



Spiercontractie en spierstructuur bij *Metridium senile* L.

<https://hdl.handle.net/1874/342805>

A. qu. 192, 1939.

SPIERCONTRACTIE
EN SPIERSTRUCTUUR

BIJ METRIDIUM SENILE L.

P. J. KIPP

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

Diss. Utrecht, 1939

SPIER CONTRACTIE EN SPIERSTRUCTUUR BIJ METRIDIMUM SENILE L.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OPGEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
Dr. TH. M. VAN LEEUWEN, HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN
DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG
22 MEI, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR
DOOR

PETRUS JACOBUS KIPP
GEBOREN TE ARNHEM

DRUKKERIJ H. J. SMITS — UTRECHT

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT,

STEFAN ROSSIGNOL
EMILIO PERAZZINI
SU METRISMO

PROLOGO

Il libro è dedicato a
Giovanni Perazzi
che ha dato un contributo
importante alla storia
della matematica
e della fisica
in particolare
alla geometria
e alla meccanica
classica.

STEFAN ROSSIGNOL

EMILIO PERAZZINI

STEFAN ROSSIGNOL

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT



0702 9626

AAN MIJN VADER EN MOEDER,
MIJN BROER EN MIJN ZUSTER.

Nierstrasz, Jordan, Hirsch: drie zoölogen, en toch, drie wereldbeschouwingen. Moeilijk zal er een duidelijker voorbeeld voor te vinden zijn, hoezeer de wetenschap — die toch objectief heet — eerst haar essentie put uit de persoonlijkheid.

Nierstrasz, Jordan, Hirsch: persoonlijkheden alle drie. Zeer veel heb ik van hen ontvangen. Veel van hun weten, maar bovenal veel van hun wijsheid. Dat mijn denken en aanvoelen zulk een grooten invloed heeft ondergaan, niet van één onder hen, doch van hen alle drie voel ik als een groot voorrecht.

Het is Nierstrasz, die aan het begin van mijn studie voor mij de Universiteit ontsloot: een openbaring van volkomen nieuwe ideeën. Van hem bewaar ik de herinnering aan iets zeer schoons en volkomen onvervangbaars.

Hooggeleerde Jordan, hooggeachte Promotor. Hoeveel uren zouden wij van gedachten hebben gewisseld? Ik waag het niet ze te tellen. Altijd stond U klaar, wanneer ik bij U aanklopte, en altijd gaf U mij van Uw tijd, om mij te helpen. Het is moeilijk U hiervoor op de juiste manier te danken. Mag ik het erbij laten met U te zeggen, dat elk van die gesprekken voor mij een bron is geweest van groote persoonlijke en wetenschappelijke vreugde? En dat ik geweldig veel — niet alleen over zee-anemonen! — van U geleerd heb. Voor de altijd even gastvrije ontvangst bij U en Mevrouw Jordan, ben ik zeer gevoelig.

Beste Hirsch, onze verhouding is wel een zeer bijzondere. Bijna mijn heelen studietijd ben ik Uw assistent geweest. Een tijd, waarin de groote groei — of beter de welbewuste opbouw — van Uw - onze - Afdeling viel. Gij hebt mij hierdoor iets laten beleven, dat weinigen gegeven is. Gij hebt mij hierdoor ook van nabij laten leeren kennen het werken en de organisatie van een der meest merkwaardige uitingen van onze beschaving: de Universiteit. Daarnaast, of liever onafscheidelijk daarmee verbonden, staat onze nauwe persoonlijke relatie: de verhouding niet alleen met U als „individu”, doch ook met de grootere eenheid: Uw gezin.

Hooggeleerde Raven, aan dit laatste jaar, dat ik met U heb kunnen werken, bewaar ik de beste herinneringen.

Levendig blijft mij voor den geest de figuur van Professor Went: Niet afzonderlijk, doch als onmiskenbaar middelpunt van zijn bloeiende laboratorium. Van het contact met hem en zijn werk heb ik zeer veel geleerd.

Hooggeleerde Pülle, hoewel Uw gebied van wetenschap reeds

spoedig buiten mijn gezichtskring is komen te vallen, stond U altijd klaar, wanneer ik Uw hulp inriep. Dit heb ik steeds op hoogen prijs gesteld.

Hooggeleerde K o n i n g s b e r g e r, het heeft mij altijd gespeten, dat ik U en Uw werk slechts op een afstand heb leeren kennen.

Hooggeleerde B l o k, zeker moogt gij hier niet ontbreken. Door mijn heelen studietijd heen heb ik mij mogen verfrisschen aan Uw telkens verrassende en boeiende beschouwingen over de oudste beschavingen om de Middellandsche zee. De groote scherpzinnigheid en de fijne critiek, waarmee gij schijnbaar onbeteekende feiten uit den chaos, die voor U ligt, combineert tot zij een helder beeld vormen, biedt een scholing voor den geest, waar menig bioloog zijn voordeel mee zou kunnen doen.

Zeergeleerde v a n O o r d t, d e L a n g e, S c h u u r m a n s S t e k h o v e n e n V o n k: op velerlei wijze ben ik met U in contact gekomen. De vriendschappelijke verhouding met U allen heb ik steeds op hoogen prijs gesteld.

Zeergeleerde V e r w e y, het contact met U is mij in moeilijke oogenblikken dikwijls een lichtpunt geweest.

Dankbaar denk ik aan de vriendschap, die ik van t e n C a t e H o e d e m a k e r mocht ondervinden, en die voor mij van groote beteekenis was.

Waarde B r e t s c h n e i d e r, onze vriendschappelijke verhouding vind ik door mijn heelen studietijd terug.

Waarde K r e u g e l, zonder U kan ik mij ons Laboratorium op het Janskerkhof, waaraan ik zoo heel veel mooie herinneringen heb, niet voorstellen. Gij zijt er als het ware de verpersoonlijking van.

Waarde v a n R o o y e n, voor alle hulp en raadgevingen, die U mij steeds zoo bereidwillig en snel gaf, dank ik U vriendelijk.

Waarde M e j. V i s s e r, ook U hoort hier bij; voor Uw onverwachte en zeer groote hulp bij het in orde maken van dit proefschrift ben ik U wel zeer dankbaar.

Ik denk aan vele anderen, — zoowel in als buiten het verband van de Universiteit — die mij bij mijn werk hun steun en meelevens gaven. Ik dank hen allen hartelijk! Eén ervan moet ik toch met name noemen, en dat is mijn broer. Vrijwel onze heele Utrechtsche tijd hebben wij samen de dingen beleefd en besproken, en dat is wel iets heel bijzonders. Ook voor je krachtige hulp den laatsten tijd, die mij zoo ongelooflijk veel moeite bespaarde, dank ik je van harte!

VOORWOORD.

Bij een onderzoek als dit, dat langzaam is gegroeid in de sfeer van een laboratorium, waar zoo lang als het bestaat, gedacht en gewerkt is over de zelfde vraagstukken ¹⁾, als waarmee het zich bezig houdt, is het wel heel moeilijk — zooals bij iedere natuurlijke ontwikkeling — om de grens te trekken tusschen het nieuw ontstane en dat, wat reeds bestond. Voortdurend heb ik het dan ook bij mijn werk misschien als de grootste moeilijkheid gevoeld, om temidden van de talrijke ervaringen, die mij ten dienste stonden, mijn zelfstandigheid te bewaren.

Om dit te bereiken heb ik mijn gedachtengang van den grond af moeten opbouwen, zoodat ik hierin niet kon steunen op het werk, dat reeds door anderen was verricht.

De gebruikelijke indeeling in historisch overzicht en eigen werk heb ik daarom niet kunnen volgen. Ik beschreef mijn proeven naar gelang ik ze ter staving van mijn gedachtengang noodig had. Ook wanneer deze proeven niet als eerste door mij werden verricht. Wanneer dit het geval is, wordt dit steeds vermeld.

Beter dan met een aanhaling van het oorspronkelijk onderzoek, was het mij hierdoor mogelijk proeven uit hun verband te lichten en in een andere — mij passende — samenhang te gebruiken, zonder hun oorspronkelijken opzet geweld aan te doen. Tevens hoopte ik hierdoor de behandeling van deze ingewikkelde materie te verhelderen, door de heterogeniteit van talrijke aanhalingen te vermijden.

¹⁾ Zie de uitvoerige samenvattende bespreking van Jordan in: *Ergebn. d. Physiol.* 40, 437 (1938).

INLEIDING.

De spier is een orgaan met een tweeledige functie: het veroorzaken van een beweging en het vasthouden van een willekeurigen stand. Niet altijd zijn beide functies in gelijke mate ontwikkeld: bij de eene spiersoort treedt de beweging meer op den voorgrond, bij de andere het vasthouden. Om een algemeen inzicht te krijgen in de eigenschappen van de spier, is het dus niet voldoende één spiersoort goed te leeren kennen, doch is een vergelijking van verschillende typen onontbeerlijk.

De spier van de zeeanemoon, waarover dit onderzoek handelt, is een uitgesproken vasthoudspier. Hij vertegenwoordigt daarmee juist een tegengesteld type als de spier, welke het uitvoerigst is onderzocht: de dwarsgestreepte skeletspier van de Vertebraten, een typische bewegingspier. Daarom is het van belang, zijn eigenschappen nader te leeren kennen.

In het bijzonder geldt dit voor haar bewegingsmechanisme, dus voor de contractie. Bij de typische bewegingspier immers hebben wij dit mechanisme voor ons in een eenzijdig ontwikkelden vorm, zoodat wij juist op dit punt een aanvulling van het algemeene beeld, dat wij ons vormen van de spier, mogen verwachten.

Maar het belang van een vergelijking der beide contractie-mechanismen gaat nog dieper dan een verruiming van ons inzicht in de bewegingsfunctie alleen. Wij moeten ons het vasthouden en het bewegingsmechanisme van de spier niet als volkomen gescheiden denken — met opzet werd in het begin van een tweeledige en niet van tweeërlei functie gesproken. Wil de spier een willekeurigen stand kunnen vasthouden, dan moet hieraan eventueel een verkorting kunnen voorafgaan, om de spier op dien stand te brengen. Ook het vasthouden van een bepaalden stand heeft dus in zekeren zin een contractie-karakter. Omgekeerd houdt de contractie aan haar top eenigen tijd een bepaalden stand vast. Waar beide functies van de spier aan elkaar verwant zijn, is het mogelijk dat bij een zoo uitgesproken vasthoudspier als die van de zeeanemoon

ook het bewegingsmechanisme zekere vasthoudkenmerken zou verto-
nen, zoodat de kennis hiervan ons inzicht zal kunnen verdiepen in de
wisselwerking tusschen vasthoud- en bewegingsfunctie en zoo in de een-
heid van het heele spiermechanisme.

In dit onderzoek bepalen wij ons tot de mechanische verschijnselen
en laten andere aspecten, als warmteproductie en elektrische verschijn-
selen, buiten beschouwing.

DE DIEREN.

Onderzocht werden uitsluitend zeeanemonen van de soort *Metridium senile* (Linnaeus) (*Actinoloba dianthus*) Zij werden het heele jaar door geleverd door het Zoölogisch Station in Den Helder.

De huisvesting.

De dieren werden verzonden, meest bij vijf exemplaren tegelijk, verpakt in een kistje met in zeewater gedrenkt wier. Bij verzending in zeewater krijgen de dieren zeer spoedig gebrek aan zuurstof. Dit wordt bij deze verpakking voorkomen, terwijl de dieren toch voldoende vochtig blijven. Twaalf uur na de verzending was het dier nog volkomen nat, terwijl de reis normaal zes uur duurde.

In Utrecht werden de dieren in een glazen bak gezet met ongeveer 50 L. zeewater, dat uit Den Helder afkomstig was. Door het water werd voortdurend een krachtige stroom fijnverdeelde lucht geblazen, die niet alleen zuurstof toevoerde, doch tevens een circulatie teweeg bracht. Om de 3 of 4 weken werd het zeewater ververscht.

Na een of twee dagen hadden de dieren zich normaal vastgehecht en ontplooid. Eerst dan werden ze voor de proeven gebruikt. Over het algemeen werden geen dieren genomen, die langer dan twee weken in het aquarium hadden doorgebracht.

De anatomie.

Het lichaam (fig. 1) is zakvormig. De binnenholte van het dier wordt op zij begrensd door een cilindervormigen lichaamswand („muurblad”), van onderen door een voetschijf, waarmee het dier zich aan den grond vastzuigt, en van boven door een mondschijf, die in het midden de mondopening draagt en aan den rand de tentakelkrans. Van den mond leidt een korte buis in de binnenholte, welke door radiale tusschenschotten verdeeld is in kamers, die in het midden met elkaar in verbinding staan. De cilindervormige lichaamswand draagt een spierlaag, die uitsluitend uit kringspijeren bestaat. Hun taak is den lichaamsinhoud voortdurend

onder een lichten druk te houden en zoo aan het skeletlooze dier een zekeren turgor en daarmee zijn vorm te geven. Deze kringsspieren zijn het, waarover het onderzoek loopt.

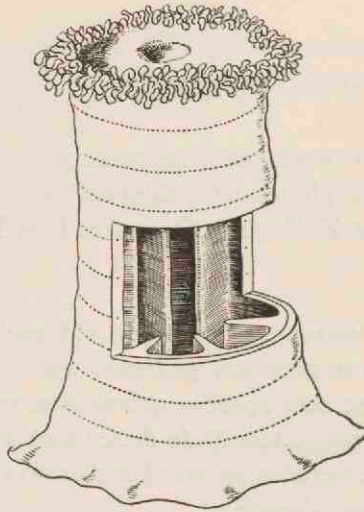


Fig. 1.

Schema van den bouw van een zeeanemoon.

Kringspierlaag gestippeld, behalve waar zij op dwarse doorsnede te zien is.

Het praepareeren.

Met een scherp scheermes werden twee transversale sneden door het dier aangebracht: één even boven de voetschijf en één op een niet te kleinen afstand van de mondschijf. Op deze wijze werd een cilindervormig middenstuk verkregen, waaruit van binnen de radiaal verloopende septa werden weggeknipt.

