastische kracht den hoogsten graad. Bij verkorting stijgt zij, tot dat het maximum van contractie is bereikt.

3°. De mechanische arbeid stijgt aanvankelijk met de belasting en bereikt bij ongeveer een derde van het ophefbare maximum zijn grootste waarde, weldra neemt hij af en is bij de grootste belasting het geringst.

4°. De tijd verloopende tusschen de prikkeling en het bereiken van het maximum van contractie is vrij constant, wanneer de last niet als overgewicht werkt. Is het laatste het geval, dan neemt die tijd toe met de belasting, doch in veel geringere mate dan de latente periode.

5°. De tijd, waarin de elastische kracht der spier stijgt, is geringer, dan die, waarin zij weêr verdwijnt.

Eer wij dit hoofdstuk sluiten, zij ons nog eene korte beschouwing vergund. Het is namelijk de vraag of de grootere arbeid bij grootere belasting daarvan afhankelijk is, dat er meer elastisch arbeidsvermogen in de spier wordt opgewekt, dan wel daarvan, dat er van dat arbeidsvermogen een grooter deel in mechanischen arbeid omgezet wordt. Met zekerheid laat zich dit niet uitmaken: onze proeven zijn er althans geheel ontoeroikend voor. De moeielijkheid ligt daarin, dat men het elastisch arbeidsvermogen nooit bepalen kan. Het éénige wat men doen kan is te bepalen, hoeveel chemisch arbeidsvermogen verbruikt is, door na te gaan, hoeveel mechanische arbeid en warmte, die beiden hun ontstaan daaraan te danken hebben, bij de contractie zijn ontwikkeld. Heiden-

hain¹⁾ vond, dat de som van deze beiden klom met de spanning der spier en had dus alle recht te stellen, dat dezelfde prikkel meer chemisch arbeidsvermogen omzet, indien de belasting grooter is. Het is door hem echter nog niet bewezen, dat er meer chemisch arbeidsvermogen in elastisch overging.

In het algemeen wordt bij de verkorting van elastisch gespannen lichamen, waardoor een gewicht wordt opgeheven, niet al het arbeidsvermogen verbruikt. Stellen wij ons een uitgerekte veërkrachtige koord voor, die plotseling wordt losgelaten en daarbij verschillende lasten heeft op te lichten, dan zal de last, zoo deze geen eigen beweging heeft, tot eene hoogte stijgen, waar zij evenwicht maakt met de spanning der koord. De meeste arbeid wordt dan verricht met een gewicht half zoo zwaar als de spanning der koord: bij kleinere gewichten wordt het gewicht, bij grootere de hefhoogte te gering. Wij zien dus ongeveer dezelfde verhouding tusschen arbeid en last als wij bij de spier vonden.

Bij de elastische koord gaan wij intusschen altijd van dezelfde spanning uit, terwijl bij de spier de graad der elastische spanning bij den aanvang der verkorting door het gewicht wordt bepaald; bij grootere lasten zal dus ook de spanning aanzienlijker wezen, waaronder de contractie intreedt. Hiervoor behoeft echter niet meer chemisch arbeidsvermogen ten koste gelegd te worden; want wij kunnen ons de zaak gemakkelijk zoo voorstellen, als volgt. De lengte, die de spier tracht aan te nemen na prikkeling, is voor iedere irritatie dezelfde, wat ook de last zijn moge. De graad van uitrekking is dus altijd

¹⁾ Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. 1864.

dezelfde, maar de kracht, waardoor wij die uitrekking ons moeten denken geworden te zijn, is afhankelijk van het gewicht, dat opgelicht wordt, en daar het elastisch arbeidsvermogen het product is van den graad der uitrekking en van de kracht, waarmede zij tot stand kwam, zoo is de hoeveelheid van dat arbeidsvermogen ook van den last afhankelijk. Ook de overeenkomst in de curven, die op de platen de wijziging in den mechanischen arbeid aantoonen, kan ons niet vreemd schijnen. Of de last als overgewicht werkte of niet is inderdaad onverschillig. Immers bij den aanvang der contractie is bij gelijke aanvangsspanning der veër in beide gevallen ook de elastische kracht der veër gelijk en voor de grootte van den arbeid is alleen de kracht van de geprikkelde spier, niet die der rustende van belang. De arbeid zal dus bij verschil van belasting bij de spier nog meer verschillen dan bij de koord, maar toch denzelfden gang moeten vertoonen in die verandering.