Het overgebleven ringvormige praeparaat bestaat in hoofdzaak uit de lichaamswand-musculatuur, die, zooals gezegd, uitsluitend uit kringsspieren is opgebouwd. Daarnaast is echter ook nog aanwezig een deel van het maagepitheel, en verder de huid met het daaronder liggende zenuwnet. Het lukt niet de spieren van het zenuwstelsel te isoleeren, daar dit zich als een zeer fijn netwerk over den spierwand uitstrekt. Wanneer wij in het vervolg over de spier spreken moet daar dus steeds onder worden verstaan: de spier, in verbinding met het zenuwstelsel.

Dadelijk na de praeparatie werd de spier gemonteerd op het registratie-toestel, waarna hij minstens een uur rust kreeg. Meermalen werd voor

het nemen van de proef een halven dag gewacht. Daar echter voor de meeste proeven zoo'n lange rustpauze geen opmerkelijke verschillen leverde met die van een uur, werd meestal met een korte rust volstaan. In het registratietoestel bevond de spier zich in een kleine hoeveelheid zeewater (circa 200 c.c.), die geregeld werd ververscht, wanneer het water door slijmafscheiding troebel was geworden. Vooral in het begin van de proef is deze slijmafscheiding sterk.

Bij de latere proeven werd door het water, waarin de spier zich bevond, voortdurend een kleine luchtstroom geleid, zoodat het water circuleerde, zonder dat de spier in beweging werd gebracht door de opstijgende luchtbelllen. Hoewel de resultaten zonder doorluchting niet slechter waren, werd toch het zekere voor het onzekere genomen en werd de maatregel gehandhaafd.

De zoo behandelde spier blijft zeer lang goed: twee dagen na de praeparatie was zij in het algemeen nog even bruikbaar als aan het begin. Daarna ging de spier meest snel achteruit, zoodat de proeven vrijwel nooit langer dan twee dagen werden voortgezet.

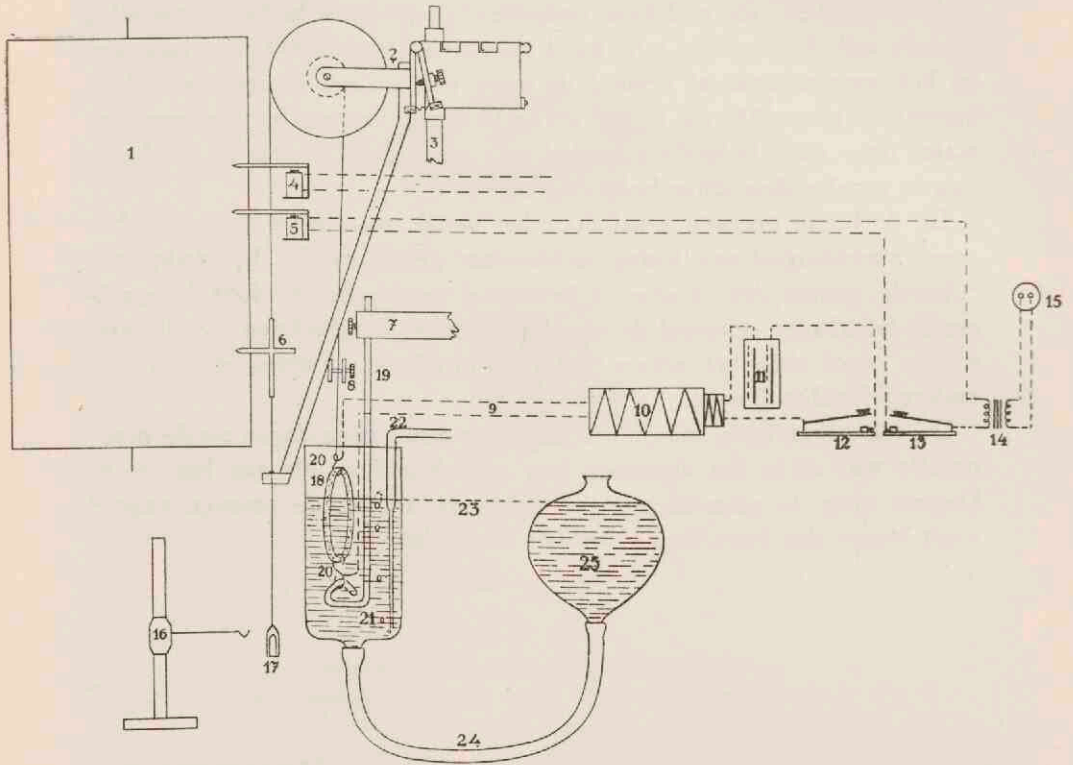


Fig. 2.

Overzicht van de proefopstelling.

- | | |
|---|---|
| 1. Registreertrommel. | 14. Bel-transformator. |
| 2. Schrijver. | 15. Stopcontact stadsnet. |
| 3. Schroefstatief, dat den schrijver draagt. | 16. Gewichtaanhanger. |
| 4. Tijdsein. | 17. Last. |
| 5. Prikkelsein. | 18. Spier. |
| 6. Schrijfpunt. | 19. Glazen staaf, waaraan de spier hangt. |
| 7. Schroefstatief, dat de spier draagt. | 20. Zilveren ophanghaak. |
| 8. Rem. | 21. Zeewaterbuis. |
| 9. Koperdraad met zilveren electroden. | 22. Luchttoevoer. |
| 10. Inductieklos. | 23. Zeewaterpeil gedurende de prikkeling. |
| 11. Accu. | 24. Gummi slang. |
| 12. Contactsleutel stroomkring prikkelelectroden. | 25. Niveauglas ter regeling van het zeewaterpeil. |
| 13. Contactsleutel stroomkring prikkelsein. | Electrische leidingen gestippeld. |

DE TECHNIEK.

Algemeen schema.

Een algemeen overzicht van de proefopstelling geeft fig. 2. In het volgende worden de onderdeelen elk afzonderlijk besproken.

De spierhouder.

Oude opstelling.

Gebruikt werd een eenigszins gewijzigd tonustoestel volgens de *Ma-
rees van Swinderen*:

De spier-ring lag in een ebonieten bakje met ongeveer 175 c.c. zee-
water op een horizontale glazen plaat, juist onder het wateroppervlak.
Aan de eene zijde was de ring verbonden met een vasten haak, aan de
andere door een zoo veel mogelijk horizontalen draad met den schrijver.
Om deze beide einden van de ring was een electrode geknoopt van dun
zilverdraad. Vanwege de buitengewone gevoeligheid van deze dieren
voor koper werden ook de verbindingen met de haak en met de draad
van den schrijver van zilver genomen, zoodat elke aanraking van het
zeewater met koper vermeden werd. Opdat de electroden de spierbewe-
ging zoo min mogelijk zouden hinderen, werd het zilverdraad zoo zacht
en dun mogelijk genomen: diameter 0,15 à 0,20 m.M. Het werd met
tin gesoldeerd aan een zilverdraad van $\pm 0,75$ m.M. en dit werd beves-
tigd in de losse pin van een steek-contact. De pinnen van beide elec-
trodën werden gestoken in een stopcontact, dat door een sterkstroom-
gummisnoer was verbonden met de inductieklos, die als stroombron voor
de elektrische prikkels diende.

Het toestel was voorzien van een watermantel, die bestond uit een
glazen aquarium, op halve hoogte doorboord door een glazen cylinder.
Schoof men den mantel over het toestel, dan kwam de ebonieten bak
met de spier en de electroden in den cylinder te liggen, die aan vier zijden
door water omgeven was. De voorzijde van den cylinder sloot dan tegen
den drager van de ebonieten bak, terwijl de achterzijde werd afgesloten
door een kurk. Doordat de spier van *Metridium*, in tegenstelling met de

slakkenspier, waarvoor het toestel oorspronkelijk werd ontworpen, in water moet worden onderzocht, doen zich twee bezwaren voor, die bij het oorspronkelijke gebruik niet bestonden. In de eerste plaats moet de binnenruimte van den watermantel veel grooter zijn, om het zeewaterbakje te kunnen bevatten. De temperatuurswisseling vergt hierdoor veel meer tijd, niet alleen door de grootere ruimte, die moet worden verwarmd, maar ook doordat de warmtecapaciteit van het zeewater, waarin de Metridiumspier ligt, grooter is dan van de lucht, die de slakkenspier omgaf. Voor een deel is hieraan tegemoet te komen, door den watermantel een grooteren inhoud te geven; in ieder geval is echter een nauwkeurige temperatuursprong op deze wijze moeilijk te bereiken.

In de tweede plaats zijn beide prikkelelectroden in aanraking met het zeewater, waarin de spier ligt, wat de oorzaak is van een aanzienlijke kortsluiting. Deze is niet op te heffen door de spier tijdelijk droog te leggen, daar dan de samentrekking door de grootere wrijving met den ondergrond te zeer wordt belemmerd. Door een sterkere prikkeling is het stroomverlies door kortsluiting te compenseeren. Een groot bezwaar echter blijft, dat in den loop van de proef de electroden iets meer of minder ondergedompeld kunnen raken, wat oncontroleerbare verschillen in de sterkte van den prikkelstroom met zich mee brengt, doordat de kortsluitweerstand verandert. Dit bezwaar werd zooveel mogelijk ondervangen door met groote zorgvuldigheid de electroden in het oog te houden.

Tenslotte werd echter geheel met dit systeem gebroken, en werd een nieuwe weg ingeslagen.

Nieuwe opstelling.

De spier werd opgehangen in een verticale glazen buis, gevuld met ongeveer 225 c.c. zeewater (fig. 2). Door twee haken van dik zilverdraad was hij onderaan bevestigd aan een vast oog, bovenaan aan de draad van den schrijver. De zilveren haken dienden als prikkel-electroden; de bewegelijke haak was met de klemschroef verbonden door 10 c.M. van het dunne zilverdraad, zoodat een soepele verbinding gewaarborgd was. Door een klein overwicht aan den schrijver werd het geheel juist gespannen gehouden. Het vaste oog is niet bevestigd aan den bodem van de buis, maar door middel van een verticale glazen staaf aan een afzonderlijk statief. Het heele zeewater-reservoir is dus weg te nemen en schoon te maken, terwijl de opstelling van de spier intact blijft.

Deze opstelling heeft verschillende voordeelen:

1. Doordat de spier in zijn electroden hangt, is een goed en ook gedurende de contractie gelijkmatig contact gewaarborgd.
2. In de glazen buis is de spier voortdurend zichtbaar, zoodat alles doorlopend kan worden gecontroleerd, en bovendien de beweging van de spier tijdens de contractie kan worden nagegaan.
3. De kortsluiting van den prikkelstroom door het zeewater kan geheel worden opgeheven door het zeewaterniveau te laten dalen tot juist onder den bovensten draaghaak. Hiertoe is aan den bodem van de zeewaterbuis een uitmonding gemaakt, die door een gummislang in verbinding staat met een beweegbaar reservoir. Door dit reservoir hooger of lager te stellen, heeft men de hoogte van het waterniveau volkomen in de hand. Bovendien wordt bij de niveauverandering elke mechanische prikkeling van de spier vermeden.
4. Met behulp van dit niveauglas is het zeewater vlug en gemakkelijk te ververschen.
5. Ook de temperatuurswisselingen kunnen veel sneller tot stand komen; het water in het reservoir wordt vervangen door dat van de gewenschte warmtegraad. Wel zal dit sneller zijn temperatuur verliezen dan in het oude toestel het geval was, doch niets staat aan een herhaalde waterwisseling in den weg.
6. Tenslotte wordt een wrijvingspunt vermeden in de draad van den schrijver: deze draad komt verticaal bij den schrijver uit; het katrol, dat bij de horizontale opstelling noodig is, om de draad een hoek van 90° te laten maken, is nu vervallen.

Het bezwaar tegen een verticale opstelling, dat de spier voortdurend gerekt wordt door zijn eigen gewicht, blijkt in de praktijk van weinig belang: het grootste deel van het spiergewicht wordt gecompenseerd door den opwaartschen druk van het omringende zeewater.

Biedt dus de nieuwe opstelling vele voordeelen, toch verdiende de oude opstelling een uitvoerige beschrijving, daar meer dan de helft van de proeven ermee zijn verricht.

De isotonische schrijver.

Ook deze werd in den loop van het onderzoek veranderd. Daar de contractiehoogte van de Metridiumspier vrij klein is en daar zij sterk

afhangt van den ondervonden weerstand, moet de isotonische schrijver de bewegingen vrij sterk vergroot overbrengen en bovendien zoo min mogelijk wrijving vertoonen.

De hefboomschrijver.

Aan deze beide eischen werd door den eerstgebruikten schrijver voldaan. Hij bestond uit een 222 m.M. lange aluminium hefboom met een draaipunt in het midden. Aan de eene zijde van het draaipunt was op 30 m.M. afstand de draad bevestigd, die naar de spier liep, aan den anderen kant bevond zich op gelijken afstand de last. Het hefboom-eind aan deze zijde droeg de 20 m.M. lange elastische fijne schrijfpunt uit zeer dun koperblik (latoenkoper). De vergrooting van de spierbeweging bedroeg dus 4,3 maal. Met stukjes plasticine was de hefboom uitgebalanceerd.

Een groot bezwaar echter is, dat de wrijving tusschen schrijfpunt en registratiekromme niet constant is. Ook al is de schrijver zoo geplaatst, dat hij zich beweegt in een raakvlak van den trommel, dan valt toch in de hooge en lage standen de baan van de schrijfpunt niet meer samen met de raaklijn aan de trommel. De elastische schrijfpunt komt hieraan weliswaar tegemoet, door een weerstandsverandering tijdens de registratie is niet te vermijden, en deze weerstandsverandering vormt een oncontroleerbare factor. Door de groote verschillen in contractiehoogte is het niet mogelijk de vergrooting zoo te kiezen, dat slechts het middelste deel van de schrijfbaan wordt gebruikt.

De hefboomschrijver werd gebruikt bij de proefserie A tot en met D.

De ontwikkeling van den ordinaatschrijver.

Deze weerstand blijft alleen constant, wanneer de schrijfpunt verticaal op en neer beweegt.