Dat de warmteontwikkeling klimt met de belasting, kan ons niet bevreemden, daar wij zelfs niet weten, in welk verband de warmteontwikkeling staat tot de wording van het elastisch arbeidsvermogen. Het is zeer wel mogelijk, dat beide processen aan verschillende wetten zijn gebonden. Volgens de meening van Prof. Donders,¹⁾ moet de elastische spanning, die na het maximum van contractie nog bestaat, in warmte overgaan, en in zooverre is dus het ontstaan van warmte onafscheideijk aan dat van het elastisch arbeidsvermogen gebonden, doch behalve deze hoeveelheid warmte wordt er nog veel meer bij de contractie in 't leven geroepen, want anders zoude juist

¹⁾ Nederl. Archief voor Genees- en Natuurkunde door F. C. Donders en W. Koster, Deel I, pag. 82.

bij grooten mechanischen arbeid een kleine temperatuursverhooging in de spier worden waargenomen, en het verband tusschen die overige warmte en de elastische kracht kunnen wij niet gissen.

Heidenhain had dus volgens onze overtuiging geen recht in zijn resultaten een bewijs te zien voor de onjuistheid van het gevoelen van Weber, en hij gaat te ver waar hij zegt:

„Alles drängt mich also zu der Behauptung, dass die Kräfte vermöge deren der Muskel aus der unthätigen in die thätige Form übergeht, andrer Natur und andern Ursprungs sind, als die elastische Kraft, vermöge deren ein gedehnter Gummifaden zusammenschnellt, wenn die dehnende Kraft zu wirken aufhört. Weber's Theorie, die so vielen Thatsachen gerecht geworden, ist unvereinbar mit einer Reihe andrer Thatsachen und verliert desshalb ihren bisher uneingeschränkten Werth.“

Immers de physische definitie van veêrkracht blijft van toepassing op de kracht, die aan de verkorting te gronde ligt, al is deze ook veranderlijk en al heeft zij voor haar ontstaan chemische omzetting noodig.

Het duidelijkst blijkt dit uit de woorden van Wilh. Weber, die door Volkmann¹⁾ worden aangehaald:

„Man nennt Elasticität bei einem festen Körper die Ursache der inneren Kräfte, welche den äussern auf den Körper wirkenden Kräften (Anziehung der Erde, Druck- und Zugkräfte an der Oberfläche) Widerstand leisten. Hiernach hängen alle inneren Kräfte zunächst von der Elasticität ab, was nicht hindert, dass die Elasticität selbst, wieder von andern Ursachen abhängig gemacht werde z. B. van den Reizen. Reize modificieren die Elas-

¹⁾ Archiv für Anat. und Phys. von Joh. Müller, 1858.

ticität und durch dieselbe die elastischen Kräfte ebenso, wie die Temperatur. Sowie man aber bei einem elastischen Drahte nicht unterscheiden kann zwischen Temperaturspannung und elastischer Spannung des Drahtes, sondern die ganze Kraft der Spannung zunächst auf Rechnung der Elasticität setzen muss, die aber selbst wieder in Abhängigkeit von der Temperatur steht, ebenso darf man nicht beim Muskel zwischen contractiler und elastischer Kraft unterscheiden, sondern muss stets die ganze Kraft der Muskelspannung zunächst auf Rechnung seiner Elasticität setzen, kann letztere aber sehr wohl nach gewissen Gesetzen der Contractilität von der Reizung der Muskeln abhängig denken."

Men zal dus altijd goed doen, om de krachten, die in de spier huisvesten, elastische te noemen, om niet door eene geheel willekeurige onderscheiding in de grondbegrippen, waarop onze kennis der spierwerking is gebouwd, onnoodig verwarring te brengen.

HOOFDSTUK III.

Het lag in ons plan, de verschillen aan te toonen in de contractie-curven, die men bij totale en bij plaatselijke prikkeling der primitiefbundels verkrijgt en te dien einde zouden de beschreven proeven worden herhaald met dit verschil, dat, in plaats van de spier zelf, haar beweegzenuw werd geïrriteerd. Zooals wij reeds in de inleiding zeiden, kwam dit plan niet tot uitvoering, omdat het aan te groote bezwaren verbonden was.

Die bezwaren lagen ten eerste in de onbestendigheid der galvanische batterij en ten tweede in het gevaar van unipolaire ontladingen.

De proeven werden naar dezelfde methode ingericht. Zooals op de teekening te zien is, liepen de draden der secundaire spiraal van het inductietoestel naar eene Pohl'sche wip, van waar dan twee draden naar de spier en twee andere naar de zenuw gingen. De twee laatsten eindigden in dunne platinadraden, waar men den nervus ischiadicus op leggen kon.

Door het omleggen der wip kon dus, óf de zenuw, óf de spier worden geprikkeld, om zoodoende achtereenvolgens telkens twee, onder overigens gelijke condities volbrachte contracties te kunnen registreeren.

Zoodra nu echter de wip den voor de zenuw-irritatie vereischten stand innam, begon de spier zich voortdurend

te verkorten, en er ontstond zelfs nu en dan voorbijgaande tetanus. Zoodra de wip omgelegd werd, kwam de spier tot rust — een bewijs, dat de oorzaak der contracties in den galvanischen stroom moest worden gezocht. De primaire keten was natuurlijk vóór de proef altijd gesloten, omdat voor de prikkeling een openingsslag noodig was.

De Grove'sche elementen bleken dus onvoldoende te zijn en wij namen onze toevlucht tot cellen van Daniell en daarna tot die van Meidinger, die echter allen even inconstant waren.

Bij de gevoeligheid eener kikvorschspier zijn er dan ook uiterst geringe stroomschommelingen noodig, om inductiestroom te weeg te brengen, die contracties ten gevolge hebben.

Die aanhoudende verkortingen verdwenen eerst bij grooten afstand der klossen, waarbij de prikkel te zwak was, om groote overgewichten te doen opheffen en die dus voor ons doel niet kon worden aangewend.

Blijkbaar waren er, zoolang die stroomschommelingen aanhielden geene proeven te doen, want al was de spier eens een oogenblik rustig, zoo wist men toch niet, of zij niet juist op het oogenblik, waarop de induceerende stroom geopend werd, reeds in een geprikkelden toestand verkeerde en dus reeds elastische spanning bezat. Die nauwkeurigheid, welke het doel vereischte, was dus niet te bereiken en wij moesten van die experimenten afzien.

Het tweede bezwaar waren de unipolaire werkingen.

Deze berusten daarop, dat de spanning der electriciteit aan de einden der electroden bij het ontstaan van den inductiestroom te groot wordt, omdat de slecht geleidende zenuw een te grooten weêrstand biedt. De electriciteit vloeit dan langs de zenuw en de spier af

naar den grond en werkt als een directe prikkel. Om zich van het bestaan dier unipolaire werkingen te overtuigen snijdt men de zenuw door tusschen de electroden en de spier en kleeft de einden weêr aan elkander. De prikkel kan zich nu niet meer voortplanten; iedere contractie, die dus nog ontstaat, is het gevolg van het afvloeien van electriciteit.

In het algemeen geldt de regel, dat het praeparaat, om die storende unipolaire werkingen te vermijden, volkomen geïsoleerd moet zijn. Waar men gebruik maakt van uitgesneden spieren is dit vrij gemakkelijk; in ons geval kon dit echter niet in genoegzame mate plaats vinden, omdat de geheele kikvorsch werd gebruikt en deze onmiddellijk aan het hout van het toestel was bevestigd. Wij plaatsten nu het geheele apparaat op glas en bevestigden de pees door middel van een glazen haakje aan den hefboom. Dit was echter nog niet voldoende en daarom beproefden wij nu een draad, die met de waterleidingsbuizen van het laboratorium in verband werd gebracht tegen het afgesneden stuk der zenuw aan te leggen, naast de electroden, om de naar de spier afvloeiende electriciteit af te leiden, en behaalden hiermede reeds een groot voordeel. Het bleek echter, dat het doel even goed werd bereikt, door dien draad direct met eene der electroden te verbinden. Zonder het apparaat goed te isoleeren, voorkwam die inrichting de unipolaire contracties nog niet, en alleen dan bleek het voldoende geïsoleerd te zijn, wanneer het op een verwarmd glas stond.

Bij nauwkeurig onderzoek was ook bij geheel versche praeparaten geen spoor van eene unipolaire contractie meer te bespeuren; men behoefde echter den kikvorsch, of eenig deel van den toestel slechts aan te raken, om ze terstond te zien verschijnen.

De prikkel had bij die inrichting niets van zijne sterkte verloren en de methode had goede diensten kunnen bewijzen, wanneer ook het andere straks vermelde bezwaar had kunnen uit den weg geruimd worden.

Wij gingen uit van de voorstelling, dat de prikkeling der beweegzenuwen eene locale prikkeling der primitiefbundels ten gevolge had, van waar uit het contractieproces zich moest uitbreiden. Voor den vorm der curve is het echter geenszins onverschillig of ieder primitiefbundel één of meer zenuweindigingen bevat, en daar hieromtrent slechts weinig was bekend, hebben wij eenige microscopische onderzoekingen in het werk gesteld.

Door de onderzoekingen van Rouget, Kühne, Engelmann, en anderen is de wijze, waarop de zenuw in de spieren eindigt, nauwkeurig aan 't licht gekomen.