Keith Lucas construeerde zoo'n „ordinaatschrijver" door den punt van zijn hefboomschrijver te verbinden met een schrijfpunt, welke langs een verticalen stalen draad op en neer gleeed. Bij dezen schrijver wordt de cirkelboog geprojecteerd op een rechte lijn: de verteekening blijft dus bestaan.

Postma hief ook de verteekening op. Hij verving daartoe den hefboom door een groote en een kleine koperen schijf (straal resp. 32,4 en 8,3 m.M.), beide met een gleuf in hun omtrek, die vastzaten op de zelfde horizontale as. Op den omtrek van de kleine schijf greep de draad aan, waarmee de spier was verbonden, en, in tegengestelde richting, de draad van den last. Op den omtrek van de groote schijf was een draad bevestigd,

die over een katrol naar den schrijfpunt liep. De bewegingen van de spier werden dus opgeteekend met een vergrooting gelijk aan de verhouding van den omtrek van de kleine tot die van de groote schijf (ongeveer $3,8 \times$).

P o s t m a gebruikte zijn schrijver bij het onderzoek van de spier van de wijngaardslak. Voor de spier van *Metridium* bleek hij zonder veranderingen minder geschikt. De vergrooting bleek te klein te zijn. Door de groote schijf een straal te geven van 53,7 m.M. werd de vergrooting op 4,8 gebracht. Om de traagheid te verminderen, werd hij uit aluminium in plaats van uit koper vervaardigd.

Bovendien bleek de wrijving voor het werken met de *Metridium*spier te groot door het glijden van den schrijfpunt langs de stalen draad. Het lukte ook dit te verhelpen, door den last onder den schrijfpunt op te hangen aan dezelfde draad. Deze wordt dan zoo goed gespannen, dat de stalen glijdraad geheel kan vervallen. Om de kleine schijf loopt dus nu slechts één draad: naar de spier, en om de groote een draad in tegengestelde richting, die eerst naar boven loopt naar een katrol, dan naar beneden naar den schrijfpunt en verder naar den last. Tusschen schrijfpunt en last raakt hij even een tweede gegroefd wielje, dat het slingeren van den last en daarmee van den schrijfpunt tegengaet.

Nog twee wrijvingsbronnen zijn nu automatisch opgeheven, die bij den schrijver van P o s t m a een rol speelden: door den grooten omtrek van de schijf legt de schrijfpunt reeds bij minder dan één omwenteling een voldoende lange baan af. Hierdoor hoeft de draad slechts minder dan één slag om de schijf te loopen, zoodat nergens twee draden in de gleuf naast elkaar liggen en elkaar door hun wrijving hinderen. Doordat de last aangrijpt op het groote wiel, vervalt bovendien, wat niet onbelangrijk is, de tegengesteld loopende draad om de kleine schijf. Het meerendeel van de proeven werd met dezen schrijver genomen.

Tenslotte werd echter het model nog verder vereenvoudigd, naar aanleiding van het denkbeeld van den heer v a n H e u s d e n , om het bovenste katrol te vervangen door de aluminium schijven zelf, waarmee weer een wrijvingspunt kon vervallen.

De nieuwe ordinaatschrijver.

Deze ziet er nu als volgt uit (fig. 3 en 4).

In een beugel loopt een horizontale as op agaatsteen. Op deze as zijn twee schijven bevestigd met een groef in hun omtrek. De groote schijf heeft een straal van 53,7 m.M., de kleine van 11,3 m.M., de flenzen niet meegerekend. De schijven zijn samen uit één plaat aluminium gedraaid.

De draad naar de spier zit vast in een gaatje op den omtrek van de kleine schijf, waar hij bijna een slag omheen loopt. De draad naar schrijfpunt en last loopt in tegengestelden zin om de groote schijf, daarna loodrecht naar beneden naar den schrijfpunt en vervolgens door naar den last. De groef in den omtrek van de schijf is rechthoekig, en niet nauw toeloozend, zoodat de draad op een vlakken bodem ligt en niet vast kan klemmen. Om het slingeren van den last en daarmee van den schrijfpunt te beletten, loopt de draad tusschen schrijfpunt en last door een verticaal glazen buisje van $1\frac{1}{2}$ c.M. lengte, juist loodrecht onder de gleuf in den omtrek van het groote wiel. Het lumen van het buisje is in het midden vernauwd tot ongeveer $\frac{1}{2}$ m.M., zoodat aan de draad slechts een zeer kleine uitwijking is toegestaan. Toch raakt de draad alleen buiten den evenwichtsstand het buisje, en zelfs dan is de wrijving tegen den gladden wand op de korte vernauwingsplaats te verwaarloozen. Het buisje wordt op zijn plaats gehouden door een koperen staaf, die aan den beugel, die de as van de schijven draagt, bevestigd is. De schrijfbaan wordt bepaald door den afstand van het buisje tot de groote schijf.

Door de soepele ophanging vertoonde de schrijfpunt neiging van zijn horizontalen stand af te wijken, indien hij een kleine oneffenheid ontmoette op het beroete papier tijdens zijn verticale beweging. Om dit te voorkomen, werden de beide bevestigingspunten aan de draad verder uit elkaar gebracht door den horizontalen schrijfpunt van een verticaal been te voorzien. Het tegenwerkende koppel van krachten, dat optreedt bij een afwijking uit den horizontalen stand, wordt hierdoor vergroot. De schrijfpunt moet zoo licht mogelijk zijn, daar het effect van zijn gewicht door de schijf 4,8 maal wordt vergroot. Door den schrijfpunt uit dun aluminiumblik te knippen, werd het gewicht beperkt tot 0,02 G. Voordat de schrijfpunt tegen den trommel werd gezet, werd hij om zijn verticale as een slag teruggedraaid. Hierdoor werd bereikt, dat de schrijver tegen het papier werd gedrukt door de torsie van de ophangdraad.

Daar het van groot belang is, dat de schrijfdraad inderdaad verticaal loopt, is de schrijver voorzien van een fijne instelling in twee loodrecht op elkaar staande verticale vlakken. Het instelmechanisme is als volgt: de vleugels van een half gesloten stevige koperen deurscharnier worden door een stelschroef uiteengedrukt. Deze stelschroef werkt tegen een spiraalveer, die de vleugels naar elkaar toe trekt. Twee van deze scharnieren zijn met hun assen loodrecht op elkaar gesoldeerd; de aaneengesoldeerde vleugels staan zelf echter scheef ten opzichte van elkaar; bij den normalen loodrechten stand van den schrijver mogen namelijk de

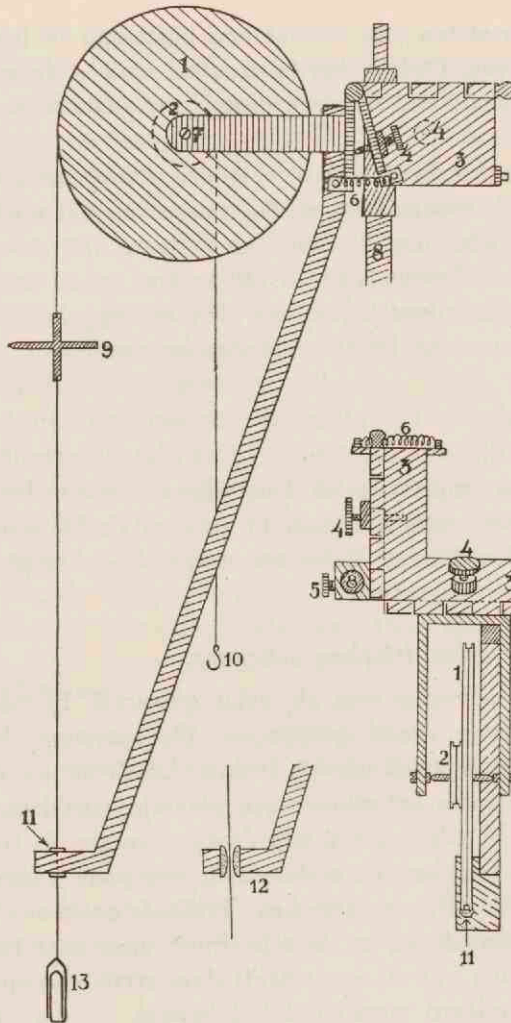


Fig. 3.

De ordinaatschrijver van opzij.

Fig. 4.

De ordinaatschrijver van boven.

1. Grootte schijf.
2. Kleine schijf.
3. Twee loodrecht op elkaar staande scharnieren.
4. Instelschroeven in de beide verticale vlakken.
5. Instelschroef in het horizontale vlak.
6. Spiraalveer, als antagonist van de instelschroef.
7. Asdrager met agaatsteenen.
8. Schroefstatief.
9. Schrijfpunt.
10. Zilveren haak voor de spier.
11. Glazen buisjes, dat het slingeren van de draad met den last belet.
12. Zelfde buisje in doorsnede.
13. Last.

scharnieren niet gesloten zijn, omdat een bijstelling in beide richtingen mogelijk moet blijven. Ook in het horizontale vlak is de schrijver draaibaar, waardoor de afstand van schrijfpunt tot registratietrommel te regelen is.

Zoo heeft deze schrijver nog slechts één draaipunt over gehouden: niet meer dan de hefboomschrijver. De massa van het wiel, en daarmee de traagheid is grooter dan die van den hefboom. Bij de zeer langzame beweging van de Metriumspier is dit echter geen bezwaar, terwijl ook voor eventueele slingeringen van den los opgehangen schrijfpunt om de zelfde redenen niet hoeft te worden gevreesd.

Een groot voordeel is niet alleen, dat de wrijving van den schrijfpunt over de heele schrijfbaan constant is, doch dat de schrijfpunt alle oneffenheden van het registratievlak kan volgen, zonder dat zijn druk op het papier merkbaar verandert, daar hij immers slechts tegen den trommel wordt gehouden door de lichte torsie van de ophangdraad in plaats van door zijn eigen elasticiteit.

De opstelling met isometrischen schrijver.

De isometrische schrijver was als volgt gebouwd. In een beugel was een horizontale stalen draad gespannen. De spanning kon geregeld worden door een stelschroef op den beugel. Loodrecht op deze horizontale stalen draad was in het midden een pinnetje gesoldeerd, dat aan de eene zijde op 5 m.M. afstand een oog droeg, waaraan de trekdraad naar de spier was bevestigd, aan de andere zijde een punt, waarop een rieten schrijfstift van $12\frac{1}{2}$ c.M. was gestoken. Trekt de spier aan het oog, dan tordeert hij de stalen draad en de schrijfpunt gaat naar boven. Bij een zeer kleine verkorting van de spier heeft deze reeds een spanningsevenwicht met de getordeerd metalen draad bereikt, zoodat op deze wijze de spanning wordt geregistreerd, die in de spier wordt opgewekt tengevolge van een prikkeling, wanneer deze zich praktisch niet verkort.

Om tevens de spanning te meten, die bij een rekking over een bepaalden afstand wordt opgewekt, werd het „vaste” ophangpunt van de spier-ring omlaag geschroefd. De verplaatsing van dit ophangpunt werd vier maal vergroot aangegeven door een tweeden schrijver. Hierdoor kon niet alleen de verlenging van de spier nauwkeurig worden nagegaan, maar was het ook mogelijk, de spier weer op zijn oude lengte terug te brengen.

De rem.

Als rem werd een klemschroef gebruikt voor een gummislang. Door de klemmen liep de draad van de spier naar den schrijver; hij was gemonteerd op een koperen staaf, die, om trillingen bij het remmen te voorkomen, aan een afzonderlijk statief was bevestigd. Daar het aandraaien van de schroef niet zoo snel kon gebeuren, dat de draad op het juiste oogenblik ineens werd vastgeklemd, werd de schroefdraad vervangen door een veertje, dat het beweegbare staafje tegen de draad drukte. In rust was dit opgetrokken en werd het in dezen stand vastgehouden door een bajonetsluiting. Door den schroefknop iets te draaien, schoot de sluiting los en werd de draad vastgeklemd.

De ventilatie.

Voor de ventilatie werd gebruik gemaakt van de perslucht-installatie van het laboratorium. De lucht werd toegevoerd door een glazen buis met een zeer nauwe uitmonding, waardoor een fijne verdeeling gewaarborgd werd. Om de spier niet mechanisch te prikkelen door de opstijgende luchtbelletjes, werd de luchtstroom zwak gehouden.

De registratietrommel.

De registratietrommel met het beroete papier had een veeraandrijving. De snelheid bedroeg aan den omtrek ongeveer 4 c.M. per minuut.

Het tijdsein.

Bij elke proevenreeks werd de snelheid door een tijdsein opgeteekend. Deels werd gebruikt een uurwerk van J a q u e t, deels een electromagnetisch sein, waarvoor de stroomstooten uit een accu-batterij geregeld werden door een slingeruurwerk.

De prikkeling.

Steeds werd 5 seconden lang faradisch geprikkeld. In de latere proeven werd de prikkeltijd met behulp van een stopwatch nauwkeuriger bepaald. Bij een groot deel van de proeven werd als stroombron voor de primaire spoel van den inductieklos een beltransformator gebruikt van 1 ampère en 8 volt. De hamer van N e e f f kon dan worden uitgeschakeld, omdat gebruik gemaakt kon worden van de regelmatigere perioden van den wisselstroom van het stadsnet. De prikkelstroom bleek echter niet steeds van voldoende sterkte, zoodat tenslotte werd overgegaan op een accu van 4 volt met de hamer van N e e f f als stroomonderbreker. De

stroomkring werd gesloten door het neerdrukken van een licht veerende contactsleutel. Om schommelingen te voorkomen in de stroomsterkte en daarmee in de prikkelgrootte, werd voor het prikkelsein een geheel afzonderlijke stroomkring gebruikt (fig. 2). De stroom voor de prikkelseinmagneet werd geleverd door een tweede beltransformator en gesloten door een tweeden contactsleutel, die steeds tegelijk met den prikkel-sleutel werd bediend.