Bij de onderscheidene diersoorten bestaan er in die wijze van eindiging aanmerkelijke verschillen: het essentiële echter, het karakteristieke, is overal één en hetzelfde, dat namelijk de zenuwvezel het sarcolemma doorboort en direct met den inhoud van den primitiefbundel in aanraking komt.

Alléén door Kühne schijnt onderzocht te zijn hoeveel zenuweindigingen in eenen primitiefbundel worden waargenomen. Hij spreekt van 7—9 en geeft daarvan ook afbeeldingen. De vergrooting, die door hem hiervoor werd gebezigd, was uiterst gering, slechts 20 maal, en daarmede is het volstrekt onmogelijk een zenuwvezel van een bloedvat met absolute zekerheid te onderscheiden, en het schijnt ons het waarschijnlijkst toe, dat zulke vergissingen bij Kühne dikwijls hebben plaats gegrepen.

Voor dit onderzoek is het noodig de primitiefbundels volkomen te isoleren en wel op eene wijze, waarbij de zenuwen zoo weinig mogelijk worden verandord. Alleen

die praeparaten verdienen natuurlijk vertrouwen, waar men aan de spiervezel twee natuurlijke einden waarneemt.

Voor al bij warmbloedige dieren breken de vezels licht af en tevens zijn zij veel minder gemakkelijk te isoleeren. De groote fijnheid van die vezels maakt, dat zij met de uiterste omzichtigheid moeten worden behandeld.

Het meest hebben wij van kikvorschspieren gebruik gemaakt, doch ook eenige spieren van ratten en muizen zijn door ons onderzocht.

De methode, die wij het doelmatigst vonden, was de volgende. De spieren bleven 24 uren in eene ruime hoeveelheid verdund zuur liggen en werden daarna gedurende één of twee dagen in gedestilleerd water op 35° Celsius verwarmd. Doorgaans werd zwavelzuur gebezigd en wel volgens het voorschrift van Kühne: een deel op 10000 deelen water. Het bleek echter, dat eene verhouding van 1 op 4000 meestal betere resultaten gaf. Ook verdund azijnzuur werd aangewend; dit was echter minder doelmatig. De spieren werden, na zoo behandeld te zijn, geschud en de primitiefbundels werden daardoor vrij goed geïsoleerd en de zenuwen waren duidelijk te zien. Deze laatsten werden nog duidelijker, wanneer de geïsoleerde vezelen nog 24 uren in zoutzuur (1 op 1000 deelen water) gelegen hadden.

Voor het onderzoek gebruikten wij eene vergrooting van 300 maal. De uitkomsten waren de volgende:

40 onderzochte vezelen van den *musc. sartorius* van den kikvorsch hadden allen slechts ééne zenuweindiging, die in het midden van den primitiefbundel lag, met uitzondering van vier vezels, waar de zenuw vier mm. van het uiteinde in den vezel indrong.

17 Primitiefbundels van den *musc. gastrocnemius* had-

den eveneens slechts eene zenuweindiging, die altijd dicht bij het uiteinde werd gevonden.

Daarentegen bij den musc. adductor werd 33 maal ééne en 31 maal 2 zenuweindigingen waargenomen.

Was er maar ééne, dan lag die in het midden, waren er twee, dan werden zij op ongeveer $\frac{1}{3}$ en $\frac{2}{3}$ der lengte van den primitiefbundel gezien. Hierbij verdient opgemerkt te worden, dat de voor deze spier bestaande zenuwstam zich in twee deelen verdeelt, die elk afzonderlijk op verschillende plaatsen in de spier indringen.

Bij de warmbloedige dieren is het onderzoek minder gemakkelijk. Slechts kleine dieren zijn voor het doel geschikt. Bij grootere zijn de primitiefbundels te lang, om ze goed te isoleeren, zonder ze te scheuren.

Ook hierbij werd dezelfde methode gevolgd. Bij 22 volkomen onbeschadigde primitiefbundels uit den musc. adductor van de rat werd telkens maar ééne zenuweindiging gevonden. Doch ook daar, waar de primitiefbundels niet de geheele natuurlijke lengte hadden, heeft het vinden van slechts eene eindiging eenige waarde, daar deze altijd in het midden bleek te liggen. Nooit vonden wij er twee. Ook bij andere kleine spieren van de extremiteiten der rat bleek maar eene eindiging van den zenuw te bestaan.