Groote zorg werd besteed aan het voorkomen van kortsluiting. Waar mogelijk werd voor de verbindingen dubbeladerig gummi sterkstroom-snoer gebruikt, terwijl de enkelvoudige draden, die steeds geïsoleerd waren, bovendien bij kruisingen nooit elkander aanraakten. Alle contactschroeven werden geregeld nagekeken.

Het gewicht.

Voor den hefboomschrijver werden koperen gewichtjes gebruikt, opklimmend met 1 G.

Daar bij den ordinaatschrijver behalve de beweging, ook de invloed van het gewicht ruim vier maal wordt vergroot, moesten hier kleinere gewichtjes worden genomen. Bovendien moesten ze, om meetfouten te voorkomen, onderling nauwkeurig even zwaar zijn. Aan dezen eisch bleken papierklemmetjes („paper clips”) uitstekend te voldoen. Dank zij hun machinale vervaardiging stemmen zij onderling buitengewoon nauwkeurig in gewicht overeen. Er werd een soort gebruikt met een gewicht van 0,47 G. Bij de schrijververgrooting van 4,8 maal had een klemmetje dus het effect van een gewicht van $4,8 \times 0,47 = 2,26$ G. Steeds is in de proeven de effectieve last aangeduid, dus niet het gewicht van de aangehangen klemmetjes.

De gewichtaanhanger.

Het aanbrengen en afnemen van de gewichtjes moet zoo regelmatig mogelijk gebeuren. Hiervoor werd het volgende toestelletje geconstrueerd. Om een verticale koperen staaf van circa 25 c.M. lengte op een voetstuk sluit een koperen buisje van ongeveer 2 c.M. De wrijving is zoo gekozen, dat het buisje gemakkelijk langs de staaf op en neer geschoven kan worden, maar op elke hoogte blijft staan als men het los laat. Het buisje draagt een horizontalen arm uit koperdraad met aan het eind een haakje, waaraan het gewicht wordt gehangen. Bij het aanbrengen werd dit gewichtje boven den haak gebracht, waaraan de last moet hangen en langzaam neergelaten. Op analoge wijze konden ook gewichtjes worden verwijderd.

HET ONDERZOEK.

De gedachtengang.

Ons doel is de contractie nader te leeren kennen. De contractie is een vorm-verandering. Onze vraag is dus: „wat speelt zich bij deze vorm-verandering af?"

Rechtstreeks komen wij met de oplossing van deze vraag niet verder, omdat het begrip „vorm" zonder meer niet voor analyse toegankelijk is. Wij kunnen den vorm niet anders analyseeren dan door ons het lichaam opgebouwd te denken uit deeltjes. (De „deeltjes", waarover het hier gaat, bestaan dus alleen in onze gedachten, zij hebben de zelfde waarde als de punten, waaruit wij ons ter wille van de analyse een lijn denken opgebouwd, hoewel deze in werkelijkheid een continuïteit is; zij hebben dan ook het zelfde punt-vormige karakter. In hoeverre hun eigenschappen terug te brengen zijn tot die van deeltjes, die werkelijk in de spier bestaan, is een vraag van geheel andere orde, die later behandeld wordt).

Beschouwen wij het lichaam op deze wijze, dan is de vorm het ruimtelijke verband tusschen de deeltjes, die het lichaam opbouwen.

Verandert het lichaam van *vorm*, dan veranderen de samenstellende deeltjes van *plaats*. De vormverandering hebben wij hiermee dus teruggebracht tot een plaatsverandering van deeltjes, dus tot een bewegingsverschijnsel.

Uit de krachten, die zich tegen deze plaatsverandering verzetten, kunnen wij den aard van het verband tusschen de deeltjes leeren kennen.

Nu kan het verzet tegen plaatsverandering berusten op twee geheel verschillende gronden. Het kan zijn een verzet tegen de beweging en het kan zijn een verzet tegen de nieuwe plaats. In beide gevallen wordt het gedrag van de deeltjes op volkomen andere wijze bepaald.

Wanneer een deeltje zich verzet tegen een beweging, hetzij door zijn traagheid, hetzij doordat het belemmerd wordt door botsingen met andere deeltjes, treedt verzet op op grond van eigenschappen, die het heeft als *afzonderlijk individu*.

Wanneer echter het deeltje zich verzet tegen een nieuwe plaats, is dit niet het geval. Een plaats heeft een deeltje slechts ten opzichte van andere deeltjes. In dit geval hebben wij dus niet te maken met het deeltje als afzonderlijke eenheid, doch in verband met andere deeltjes, met het deeltje dus als *onderdeel van een stelsel*.

Van de krachten, die zich tegen een vormverandering verzetten, kunnen wij voor beide gevallen een aantal bijzonderheden voorspellen.

Wanneer de deeltjes zich verzetten tegen de *nieuwe plaats*, moet de grootte van de tegenwerkende kracht afhangen van de grootte van de vormverandering. De kracht blijft bestaan, zoolang de opgedrongen vorm gehandhaafd blijft.

Dientengevolge is de kracht verdwenen, wanneer de deeltjes op hun oude plaats zijn teruggekeerd. Een kracht van dit karakter heet *elastische kracht*.

Verzetten zich de deeltjes tegen de *beweging*, dan moet de grootte van de tegenwerkende kracht afhangen van de snelheid van de vormverandering. De kracht blijft bestaan, zoolang de vorm verandert.

Dientengevolge is de kracht verdwenen, wanneer de eindtoestand bereikt is. Een kracht van dit karakter zullen wij noemen *plastische kracht*.

Wij sluiten ons hiermee aan bij van Rossem's definitie van plasticiteit [36], hoewel die anders is geformuleerd (*plasticiteit*: vloeijing, wanneer de deformeerende kracht een zekere grootte overschrijdt, tegenover *viscositeit*: vloeijing bij elke deformeerende kracht, d.w.z. ontbreken van een vloeigrens. Weliswaar laten wij de vloeigrens in onze behandeling buiten beschouwing, doch daarom mogen wij nog niet van viscositeit spreken).

Samenvattend kunnen wij dus zeggen:

Elastische krachten treden slechts op, wanneer de deeltjes onderling een stelsel vormen.

Plastische krachten zijn het gevolg van den invloed van onafhankelijke deeltjes op elkaar ¹⁾.

De elastische krachten zijn grooter, naarmate de vormverandering grooter is, de plastische krachten naarmate zij sneller is.

De elastische krachten blijven bestaan, zoolang de nieuwe vorm gehand-

¹⁾ Daar de deeltjes van het stelsel tegelijkertijd ook individuen zijn, sluit het eerste geval het optreden van plastische krachten niet uit.

haafd blijft, de plastische krachten, totdat de nieuwe vorm bereikt is.

De grootte van de elastische krachten staat steeds in verband met een rusttoestand (de rusttoestand van het stelsel), bij de plastische krachten is van een dergelijken rusttoestand geen sprake, omdat er van een stelsel geen sprake is.

Het resultaat van deze algemeene beschouwingen kunnen wij nu toepassen op de spier.

Om de vormverandering te analyseeren, die tijdens de contractie van de spier optreedt, denken wij ons deze opgebouwd uit deeltjes, zooals wij dit hebben besproken.

Voordat wij echter zoo de contractieverschijnselen kunnen analyseeren, moeten wij den aard van het verband dezer deeltjes leeren kennen. Zooals wij boven hebben afgeleid, kunnen wij dit verband leeren kennen uit de verschijnselen, die optreden wanneer wij de spier een vormverandering opdringen. Dit kunnen wij doen, door haar te belasten.

Onze eerste taak is dus het gedrag na te gaan van de niet contraheerende spier bij belasting.

De variabiliteit.

Aan het begin van het experimenteele deel is het goed te wijzen op de buitengewone variabiliteit van het materiaal. Ook al werden de uitwendige omstandigheden zoo constant mogelijk gehouden, toch liepen nog de resultaten van bijna elke proefreeks sterk uiteen. Dit is o. a. te wijten aan het feit, dat het netvormige zenuwstelsel aan de oppervlakte van het dier niet te verwijderen is. Wij werken dus niet met de geïsoleerde spier, maar met de spier, die verbonden is met een groot deel van het zenuwstelsel (reflexpraeparaat). Deze groote veranderlijkheid drukt zijn stempel op de heele werkwijze. Het is noodzakelijk alle proeven dikwijls te herhalen, en uit de verkregen gegevens een algemeene lijn op te zoeken, terwijl wij talrijke afwijkingen voor lief moeten nemen, waarvan de oorzaak niet direct is te vinden.

Om bij de behandeling van de resultaten overzichtelijk te blijven, zonder te schematiseeren, zal aan het begin van de bespreking van elk vraagstuk telkens de proef, die daarop betrekking heeft, nauwkeurig worden beschreven aan de hand van de gegevens van één concreet geval. Daarna zullen in een tabel de resultaten van een aantal dergelijke gevallen worden samengevat. Zoowel bij de tabellen als bij de figuren is het nummer van de kromme vermeld, die als concreet voorbeeld heeft gediend, om verificatie en vergelijking met soortgelijke resultaten mogelijk te maken.

DE NIET GEPRIKKELE SPIER.

De rekking.

Om iets over de structuur van de spier te weten te komen, beginnen wij haar gedrag na te gaan bij een eenvoudige opgedrongen vormverandering, namelijk het rekken door een gewicht. Ook onder natuurlijke omstandigheden is het de taak van deze spier mee te geven aan een trekkracht, wanneer de lichaamsinhoud wordt vergroot.

Proef.

Een spier, die reeds een klein gewicht draagt, om haarzelf en de draden van den schrijver te spannen, wordt belast met een grooter gewicht. Gedurende 5 minuten wordt de lengteverandering opgeteekend. Dan wordt het rekgewicht weggenomen.

Fig. 5 toont de lengteverandering gedurende deze proef bij twee verschillende spieren.

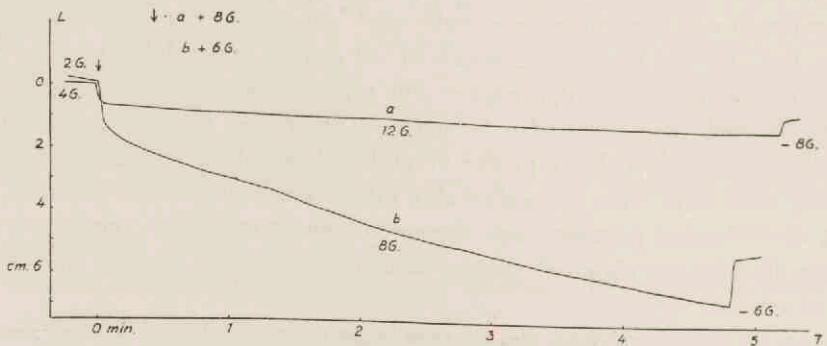


Fig. 5¹⁾.

Rekking van twee verschillende spieren.

Bij spier a treden de elastische eigenschappen sterker op den voorgrond dan bij spier b.
L 1, L 35.

¹⁾ Op de ordinaat is in het volgende als lengteverandering steeds aangegeven de uitslag in c.M. van de schrijfpunt. De werkelijke lengteverandering van de spier is dus ruim 4 maal kleiner. Alle krommen zijn in dezelfde verhouding verkleind.

Uit de rekkingskromme blijkt het volgende: Wanneer de spier bij het aanbrengen van het rekgewicht onder een nieuwe spanning komt, correspondeert daarmee niet onmiddellijk een nieuwe lengte, doch deze blijft gedurende het geheele verloop van de proef veranderen. De spier bezit dus plastische eigenschappen.

Wanneer echter het rekgewicht wordt verwijderd, blijft de bestaande lengte niet gehandhaafd, doch er treedt een terugkeer tot de oude lengte op, al wordt deze ook niet bereikt. De spier bezit dus eveneens elastische eigenschappen.

In spier a spelen de elastische krachten een grooteren rol dan in spier b.

De niet geprikkelde Metridiumspier blijkt dus zoowel elastische als plastische eigenschappen te bezitten.

De fijnere bouw van de spier; recovery en relaxatie.

Wat leeren wij hieruit omtrent zijn fijneren bouw? Daar de relatie tusschen twee deeltjes niet tegelijk plastisch en elastisch kan zijn, moeten er in de spier groepen van deeltjes voorkomen in plastisch verband naast groepen in elastisch verband.

De „plastische groepen” zijn slechts gekenmerkt door de negatieve eigenschap, dat hun deeltjes geen stelsel vormen (blz. 18). Wij vatten deze structuurlooze deelen van de spier samen onder den naam van *plastische massa*.

De „elastische groepen” daarentegen zijn juist daardoor gekenmerkt, dat de deeltjes zich niet als afzonderlijke individuen gedragen, doch dat zij samen een stelsel vormen, met andere woorden, dat de groep een structuur vertoont. Wij geven deze groepen den naam van *elastische elementen*. De grootte van deze elementen kunnen wij volkomen in het midden laten. Om deze reden geven wij aan dezen neutralen naam de voorkeur boven den door J o r d a n gebruikten term „micellen”.

Een belangrijke vraag is nog onopgelost. Vormen de elastische elementen samen één ononderbroken structuur, of is dit niet het geval?

Aan de rekkingskromme zelf is dit niet na te gaan. Een plastische rekking kan namelijk op twee verschillende manieren tot stand komen:

1. Het bereiken van het elastische evenwicht wordt geremd door de plastische massa. Al gedraagt de spier zich tijdens de rekking plastisch, toch bezit zij een ononderbroken structuur; er treedt elastische rekking op, die echter door een plastische rekking wordt gemaskeerd.

2. De elastische elementen schuiven langs elkaar: de verbindingen tusschen de elastische elementen onderling „slippen" onder de spanning, door het rekgewicht teweeg gebracht. In dit geval bestaat er dus geen ononderbroken elastisch stelsel. Voorzoover er verschuiving optreedt, gedraagt de spier zich als een plastische stof en gedragen de elastische elementen zich als „deeltjes" van de plastische massa.

Het is duidelijk, dat in het tweede geval naast de verschuiving tevens een gemaskeerde rekking der elastische elementen kan optreden.

De plastische verschijnselen bij de rekking van de spier kunnen wij dus in twee factoren ontleden:

1. Een *remfactor*: de bewegingsbelemmering der elastische elementen.
2. Een *slipfactor*: de onderlinge verschuifbaarheid der elastische elementen¹⁾.

Tijdens de rekking zelf is het aandeel van beide factoren hierin niet uit te maken.

Wel is het mogelijk door het wegnemen van het rekgewicht.

Een spier met een ononderbroken structuur moet bij een terugkeer tot den ouden last ook terugkeeren tot zijn oude lengte, al kan dit proces door plastische remming worden vertraagd.

Voorzoover echter in de spier een verschuiving van elastische elementen heeft plaatsgehad, blijft de nieuw verkregen lengte bestaan.

In aansluiting aan de nomenclatuur van de rubbertechniek noemen wij een herstel van de oude lengte na het wegnemen van den reklast *recovery*, („Rückfederung") en noemen wij een vergrooting van de lengte bij gelijke spanning (of reciprook: een afnemen van de spanning bij gelijke lengte) *relaxatie*.

Ons van deze termen bedienend kunnen wij dus zeggen:

De *remfactor* („dempingsfactor") vertraagt de *recovery*.

De *slipfactor* verkleint de *recovery* (*relaxatie*).

De *relaxatie* is een maat voor den *slipfactor*.

In onze rekkingskromme komen dus drie factoren tegelijkertijd tot

¹⁾ De begrippen *rem-* en *slipfactor* komen ongeveer overeen met *Jordan's* factoren V_1 en V_2 van de plastische massa. Onze begrippen zijn echter minder gebonden aan de voorstelling van een afzonderlijke plastische massa, waarom wij *Jordan's* aanduiding niet hebben overgenomen. Zie *Jordan* in *First Report on Viscosity and Plasticity*. Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. **XV** 3, 226 (1935).

uiting: de elasticiteit, de remfactor en de slipfactor. In de ontlastingskromme echter openbaren zich deze drie factoren afzonderlijk (fig. 5):

1. De elasticiteit uit zich in de snelle verkorting onmiddellijk na de ontlasting.
2. De remfactor komt naar voren in de langzame verkorting, die op de snelle volgt: door de snelle verkorting is de spanning zoo ver verminderd, dat nu de remfactor zijn invloed doet gelden. Deze geremde recovery wordt in de rubbertechniek genoemd „elastische nawerking”.
3. De slipfactor openbaart zich hierin, dat ook met de langzame verkorting de oude lengte niet wordt hersteld: een deel van de verlening blijft gehandhaafd.

Het zal duidelijk zijn, dat deze analyse van de ontlastingskromme slechts in groote trekken juist is. Op geen enkel punt van de kromme hebben wij inderdaad met een afzonderlijke uiting van één der factoren te doen, daar er in werkelijkheid steeds een wisselwerking bestaat.

Om een juist beeld te krijgen, zijn daarom verdere proeven noodig, die wij in het volgende zullen bespreken.

De recovery.

Voor het bepalen van de grootte van rem- en slipfactor moeten wij dus de juiste grootte van de recovery kennen. Wij moeten dus een methode zoeken om de recovery zoo volledig mogelijk tot uiting te brengen.

Tot nu toe hebben wij de recovery alleen als elastisch verschijnsel beschouwd: het terugkeeren der elastische elementen tot hun oude lengte bij een herstel van de oude spanning. Een terugkeer van de spier tot haar oude lengte moet echter gepaard gaan met een ineenschuiven der plastische massa. Wanneer de plastische massa ineen is geschoven, uit zich dit in een weerstand bieden tegen rekking bij een kleinere lengte van de spier als vóór de ineenschuiving. (zie ook blz. 98). Wij kunnen dus de recovery meten door de lengte van de spier te bepalen, waarop de eerste plastische weerstand optreedt tegen een hernieuwde rekking. Daar het in dit geval slechts gaat om de aanwezigheid van plastischen weerstand en niet om de *grootte* ervan, kunnen wij het gewicht voor deze proefrekking zoo klein mogelijk kiezen¹⁾. Wanneer wij dit doen, kunnen wij den invloed van dit gewicht op de spier verwaarloozen, indien wij het slechts

¹⁾ In tegenstelling met het gebruik in de rubbertechniek, waar de verkorting rechtstreeks wordt bepaald, speelt dus in onze definitie van de recovery de plastische weerstand een rol.

kort laten inwerken. Hierdoor kunnen wij de recovery bij de zelfde spier meerdere malen bepalen en zoo de verandering ervan in den loop van den tijd nagaan. De proef werd dus als volgt ingericht:

Proef⁴⁾.

Gedurende 10 minuten wordt de spier met 40 G. gerekt. Dan wordt de schrijver in den beginstand teruggebracht en vastgezet, zoodat de draad naar de spier slap hangt en deze zich kan verkorten, zonder den schrijver mee te nemen. De last wordt vervolgens weggenomen op 2 G. na. Na 1 minuut wordt de schrijver met dit proefgewicht van 2 G. geleidelijk los gelaten. Is de hoogte bereikt, waarop de spier het gewicht volledig draagt, dan wordt de schrijver weer naar boven gebracht. Telkens na een minuut wordt de recovery opnieuw bepaald. Ter vermindering van onregelmatigheden bij het wisselen van den last, wordt de schrijfpunt met behulp van een schroefstatief met kleinen spoed op en neer bewogen (fig. 6).

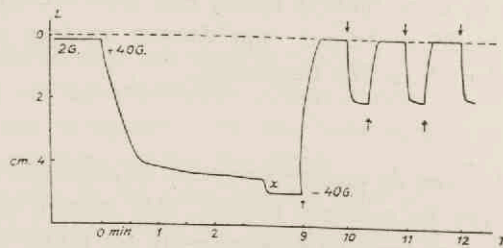


Fig. 6.

Recovery.

- ↑ : Schrijver omhoog getrokken en vastgezet.
 - ↓ : Schrijver losgelaten.
 - x : Registratietrommel 6 minuten stilgezet.
- C 11 I.

De recovery blijkt nu inderdaad aanmerkelijk grooter dan die, welke in de vorige proef kon worden aangetoond:

Recovery fig. 6	: 64%
fig. 5 spier a	: 33%
fig. 5 spier b	: 23%

Doch ook bij het gebruik van deze methode blijft de recovery onvolledig. Hiermee is het bestaan van een relaxatie aangetoond. Wij besluiten dus:

Tijdens de passieve rekking treedt een onderlinge verschuiving van de elastische elementen op.

⁴⁾ Vgl. Jordan [23], blz. 13; Maas [29], blz. 26.

In de niet geprikkelde spier vormen deze elementen met elkaar dus niet een volledig samenhangend stelsel.

Jordan wees op het biologische belang van de recovery bij de handhaving van den vorm van het dier. ([23], blz. 8, pl. I; [27] blz. 483, fig. 29).

Komt een *Metridium*, die vastzit op een niet horizontalen ondergrond, bij eb boven water, dan rekt hij door zijn eigen zwaarte steeds verder uit, daar zijn gewicht niet meer grootendeels gecompenseerd wordt door den opwaartschen druk van de omringende vloeistof. Zoodra nu het water terugkomt krijgt het dier zijn ouden vorm terug. Bij de experimenteele nabootsing van de voorwaarden is het gedrag van het dier zeer goed na te gaan. Hangt men een steen, waarop een *Metridium* zit, buiten het water op met het dier naar beneden en brengt men na verloop van tijd voorzichtig een bak met water onder het langgerekte dier, dan ziet men, dat het zich verkort, naarmate men het waterniveau laat stijgen. Dit terugtrekken is duidelijk te onderscheiden van een normale contractie, die meer abrupt verloopt, en bovendien niet op deze wijze de stijging van het waterniveau volgt.

Het is van belang erop te wijzen, dat bij deze natuurlijke verkorting een volledig herstel van de oude lengte wordt bereikt. Waarschijnlijk vindt het natuurlijke lengteherstel voor het grootste deel plaats door de passieve recovery, terwijl aanvullende actieve processen de fijnere aanpassingen tot stand brengen. Dit vraagstuk zou echter nog nader moeten worden onderzocht.

Bij de recovery zien wij, hoe *Metridium*, in een natuurkundig mechanisme een waarborg heeft voor de (gedeeltelijke) terugkeer tot zijn ouden vorm. Dat wij inderdaad met een natuurkundig mechanisme te doen hebben en niet met een reflex-regeling daarop wijzen recovery-proeven met rubber, verricht door M a s. [29], blz. 15: ook hier namelijk kan men de zelfde verschijnselen te voorschijn roepen.

De slipfactor.

Door de recovery-proef werd het bestaan van een slipfactor aangetoond, en hiermee werd bewezen, dat de spier in rust zich niet als één samenhangend elastisch stelsel gedraagt. (Zie ook blz. 95).

Men zou tegen de bewijskracht van de proef het volgende kunnen opmerken: nu de sterke invloed is gebleken, die de uitwendige wrijving heeft op de grootte van de recovery, is de vraag gewettigd, of niet met

een nog verder verbeterde techniek een volledige recovery te krijgen ware. Dit des te meer, omdat bij verkorting onder natuurlijke omstandigheden de relaxatie niet te voorschijn treedt.

Wat dit laatste betreft kan worden opgemerkt, dat in dit geval de aantoonbaarheid van de relaxatie ook niet te verwachten is: onder natuurlijke omstandigheden zal het dier in ieder geval over middelen beschikken om zijn normalen vorm te herstellen, waarbij zoo noodig een eventueel opgetreden relaxatie zal worden gecompenseerd.

Ook de eerste bedenking is te ondervangen. Indien onze interpretatie van de recovery-proef juist is, moet als gevolg van de rekking zowel recovery als relaxatie optreden. Beide verschijnselen hebben echter een verschillende oorzaak: voorwaarde voor de recovery is de lengtevermeerdering tijdens de rekking, voorwaarde voor de relaxatie is de verhoogde spanning tijdens de rekking. Door aan het eind van de rekking de rem te zetten op de draad van de spier naar den schrijver, kunnen wij de lengtevermeerdering stilzetten en de spanning doen voortduren. Indien de onvolledige recovery inderdaad door relaxatie is veroorzaakt, zal deze relaxatie tijdens de rempauze nog grooter worden; in het tegengestelde geval zal de recovery door de pauze niet worden veranderd.

Proef¹⁾.

Een spier met een permanent gewicht van 2 G. wordt met 30 G. getrekt gedurende 10 minuten. Daarna wordt de reklast plotseling weggenomen. Na een rusttijd van 17 minuten wordt de proef herhaald. Vóór het wegnemen van de 30 G. wordt nu echter 50 minuten de rem op de trekdraad gezet. De spier is dus gedurende de rempauze onttrokken aan den invloed van den last, doch kan zich niet verkorten. Na 50 minuten wordt de rem geopend, nadat de reklast is weggenomen (fig. 7, tabel 1).

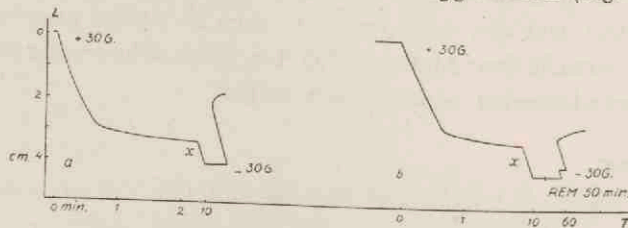


Fig. 7.

Relaxatie (slippen)

- a. Na de rekking wordt de last weggenomen.
- b. Rempauze vóór het wegnemen van den last.
- x: Trommel staat stil.
- C 19 I en II.

¹⁾ Vgl. Jordan [27], blz. 523.

Tabel 1.

Relaxatie (slippen).

Hoe grooter rempauze, des te kleiner verkorting na ontlasting.

Nr. kromme	Snelle verkorting na wegnemen rekgewicht			
	zonder rempauze	rempauze 20 min.	rempauze 50 min.	rempauze 300 min.
C 17 III en IV	24 m.M.	16 m.M.		
C 19 I en II (fig. 17)	20 „		11 m.M.	
C 19 III en IV	22 „			7 m.M.

Inderdaad blijkt de relaxatie na de rempauze grooter te zijn.

Dat hier de verkorting met de eenvoudige techniek bepaald werd, en dus niet de volledige recovery werd gemeten, is van geen belang, daar beide proeven onder de zelfde omstandigheden werden genomen.

Het optreden van een relaxatie tijdens de rempauze illustreert bijzonder goed de discontinuïteit van de spierstructuur: relaxatie beteekent het verdwijnen van elastische spanning. Elastische spanning kan alleen verdwijnen, wanneer de elastische elementen zich kunnen verkorten. Gedurende de rempauze zijn de uiteinden van de spier echter gefixeerd. In dit geval is verkorting alleen mogelijk, wanneer de verbindingen tusschen de elastische elementen slippen.

De remfactor.

De recovery-proef toonde indirect het bestaan aan van den remmenden invloed der plastische massa: Voorzoover de plastische rekking niet op verschuiving der elastische elementen berust, moet zij worden opgevat als een gemaskeerde (dus geremde) elastische rekking.

Met de volgende methode kan de dempende invloed der plastische massa op de elastische vormveranderingen rechtstreeks worden aangetoond. (Vergelijk G a s s e r-H i l l [14], besproken op 95).

P r o e f.

De trekdraad van de spier (in de verticale spierhouder) wordt bevestigd aan een isometrischen schrijver (blz. 14). Het „vaste ophangpunt” van de spier wordt nu met behulp van een schroefstatief zoo ver omlaag gedraaid, dat de spanning, waarmee de spier aan den elastischen schrijver trekt, groot genoeg is. Behalve de spierspanning, die door den isome-

trischen schrijver wordt opgeteekend, wordt ook de beweging van het „vaste punt” geregistreerd, zoodat zoowel het verloop van de lengte als van de spanning zijn af te lezen. Na eenigen tijd wordt het „vaste punt” snel zoo ver teruggedraaid, dat de spanning juist verdwenen is. Zoo noodig wordt dit nog eens herhaald (fig. 8).