Ten slotte moge nog in 't kort gehandeld worden over de geleidingssnelheid in den primitiefbundel. Zij werd door A e b y ¹⁾ onderzocht en bepaald op ongeveer 1 meter in de seconde. Hij gebruikte voor zijne experimenten een tamelijk samengestelden toestel, waarvan de inrichting de volgende was. Op eene horizontaal uitgespannen spier rustten twee hefboompjes, die bij de verdikking van de

1) Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes in der quergestreiften Muskelfaser. 1862.

spier werden opgelicht en hunne beweging op een draaienden cylinder door middel van stalen pennen opschreven. De prikkel werd aan het eene einde der spier aangebracht en de verdikking moest dus bij den éénen hefboom vroeger tot stand komen dan bij den anderen. Uit den afstand van het begin der geregistreeerde curven kan nu bij bekende snelheid van omdraaiing des cylinders de tijd berekend worden, waarin de prikkel den onderlingen afstand der hefboomen doorloopen had.

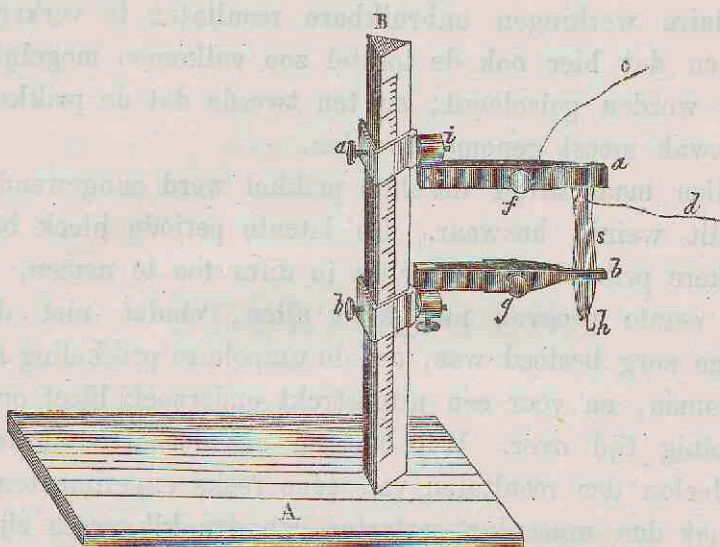
Het spreekt van zelf, dat men alleen van spieren gebruik maken mag, wier primitiefbundels aan de langste afmeting van de spier evenwijdig zijn. A e by gebruikte den *musc. adductor ranae*.

De methode is vrij omslachtig, doch \square schijnt overigens goed te zijn. Alleen kan men niet juist bepalen, welke lengte van de spier aan den afstand der hefboomen beantwoordt, daar tegelijk met de verdikking ook \square de verkorting intreedt.

Door Dr. Engelmann werd ons eene andere methode aangegeven, die om haar groote eenvoudigheid zeer aanbevelenswaardig is. Het idee was, een gedeelte van de spier door den prikkel te laten doorloopen en niet deel te laten nemen aan de contractie van het overige der spier, welke contractie op het kymographion werd geregistreeerd.

De nevenstaande figuur geeft eene afbeelding \square van den hiervoor gebruikten toestel.

Op een glazen voetstuk A staat een koperen pilaartje B, van eene millimeterscala voorzien, waarop twee metalen klemmen *aa* en *bb* kunnen worden op- en neêr geschoven. Door middel van de schroefjes *f* en *g* kunnen deze klemmen geopend en gesloten worden. In de bovenste wordt het einde der spier *s* ingeklemd en de onderste klem wordt op een hoogte gebracht, dat zij de spier op



ongeveer $\frac{1}{3}$ der lengte vasthoudt; aan het ondereinde is de spier door middel van een glazen haakje *z* aan een zeer licht hefboompje verbonden. De tijd en de prikkel worden geregistreerd op de boven beschreven wijze. De eene der elektroden *c* is met de bovenste klem verbonden, die door tusschenvoeging van een stuk ivoor *i* van het metalen pilaartje is geïsoleerd, de andere *d* wordt in de spier ingestoken op ongeveer 1 mm. afstand van de klem. De prikkel moet dus tot aan de benedenste klem zijn voortgegaan, om het onderste gedeelte der spier te doen contracteeren. Op de scala kan men dien afstand aflezen. Bij de verschillende proeven kan men de onderste klem telkens een anderen stand geven, zoodat het stuk spier, dat aan de verkorting geen deel neemt en den prikkel geleidt, een andere lengte verkrijgt. Het geldt dus te bepalen, hoeveel tijd er verloopt tusschen de prikkeling en het begin der contractie en uit de verschillen van die tijden de geleidingssnelheid te berekenen.

Het bleek, dat men ook hier veel gevaar loopt door

unipolaire werkingen onbruikbare resultaten te verkrijgen, en dat hier ook de toestel zoo volkomen mogelijk moest worden geïsoleerd, en ten tweede dat de prikkel zeer zwak moest genomen worden.

Indien maar altijd dezelfde prikkel werd aangewend, had dit weinig bezwaar. De latente periode bleek bij zwakkere prikkels aanmerkelijk in duur toe te nemen.