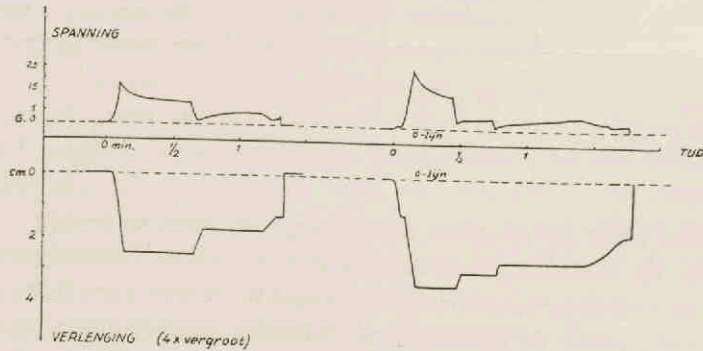


Fig. 8.

De verandering van de spanning bij plotselinge lengteverandering (isometrische schrijver).

K 14 V en VII.

Dadelijk na de verplaatsing van het „vaste punt” blijkt de spanning niet zoo te zijn, als met het nieuwe evenwicht¹⁾ overeen komt: Onmiddellijk na de verlenging valt de spanning af, hoewel het „vaste punt” nu op zijn plaats blijft, onmiddellijk na de verkorting groeit zij aan, tot in beide gevallen eerst na eenigen tijd de nieuwe eindtoestand is bereikt. Na de verlenging is dus de spanning aanvankelijk te groot, na de verkorting te klein voor het nieuwe evenwicht.

De verklaring is als volgt: bij de snelle verlenging worden de elastische elementen in het aannemen van de grootere lengte geremd door de plastische massa. In de eerste oogenblikken na de vormverandering bezit de spier dus een kleinere lengte, dan wanneer de elastische elementen zich onmiddellijk hadden kunnen aanpassen. Dientengevolge bezit de schrijverhefboom momenteel een grootere spanning, dan met het evenwicht overeen komt. De tegenspanning in de spier wordt niet alléén geleverd door de elastische elementen, daar immers door de plastische rem-

¹⁾ Van evenwicht spreken wij hier slechts ter vereenvoudiging. In werkelijkheid vindt door de spanning van den schrijver een langzame rekking van de spier plaats, die ons echter in dit verband niet interesseert.

ming hun lengte en dus ook hun spanning nog te klein is. De rest van de tegenspanning in de spier wordt dus geleverd door de plastische massa. Deze rekt hierdoor uit, terwijl de elastische elementen gelegenheid krijgen de passende lengte aan te nemen. Door deze uitrekking van de spier daalt echter de spanning van den schrijver, zoodat deze bij het bereiken van het evenwicht lager is dan aan het begin.

Bij een snelle verkorting van de spier zijn de elastische elementen door de plastische remming evenmin in staat de vormverandering onmiddellijk te volgen. De tegenwerkende kracht, die zij anders zouden uitoefenen op de gespannen schrijverhefboom, wordt nu gedeeltelijk gebruikt voor het overwinnen van den plastischen weerstand, zoodat het stelsel spier-schrijver aanvankelijk een kleinere spanning bezit, dan met de nieuw verkregen lengte overeen komt. De plastische weerstand wordt echter geleidelijk overwonnen, waardoor de elastische elementen de passende verkorting bereiken en het stelsel spier-schrijver de daarbij behorende spanning aanneemt.

Dat wij hier inderdaad met een natuurkundig en niet met een biologisch verschijnsel te doen hebben, blijkt, wanneer wij bij deze proeven het gedrag van de spier met dat van een reepje plastische rubber vergelijken.

Proef.

De spier wordt onder spanning gebracht, als in de vorige proef. Dadelijk nadat de spanning is bereikt, wordt geremd gedurende 1 minuut. De proef wordt herhaald met een reepje rubber („F. L. crêpe 381”), lang 445 m.M., breed 128 m.M., dik 0.95 m.M., niet ge vulcaniseerd, 30 minuten lang geplasticiseerd (fig. 9).

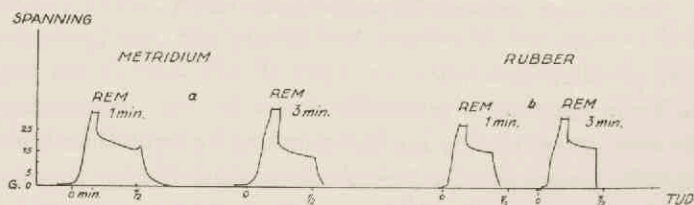


Fig. 9.

Rempauze bij isometrische registratie.

a. Metridiumspier.

b. Reepje rubber.

K 15.

In beide gevallen treedt na de pauze een duidelijk steil traject op. Het ontstaat, doordat de spanning in het begin te hoog stijgt en ten deele ook door relaxatie.

Proef.

De spier wordt plotseling onder spanning gebracht op de manier van de vorige proef. Na eenigen tijd wordt het „vaste punt” weer zoo ver omhoog gebracht, dat de spanning is verdwenen. De proef wordt herhaald met een reepje plastische rubber (fig. 10).

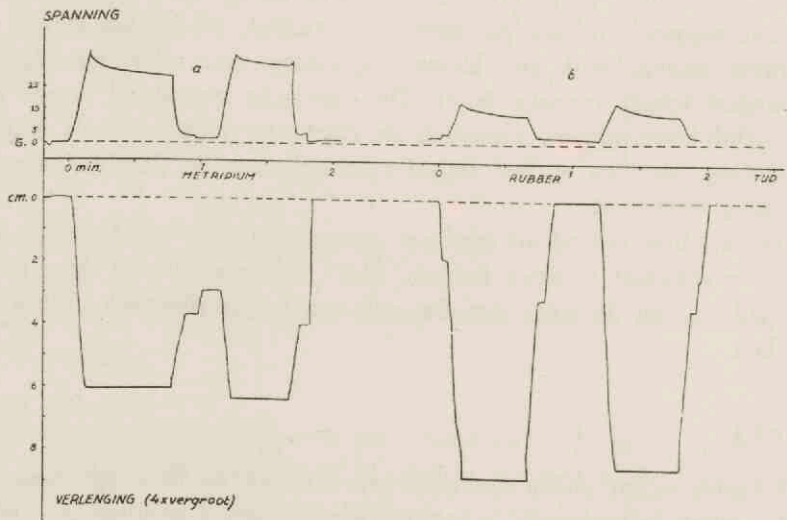


Fig. 10.

Vergelijking van het spanningsverloop bij plotselinge lengteverandering bij spier en rubber (isometrische schrijver).

- a. Meridiumspier.
 - b. Reepje onge vulcaniseerde, geplasticeerde rubber.
- K 13.

In beide gevallen zien wij:

1. de beginspanning is te groot;
2. de verkorting, noodig om de spanning te neutraliseeren is kleiner dan de verlenging om hem te doen ontstaan.

Uit deze proeven met isometrische registratie blijkt dus, dat de elastische vormveranderingen van de niet geprikkelde Meridiumspier geremd worden, op de zelfde wijze als dit bij geplasticeerde rubber geschiedt.

De stuwing.

Proef.

Een spier, gestrekt door een gewicht van 2 G., wordt belast met 6 G. Na 5 minuten wordt deze last verwijderd. Na een rustpauze wordt de schrijver op zijn beginpunt teruggebracht en wordt de rekking herhaald met 19 G. (fig. 11).

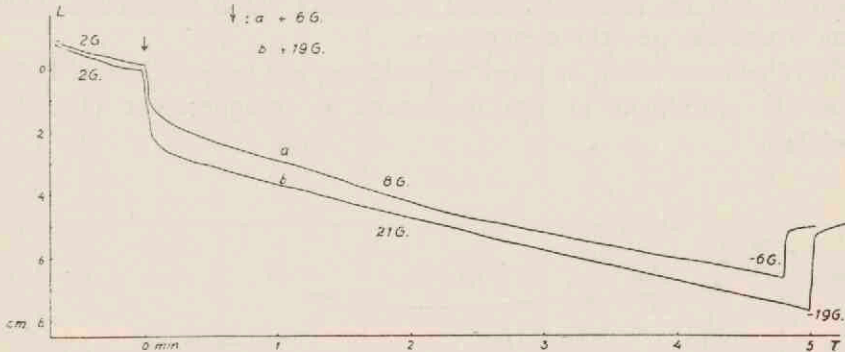


Fig. 11.

Rekking van de zelfde spier bij lagen en hoogen last.
L 35.

Vergelijken wij de rekking bij hoogen last en bij lagen, dan vinden wij, dat bij hoogen last weliswaar de elastische rekking grooter is, doch dat het verdere deel van beide rekkingskrommen vrijwel evenwijdig loopt. Daar wij bij een hooger last ook een snellere plastische rekking zouden verwachten, moeten wij naar een tegenwerkenden factor zoeken, die des te sterker werkt, naarmate de last grooter is.

Als oorsprong van den plastischen weerstand beschouwen wij de verplaatsingen der deeltjes van de spier ten opzichte van elkaar. Nu kunnen wij ons voorstellen, dat bij een snelle vormverandering de deeltjes niet vlug genoeg uit den weg kunnen, zoodat er ophoopingingen ontstaan, waardoor stuwingen optreden. Deze stuwingen zullen des te grooter zijn, naarmate de vormverandering sneller geschiedt. Voor de beoordeeling van de plastische remming moeten wij dus een middel zoeken om den weerstand, die optreedt bij het langs elkaar schuiven, te scheiden van den stuwingsweerstand. Wij zoeken dit middel in de rempauze. Onttrekken wij in den loop van de rekking de spier voor eenigen tijd aan het gewicht

door een rem op de trekdraad, dan ondervindt de schuifweerstand hiervan geen invloed. Wel echter de stuwingsweerstand. De stuwingsimmers heeft in den tijd, dat het gewicht niet werkt, gelegenheid zich te vereffenen. De proef wordt als volgt ingericht:

Proef.

35 uur na het praepareeren wordt de spier belast met 5 G. Na 5 minuten wordt de rekking onderbroken door een rempauze. Na 40 minuten wordt de rem los gemaakt, zoodat de rekking wordt voortgezet. Tenslotte wordt het gewicht weggenomen.

Na 12 minuten wordt de proef herhaald met een rekgewicht van 30 G., nadat de schrijfpunt in zijn beginstand is teruggebracht (fig. 12, tabel 2a).

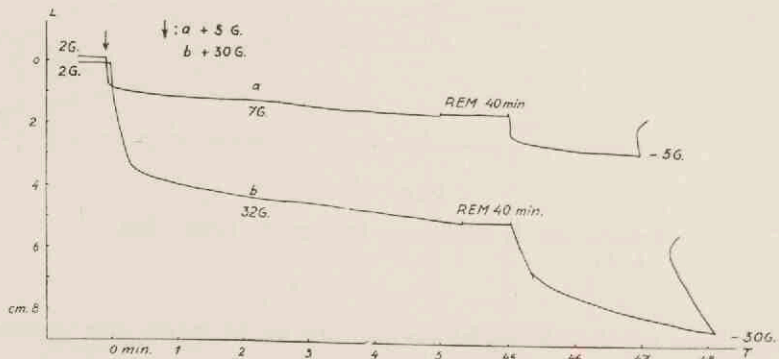


Fig. 12.

Stuwingseffect bij rekking.

- a. Lage last.
- b. Hooge last.

F 3 II.

Inderdaad vinden wij:

1. voor de rempauze verloopt de plastische rekking bij hoogen en bij lagen last vrijwel even snel.
2. na de rempauze is de rekking bij hoogen last aanmerkelijk sneller dan bij lagen.

Tijdens de rempauze in de rekking met hoogen last is dus meer stuwingsweerstand aanwezig geweest dan bij die met lagen last. Ook bij lagen last trad stuwingsweerstand op, want ook hier verloopt de rekkingskromme na de rempauze steiler dan daarvoor. (Het zeer steile stuk da-

Tabel 2.

Stuwingseffect bij rekking.

- a. Hoe hoger last, des te meer effect heeft een rempauze op de steilheid van de rekkingskromme.
 b. Bij een spier in contractuur ontbreekt de stuwung.

Nr. kromme	Tijd na praeparatie	Belasting	Verlenging tijdens de	
			2e minuut voor de rempauze	2e minuut na de rempauze
a. F 3 II (fig. 12)	35 h.	5 G.	1,5 m.M.	1 m.M.
		30 ..	2 ..	7 ..
F 4 II	35 ..	5 ..	1 ..	1,5 ..
		30 ..	1 ..	5 ..
b. F 2 I	1½ h.	5 G.	1 m.M.	1 m.M.
		30 ..	1 ..	1 ..
F 1 II	1½ ..	5 ..	0.5 ..	0.7 ..
		30 ..	0.7 ..	0.2 ..

delijk na het losmaken van de rem blijft buiten beschouwing, daar hier elastische verschijnselen een groote rol spelen).

Bij de beoordeeling van den invloed der plastische massa in de spier hebben wij dus naast den slipfactor en den remfactor nog met een derden factor rekening te houden, die wij den *stuwingsfactor* zullen noemen.

Deze stuwingsfactor is evenredig met de *snelheid* der vormverandering, in onze proef dus met de grootte van het deformerende gewicht.

De stuwingsverschijnselen hebben rechtstreeks beteekenis voor het dier: zij vormen een bescherming tegen overmatige rekking. Hoe effectief deze bescherming is, blijkt uit onze proef; op den duur geeft de spier aan den grooten last vrijwel niet sterker mee dan aan den kleinen.

Zeer belangrijk is het feit, dat ook dit verschijnsel, van zoo groote biologische beteekenis voor het dier voor de handhaving van zijn vorm, be-

rust op een fysisch mechanisme: bij rubber kunnen wij volkomen vergelijkbare stuwingsverschijnselen terugvinden.

Proef.

Een reepje plastische rubber (voor bijzonderheden zie blz. 29) werd gerekt met 40 G. gedurende 30 minuten. Na een rempauze van 60 minuten werd de rekking voortgezet. Nadat de schrijfpunt op zijn oude plaats was teruggebracht, werd de proef herhaald met een rekgewicht van 55 G. (fig. 13, tabel 3).

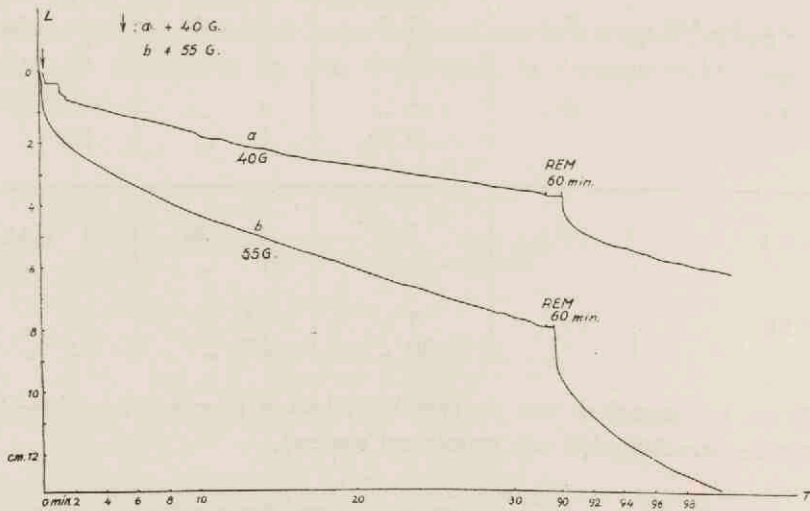


Fig. 13.

Stuwingseffect bij rekking van rubber.

- a. Lage last.
 - b. Hooge last.
- F 3 A I.

Tabel 3.

Stuwingseffect bij rubber.

Nr. kromme	Belasting	Verlenging	
		6-2 min. voor de rempauze	2-6 min. na de rempauze
F 3 A I (fig. 13)	40 G.	3 m.M.	6 m.M.
	55 ..	6 ..	13.5 ..

Wij vinden de zelfde stuwingsverschijnselen als in de overeenkomstige proef bij *Metridium*.

1. Vóór de rempauze is er weinig verschil in de snelheid der plastische rekking bij hoogen en bij lagen last.
2. Na de rempauze is de rekking bij hoogen last duidelijk sneller dan bij lagen. Toch is ook bij lagen last de rekkingsnelheid na de rempauze vergroot.

Er is echter één verschil met de *Metridium*spier: hoewel de stuwingsverschijnselen bij de rubber onmiskenbaar aanwezig zijn, treden ze toch in mindere mate op. Ondanks het kleinere verschil tusschen hoogen en lagen last loopen de rekkingskrommen vóór de rempauze toch verder uiteen dan bij de *Metridium*spier. Wij zouden dit verschil in gedrag als volgt kunnen uitdrukken:

De *Metridium*spier heeft een grootere *stuwingsconstante* dan de gebruikte plastische rubber.

Wij zullen later vinden, dat ook in vergelijking met andere spieren (b.v. *Helix*, blz. 84) de stuwingsconstante van de *Metridium*spier groot is.

Dat de stuwingsverschijnselen inderdaad voor rekening komen van de plastische krachten en niet van elastische, kunnen wij aantoonen door de proef te herhalen met een *Metridium*spier, die zich in een anderen toestand bevindt. In de eerste uren na het praepareeren verkeert de spier in een zgn. contractuur: in dezen toestand is hij aanhoudend gecontraheerd, en staan zijn elastische eigenschappen sterk op den voorgrond.

Wij nemen de proef met een spier kort na het praepareeren.

Proef.

1½ uur na het praepareeren wordt de spier met 5 G. belast. Na een rekking van 10 minuten wordt geremd. Na 38 minuten wordt de rem losgemaakt. Tenslotte wordt het gewicht verwijderd.

De proef wordt herhaald met een rekgewicht van 30 G., nadat de schrijfpunt in zijn beginstand is teruggebracht (fig. 14, tabel 2b).

Na het elastische meegeven treedt weinig rekking meer op. De geringe verlenging, die optreedt, is bij hoogen en lagen last gelijk. Een rempauze brengt hierin geen verandering: voor en na de pauze is de helling van de rekkingskromme gelijk.

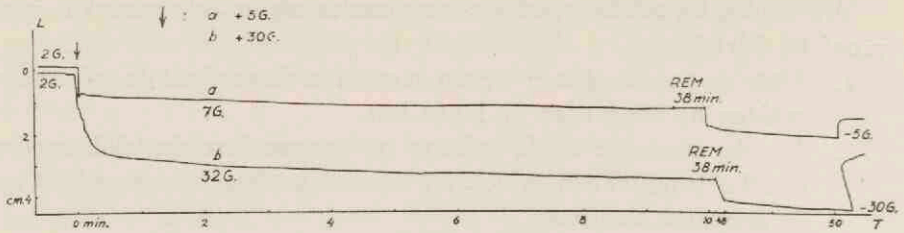


Fig. 14.

Het ontbreken van stuwung bij de rekking van een spier in contractuur.

- a. Lage last.
b. Hooge last.
F 2 I.

Jordan gebruikte bij het beschrijven van de stuwingsverschijnselen in de spier het beeld van den sneeuwplieg. Ook daar veroorzaakt een snellere voortbeweging een grooteren weerstand, doordat de sneeuw, die niet zoo snel ontwijken kan, zich sterker ophoopt. Deze weerstandsverhoging gaf Jordan daarom den naam van „sneeuwpliegeffect” ([23], blz. 9).

Uit de voorgaande proeven is gebleken, dat er tijdens de rekking van de Metridiumspier een tegenwerkende kracht optreedt, die gedurende een rempauze verdwijnt („stuwung”). Bij geplasticieerde rubber treedt volkomen het zelfde verschijnsel op, zij het in minder sterke mate.

DE SPIERCONTRACTIE.

In het voorgaande hebben wij het verband leeren kennen tusschen de deeltjes van de niet geprikkelde spier. Wij hebben gezien, dat zoowel elastische elementen als plastische massa een rol spelen, en wij hebben hun wisselwerking nagegaan.

Nu wij het verband in de rustende spier kennen, komen wij toe aan onze eigenlijke vraag: „hoe verandert dit verband bij de contraheerende spier: hoe komt de contractie tot stand?”

De contractie is in zekeren zin het tegengestelde proces van de rekking.

Er zijn twee manieren, waarop een rekking tot stand kan komen: door een langer worden van de elastische elementen en door een uiteenschuiven van de deeltjes der plastische massa. Evenzoo kunnen wij ons twee manieren voorstellen, waarop een contractie tot stand kan komen: door een korter worden van de elastische elementen en door een actief ineenschuiven van de deeltjes der plastische massa.

Nu doet zich de moeilijkheid voor, dat bij de beoordeeling van de contractie de criteria voor plastisch en elastisch ons volkomen in den steek laten. Dit komt omdat de begrippen plastisch en elastisch physische begrippen zijn, gewonnen met behulp van een passief proefstelsel: Oppervlakkig mag een zich samentrekkende spier doen denken aan een gespannen elastiek, in wezen is hij er niet mee te vergelijken. Bij het elastiek is de spanning de uiting van het verzet tegen een vormverandering, bij de spier is de spanning juist de uiting van de vormverandering zelf. Bij het elastiek ontstaat de spanning door den drang van de deeltjes naar hun *oude* plaats, bij de spier juist door den drang naar een *nieuwe* plaats.

Rechtstreeks kunnen wij dus niet uitmaken of de drang van de deeltjes naar een nieuwe plaats bij de contractie een verkorting beteekent van de elastische elementen, of een actief ineenschuiven van de deeltjes der plastische massa of een mengsel van beide. Wij zullen dus een indirecten weg moeten zoeken.

Dezen indirecten weg vinden wij naar aanleiding van de volgende redeneering. Zoodra het actieve contractieproces is afgelopen, zijn de begrippen „plastisch” en „elastisch” weer van toepassing. Aan den top van de contractie hebben wij dus een toestand, welken wij rechtstreeks kunnen vergelijken met dien van de rustende spier, maar die daarvan toch verschilt tengevolge van de contractie, welke daaraan vooraf ging. Uit deze verschillen zullen wij iets kunnen leeren, omtrent den aard van de contractie, die ze teweeg gebracht heeft.

Onze taak is dus nu den toestand te onderzoeken van de spier, nadat de contractie is afgelopen, doch voordat de rusttoestand is teruggekeerd, met andere woorden de herstelfase van de contractie of het traject van de decresciente der contractiekromme.

DE DECRESCENTE.

Wanneer deeltjes in elastisch verband zich buiten hun evenwichtstoestand bevinden, dan keeren zij bij herstel van den ouden toestand terug naar hun oude plaats.

Bij deeltjes in plastisch verband is van een vaste plaats geen sprake, zoodat een terugkeer naar den uitgangstoestand uitblijft.

Het ligt voor de hand, dat wij na een contractie de zelfde verschillen zullen vinden bij een terugkeer tot den ouden toestand; een elastische contractie zal gevolgd worden door een *spontane verslapping*, terwijl na een plastische contractie de verkorting gehandhaafd zal blijven. In dat geval kunnen wij dus aan de herstelfase den aard van de contractie herkennen, die eraan vooraf ging.

Ons doel moet dus zijn, na te gaan, in hoeverre tijdens de decresciente een spontane verslapping optreedt. Vinden wij zoo'n verslapping, dan kunnen wij aannemen, dat de contractie elastisch is. Vinden wij, dat zoo'n verslapping niet bestaat, dan mogen wij van een plastische contractie spreken.

Wanneer wij den last van de spier wegnemen, nadat de contractietop is bereikt, treedt er over het algemeen geen verlenging op.

Hieruit mogen wij echter niet besluiten, dat de contractie plastisch is. Het uitblijven van een verlenging kan namelijk twee oorzaken hebben:

- a. de spontane verslapping ontbreekt.
- b. de spontane verslapping is „gemaskeerd”, d.w.z. zij treedt weliswaar

op, doch zij komt niet tot uiting in een verlenging, omdat de plastische elementen in de spier een te grooten weerstand bieden tegen verplaatsing.

Laten wij den last, die tijdens de contractie gedragen is, staan, wanneer de top bereikt is, dan wordt de contractie wel door een verlenging gevolgd.

Ook hieruit echter kunnen wij geen conclusies trekken, omtrent den aard van de contractie, want ook deze verlenging kan op twee verschillende manieren zijn tot stand gekomen. Het gewicht kan de spier namelijk:

- a. *strekken*; d.w.z. een reeds aanwezige, spontane verslapping tot uiting brengen;
- b. *rekken*; d.w.z. zelf de oorzaak zijn van de lengteverandering van de spier.

Er is echter nog een derde weg, die reeds door Jordan [23] werd gekozen. Wij kunnen de spier in de herstelfase tijdelijk aan den invloed van het gewicht onttrekken. Gedurende deze pauze zal een eventueele spontane verslapping ongehinderd doorgaan, terwijl daarentegen de rekking door den last onderbroken zal zijn. Na de pauze zal onder invloed van het gewicht de rekking zich ongewijzigd voortzetten, terwijl een eventueele spontane verslapping, welke in dien tijd heeft plaats gehad, zich zal uiten in een snelle strekking van de spier, dus in een steil traject van de rekkingskromme.

Op twee manieren kan de spier onttrokken worden aan den invloed van den last:

- a. door een rem op de draad tusschen spier en last.
- b. door wegnemen van het gewicht.

De rempauze.

Proef.

De spier, die belast is met 2 G., wordt geprikkeld¹⁾. Zoodra de contractie merkbaar over zijn hoogste punt heen is, wordt de rem gezet op de draad van de spier naar den schrijver. Na $\frac{1}{4}$ minuut wordt de rem plotseling geopend. Telkens na een rustpoos wordt de proef eenige malen herhaald.

¹⁾ Tenzij anders wordt vermeld, geschiedt de prikkeling steeds met faradischen stroom uit een inductieklos gedurende 5 seconden, in alle besproken proeven.

Dan wordt de zelfde proef gedaan met langere rempauzen, van $\frac{1}{2}$, 1, 3, 10, 30 en 45 minuten (fig. 15, tabel 4).

De resultaten zijn de volgende:

1. Steeds wordt de rempauze gevolgd door een steil traject in de decrescente.
2. Dit steile traject reikt niet tot de abscis van de contractie-kromme.
3. In de eerste drie minuten neemt de lengte van het steile traject toe met den duur van de pauze.
4. Bij langere pauzen (10, 30 en 45 minuten) is het steile traject over het algemeen niet grooter.

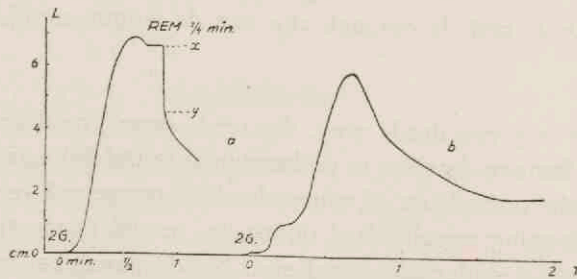


Fig. 15.

Rempauze aan den contractietop.

a. Proef.

b. Contrôle, zonder rem.

xy: Het „steile traject”.

L 21 IV, L 20 I.

Tabel 4.

De invloed van den duur der rempauze aan den contractietop op het steile traject, dat daarop volgt.

Nr. kromme	Steile traject, uitgedrukt in % van de contractiehoogte						
	Rempauze $\frac{1}{4}$ min.	Rempauze $\frac{1}{2}$ min.	Rempauze 1 min.	Rempauze 3 min.	Rempauze 10 min.	Rempauze 30 min.	Rempauze 45 min.
D 4, 5, 6	9 %	20 %	54 %	60 %	55 %	70 %	48 %
	19 „	26 „	60 „	70 „	58 „	125 „	53 „
	23 „	35 „		74 „			129 „
	29 „	38 „					
	30 „	38 „					

Enkele gevallen maken hierop een uitzondering: het steile traject is hier veel grooter dan normaal. Hoewel deze gevallen alleen werden gevonden bij langere rempauzen, wordt de lengte van het steile traject hier toch niet door den pauze-tijd bepaald: zoowel bij 10 als bij 45 minuten pauze kwamen zij voor.