De eerste proeven mislukten allen, omdat niet de noodige zorg besteed was, om de unipolaire prikkeling te voorkomen, en voor een uitgestrekt onderzoek bleef ons te weinig tijd over. Wij bepalen ons derhalve tot het mededeelen der resultaten van ééne reeks experimenten, die met den musculus sartorius van den kikvorsch zijn genomen.

De getallen geven de trillingen der stemvork aan gedurende de latente periode.

De onderste klem werd nu eens geheel opengeschroefd, en dan weder werd de spier er ingeklemd op 1 centim. afstand van de in de spier gestokene electrode. De spier kan zich dus in het eerste geval vrij verkorten en in het laatste moest de prikkel eerst een weg van een duim lengte doorloopen, eer hij het onderste vrije gedeelte der spier bereikte. De kleinere getallen beantwoorden dus aan de eerste, de groote aan de tweede methode:

1). 5.3	4). 5.4
2). 3.—	5). 3.25
3). 5.75	6). 3.5
	7). 3.65

Het gemiddelde verschil bedraagt dus 2.13 trillingen en daar 263 trillingen in de seconde werden volbracht, is dus voor de geleiding in een centimeter ongeveer 0.01 seconde nodig, wat met de resultaten van A c b y vrij wel overeenstemt.

STELLINGEN.

I.

In de spieren ligt de voornaamste bron van het ontstaan der dierlijke warmte.

II.

De theorie der electriche moleculen van Dubois-Reymond voldoet niet aan de eischen, die men aan eene theorie in het algemeen stellen mag.

III.

De snelste gedachte de natuurlijke tijdseenheid te noemen heeft slechts in physiologischen zin beteekenis.

IV.

Alléén belangrijke stoornissen in de bloedsverdeeling, die het leven bedreigen, kunnen eene aderlating regtvaardigen.

V.

Ten onrechte zegt Mach: „Für die Diagnose wäre eine mathematische Theorie der Herzbewegung, aber auch nur eine mathematische, von nicht geringer Bedeutung.“

VI.

Men mag met grond verwachten, dat curare bij tetanus goede diensten zal kunnen bewijzen.

VII.

Croup eischt in het algemeen bloedzuigers.

VIII.

Het stijgen der temperatuur na den dood bij lijdens, die aan tetanus of cholera zijn bezweken, ligt voornamelijk in het voortduren van de krampachtige samentrekkingen der spieren.

IX.

De locale behandeling van Eczema is niet zonder gevaar.

X.

Generale axioma practicum probatur: tentandum esse potius anceps remedium quam nullum, dum certa perniciis imminet.

Van Swieten.

XI.

Voor het protoplasma een eigenaardigen aggregatio-toestand aan te nemen, is onjuist.

XII.

Men verrichte geene incisies bij den partus, ook daar, waar ruptuur van het perinaeum dreigt.

XIII.

Alleen door eene strenge toepassing der rationele methode is vooruitgang in de therapie mogelijk.

XIV.

De ophthalmia neonatorum is vooral dan gevaarlijk, wanneer zij het gevolg is van een virulenten vaginaal-catarrah der moeder.

XV.

De levertraan kan in de therapie niet door de gewone vetten worden vervangen.

XVI.

De onderzoekingen van Traube over het ontstaan en den aard van vliezige praecipitaten hebben voor de kennis der celvormig eene hooge beteekenis.

XVII.

Het is onjuist te beweren, dat bij het bepalen eener grootheid de indirecte methode altijd beter is dan de directe.

XVIII.

Bij het openen van congestie-abscessen bestaat er altijd gevaar van septhaemie.

XIX.

Men spreke niet meer van eenen onbekenden moderator der hartswerking.

XX.

In gevallen, waar het onderzoek geleerd heeft, dat aan het normale einde der zwangerschap keizersnede noodig zal zijn, beslisse de moeder, of er abortus zal worden geprovoceerd, al dan niet.

XXI.

Ten onrechte zegt Heidenhain: „In jedem Falle wird man gut thun die Kraft des thätigen Muskels, fortan nicht mehr als elastische zu bezeichnen, sondern derselben den schon oft gebrauchten Namen der Contractilität zu lassen, damit die Verschiedenheit dieser Kraft von der Elasticität in der Bezeichnung ihren Ausdruck finde.”

VERKLARING DER PLATEN.

Iedere ordinaat beantwoordt aan eene contractie.

In de benedenste helft der platen zijn de lengten der ordinaten, door de verschillende curven bepaald, van de abscis afgerekend, de uitdrukking voor de aanvangs- en eindspanning der veër, voor de hefhoogte en voor den arbeid, terwijl in de bovenste helft der platen, waarvoor de dikkere horizontale lijn als abscis geldt, door de curven op iedere ordinaat verschillende momenten van het contractieproces worden bepaald.

De beteekenis van iedere curve is ter zijde van de plaat aangegeven

De aanvangsspanning der veër, die op het verloop van al de curven van invloed is, is aan den voet van iedere ordinaat voor elke contractie in getallen uitgedrukt, zij is echter ook door de benedenste roode lijn voorgesteld en de onderlinge afstand der twee roode lijnen beantwoordt dus voor elke contractie aan de spanningsvermeerdering, die gedurende de verkorting plaats had.

In de eerste plaat, die naar de vierde tabel is vervaardigd, werkt de spanning der veër als overgewicht, in de tweede, waaraan de zesde tabel te gronde ligt, had ook de rustende spier de spanning der veër te dragen.

DE CONTRACTE-GOLF

WILLKÜRIGE SPILLEN

ACADEMISCH PROEFTORNIET

DE WILKÜRIGE SPILLEN

D. W. KOSTER

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

DE WILKÜRIGE SPILLEN

THOMAS PLACE

DE WILKÜRIGE SPILLEN



F. W. VAN DE WIEL

DE WILKÜRIGE SPILLEN

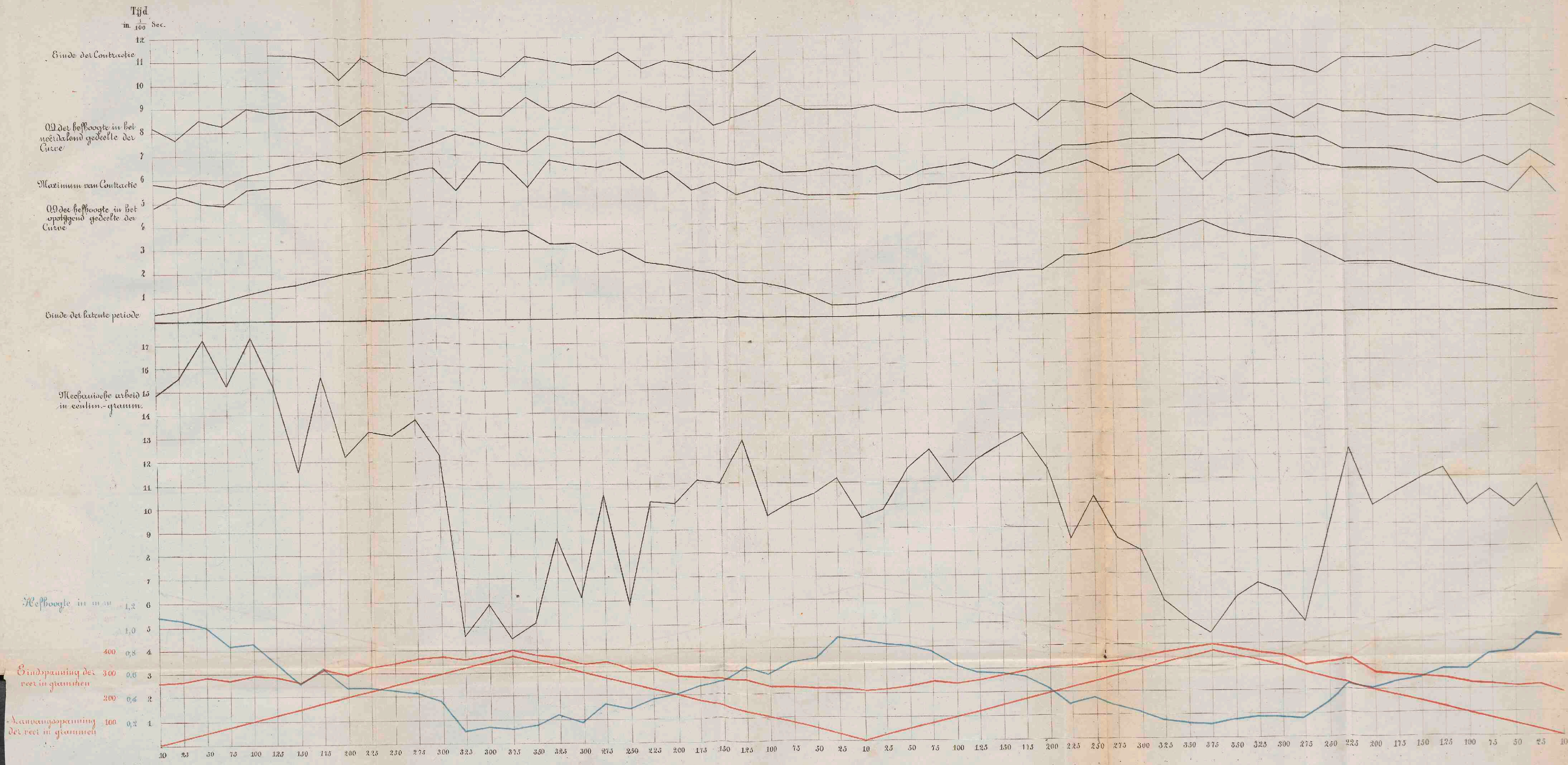
Bij het verlaten der Academie is het mij eene behoefte aan alle Professoren en Doctoren, wier onderwijs ik genoten heb, mijnen welgemeenden dank te betuigen.

Inzonderheid voel ik mij aan U verplicht, Hooggeleerde DONDERS, Hooggeachte Promotor! niet alleen voor den raad en de inlichtingen mij geschonken bij het bewerken van mijn proefschrift, maar ook voor de belangstelling en welwillendheid, die ik van U altijd in ruime mate mocht ondervinden.

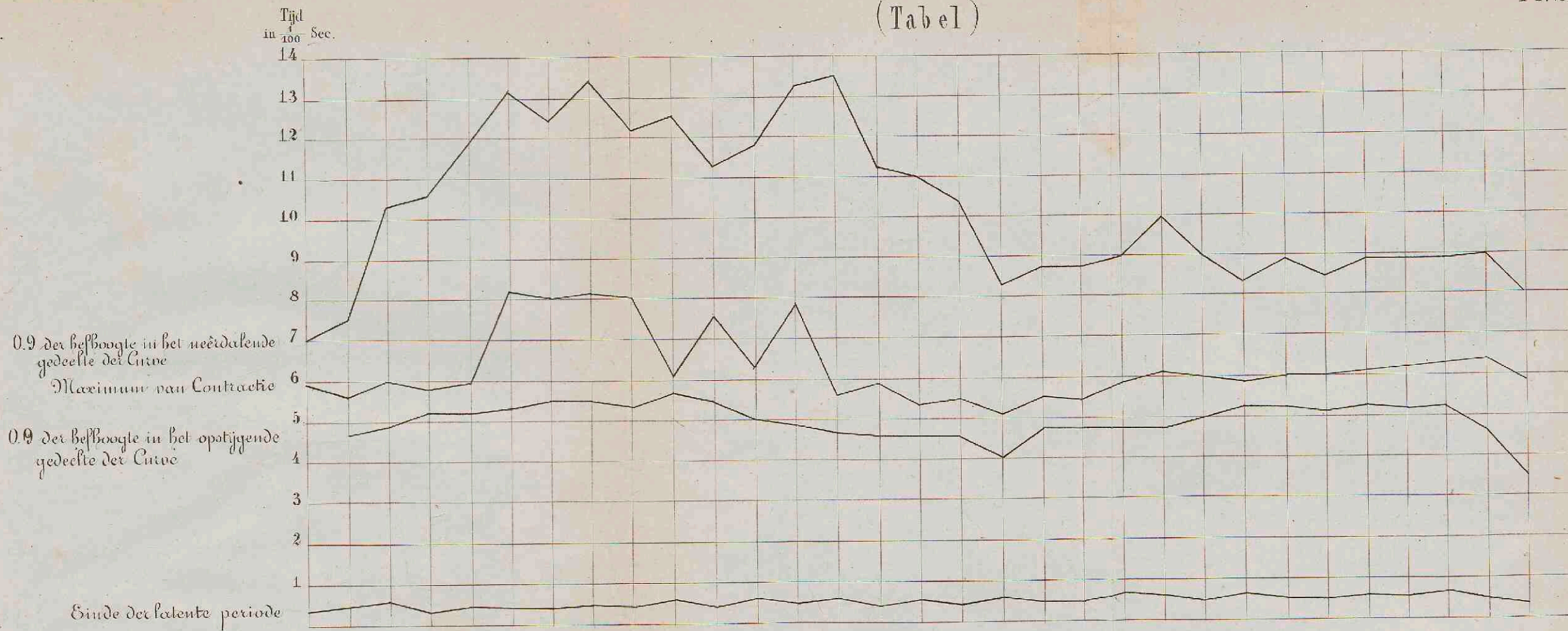
De tijd als adjuvant in het physiologisch laboratorium doorgebracht, laat de aangenaamste herinneringen bij mij achter.

Ook gij, waarde Dr. ENGELMANN, heb dank voor de vriendschap en hulpvaardigheid mij, bij mijn experimenteel onderzoek, zoo welwillend betoond.

(Tabel IV)



(Tabel)



Mechanische arbeid in Centim.-gramm.