Waarschijnlijk hebben wij hier met een lengteverandering van de spier te maken buiten de contractie om. Ook in de niet geprikkelde spier treden naar onze ervaring zulke lengteveranderingen af en toe op. Voor deze verklaring spreekt, dat in deze gevallen het steile traject tot onder de abscis kan reiken, terwijl de lengte ervan onafhankelijk is van den duur van de rempauze. Dit is niet in strijd met het feit, dat het verschijnsel bij korte pauzen niet werd gevonden: de kans voor het optreden van dit vrij langzame proces is dan veel geringer.

Hoe groot de eventueele verslapping is, leert ons de rempauze niet. In de eerste plaats, omdat een deel van het steile traject door relaxatie en afvloeiing kan zijn veroorzaakt, doch ook, omdat de snelle verlenging van de spier gedurende het steile traject een stuwingsweerstand oproept, die de verdere strekking remt. Fig. 16 geeft hiervan een voorbeeld. In fig. a werd de decrescence van de contractie door een uiterst geringe spontane contractie iets geremd, wat blijkt uit de kleine oneffenheid in het verloop. Hierdoor werd de snelheid van de verlenging gebroken en dientengevolge ontstond er geen stuwung. In fig. b vond de verlenging ongehinderd plaats. Tengevolge van de snelle verlenging trad echter een sterke stuwingsweerstand op.

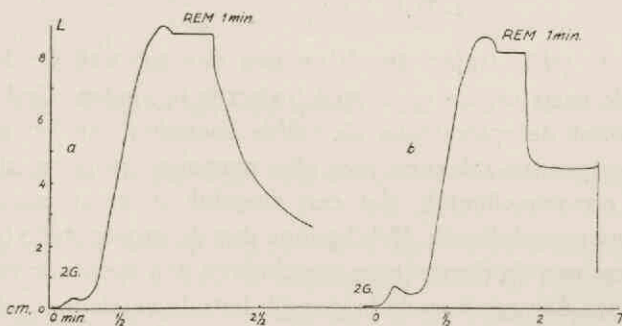


Fig. 16.

Stuwung als beperkende factor van het steile traject.

- a. Snelheid tijdens decrescence gebroken door zeer lichte spontane contractie: geen stuwung.
 - b. Snelheid ongebroken: stuwung.
- L 20 IV en III.

Op een andere wijze is echter de spontane verslapping duidelijk aan te tonen, terwijl tevens haar aandeel in de decrescente na te gaan is. Wij lasschen hiertoe in plaats van een rempauze aan den top verschillende pauzen in den loop van de decrescente in, van korten duur.

Proef.

Een spier, belast met 2 G. wordt geprikkeld. Vier maal wordt in den loop van de decrescente een rempauze van $\frac{1}{2}$ minuut ingeschakeld (fig. 17).

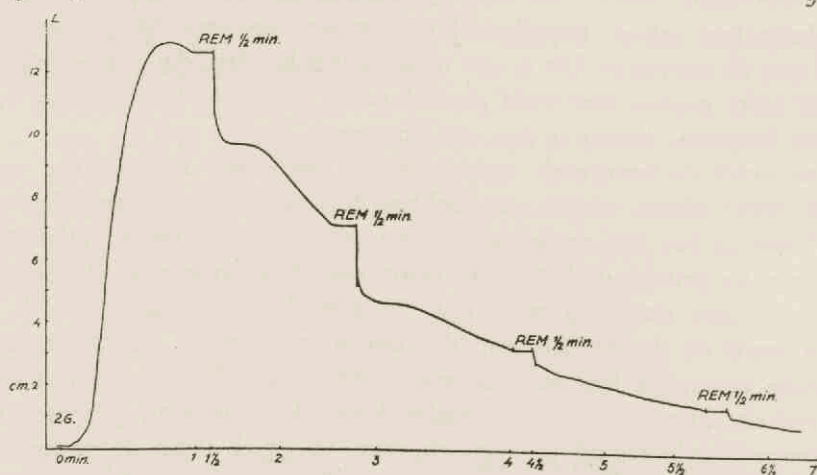


Fig. 17.

Rempauzen tijdens de decrescente.
L 21 I.

Het grootste steile traject treedt op aan den top van de decrescente, terwijl aan de basis vrijwel geen steil traject is te vinden. Gedurende alle rempauzen staat de spier onder de zelfde spanning van het rekgewicht, zoodat een eventueele relaxatie voor elke rempauze gelijk zal zijn. Verder is het zeer onwaarschijnlijk, dat een mogelijk ontstane stuwingsweerstand zoo snel zou afvloeien. Wij kunnen dus de groote steile trajecten in het eerste deel van de decrescente toeschrijven aan spontane verslapping.

Tevens blijkt dan een tweede belangrijk feit: de verslapping doet slechts zijn invloed gelden in het eerste deel van de decrescente: het laatste, basale, deel is een vrijwel zuivere rekkingskromme.

De verslapping blijkt niet altijd even snel te beginnen. Hoewel de eerste rempauze steeds eerst werd ingelascht, wanneer de contractietop

duidelijk was overschreden, vertoonen toch de resultaten van de pauzen van $\frac{1}{4}$ minuut een groote strooiing (zie tabel 4, kolom 1).

Een voorbeeld van een sterk vertraagde verslapping toont fig. 18. De contractie van fig. a geeft na een rempauze van $\frac{1}{4}$ minuut aan den top van de decrescente een steil traject van 40 m.M., de contractie van fig. b, die dadelijk op de eerste volgde, slechts een steil traject van 2 m.M. In dit geval zet de verslapping echter later door, wat blijkt bij een tweede pauze in het midden van de decrescente: steil traject 18 m.M. In het normale geval levert een tweede pauze een kleiner traject dan de eerste (zie fig. 17).

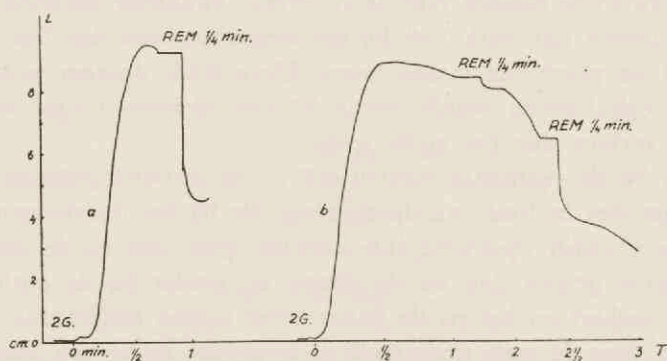


Fig. 18.

Vertraagde verslapping.

- a. Verslapping normaal.
 - b. Verslapping treedt eerst op in den loop van de decrescente.
- L 22 I en II.

Samenvattend kunnen wij dus zeggen, dat de rempauze ons het volgende leert:

1. Gedurende de herstelfase van de contractie treedt er een spontane verslapping op.
2. Deze spontane verslapping is echter niet verantwoordelijk voor de geheele decrescente: door de verslapping wordt de lengte van vóór de contractie niet volkomen bereikt, doch er blijft een verkorting bestaan, die slechts door een rekking kan worden ongedaan gemaakt.

Hieruit blijkt, dat er tijdens de contractie tevens een ineen-schuiving van de plastische massa plaats vindt; ook bij de contractie vinden wij dus een wisselwerking tusschen elastische elementen en plastische massa.

De ontlastingspauze.

De tweede manier, om de spier aan den invloed van den last te onttrekken, is het wegnemen van het gewicht. Voor het aantoonen van een verslapping is het om het even, welk van beide wegen wordt gevolgd. Wat echter de begeleidende verschijnselen betreft, is het wel degelijk van invloed welke methode wordt toegepast.

Bij de rempauze moesten wij rekening houden met de relaxatie. Bij de ontlastingspauze komt de relaxatie niet voor, omdat de spier zich vrij kan verkorten. De elastische elementen hoeven hun spanning dus niet te vereffenen door uitrekking van de plastische massa.

In tegenstelling met de rempauze hebben wij bij de ontlastingspauze echter rekening te houden met de recovery. Wanneer namelijk de elastische elementen zich verkorten bij het wegnemen van den last, schuiven ze daarbij de plastische massa ineen. Deze biedt daarom, wanneer de last weer opgehangen wordt, reeds bij een kleinere lengte weerstand. Recovery verkort dus het steile traject.

Evenals bij de rempauze moeten wij bij de ontlastingspauze rekening houden met den invloed van de stuwung, die bij het doorloopen van het steile traject wordt opgewekt. De stuwung doet zich na de ontlastingspauze sterker gelden dan na de rempauze, omdat bij de ontlasting de spier zich verkort en het na de pauze af te leggen traject dus langer is. Bovendien staat de spier gedurende de rempauze onder een zekere spanning, gedurende de ontlastingspauze niet, zoodat de spanningsprong aan het eind van de pauze in het laatste geval grooter is.

De methode der ontlastingspauze heeft boven die van de rempauze het voordeel, dat het optreden van spontane contracties tijdens de pauze is te controleeren, wat bij de rempauze niet mogelijk is. Daar spontane contracties vrij dikwijls optreden, verliezen vooral langere rempauzen veel van hun betrouwbaarheid.

Wanneer wij, nadat de contractietop is bereikt, de spier volledig ontlasten, blijft over het algemeen een decresciente uit. Dit wil nog niet zeggen, dat een spontane verslapping ontbreekt, daar deze gemaskeerd kan zijn door den plastischen weerstand.

Doch ook wanneer wij na afloop van een zekere pauze den ouden last weer aanbrengen, blijkt daarbij zoo veel stuwung te ontstaan, dat het steile traject dikwijls niet tot den contractietop reikt. Ook hieruit kunnen wij dus niets besluiten, aangaande het voorkomen van een spontane verslapping.

Daarom werd dan ook een andere methode gevolgd, waarbij werd uitgegaan van de volgende redeneering: Indien er inderdaad een spontane verslapping optreedt, moet deze zijn aan te toonen met een gewicht van die grootte, dat het door strekking van de spier een reeds aanwezige verslapping zichtbaar maakt, doch daarbij zelf de spier praktisch niet rekt, en dus geen stuwing oproept. De proef werd dus als volgt ingericht:

Proef.

De spier, belast met 5 G., werd geprikkeld. Zoodra de contractie merkbaar over zijn hoogste punt heen was, werd 4 G. van den last weggenomen, zoodat 1 G. als strekgewicht bleef staan. Na een pauze van 2 minuten werd de spier voorzichtig weer belast met de volle 5 G. (fig. 19).

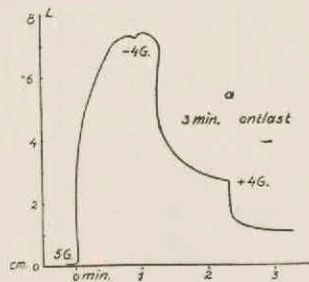


Fig. 19.

Partieele ontlastingspauze aan den contractietop.
D 33 V.

Inderdaad treedt nu onder invloed van het kleine overwicht van 1 G. een duidelijke verlenging op. De snelheid van deze verlenging is te groot, dan dat hij aan een rekking met dezen last kan worden toegeschreven; in het steilste deel 35 m.M. in $\frac{1}{4}$ minuut. Wij hebben hiermee dus de eigenlijke verslapping rechtstreeks aangetoond. Tegen het eind van de pauze neemt de verlenging van de spier bijna niet meer toe. Het steile traject, dat volgt, als weer ten volle wordt belast, is dus grootendeels aan rekking toe te schrijven.

In tegenstelling met de rekking verloopt de verslapping onafhankelijk van den last, dien de spier draagt, en gaat dus in de ontlastingspauze ongehinderd voort. Bij een langere pauze mogen wij dus een grootere strekking verwachten, door het overwicht van 1 G. dan bij een korte.

Inderdaad vonden wij in een aantal gevallen deze paralleliteit (tabel 5).

Tabel 5.

Partieele ontlastingspauze aan den contractietop.

De duur der ontlastingspauze heeft invloed op de grootte der strekking, doch niet op die van het steile traject.

Nr. kromme	Ontlastingspauze (5 G. 4 G.)	Contr. hoogte	Strekking	Steil traject	
D 58, 59	0.5 min.	29 m.M.	0 m.M.	12 m.M.	
		30 ..	0 ..	14 ..	
		29 ..	0 ..	14 ..	
		29 ..	0 ..	14 ..	
	10 ..	26 ..	20 ..	12 ..	
		20 ..	15 ..	11 ..	
		18 ..	14 ..	11 ..	
	0.5 ..	7 ..	0 ..	12 ..	
	D 50 I	0.5 ..	34 ..	3,5 ..	17 ..
			30 ..	3 ..	13 ..
V	10 ..	33 ..	26 ..	6 ..	
D 51 I		30 ..	20 ..	7 ..	

Uit de tabel blijkt het volgende:

1. de grootte van de strekking neemt toe met den duur van de (partieele) ontlastingspauze.
2. de grootte van het steile traject na herstel van den ouden last is van den pauze-tijd onafhankelijk.

Ook dit laatste is te verwachten: de aanwezige verslapping is door het strekgewicht reeds tot uiting gebracht, zoodat wij in het steile traject slechts de rekking zien, telkens door het zelfde gewicht van 4 G.

De paralleliteit tusschen grootte der strekking en duur der pauze is echter lang niet altijd te vinden. Dit is te verwachten: doordat het strekgewicht zoo klein is genomen, zal een geringe verandering in de plasticiteit van de spier de strekking reeds sterk kunnen belemmeren.

Tenslotte toont de spier van fig. 20 een verslapping, zonder dat er sprake kan zijn van een rekking door het overwicht. Het betreft een

spier, die zich vier dagen na het praepareeren nog in goeden toestand bevond. Na dezen langen tijd bleek de plastische weerstand buitengewoon klein te zijn geworden. Voor de proef was het tegenwicht van den schrijver zoo ver verkleind, dat in onbelasten toestand de schrijfpunt nog juist naar beneden liep uit zichzelf. De spier, die een gewicht droeg van 5 G., werd geprikkeld en aan den contractietop totaal ontlast. Ook het overwicht van 1 G. werd dus weggenomen. Hoewel er dus practisch geen gewicht op de spier werkte, vinden wij toch een snelle en aanzienlijke verlenging.

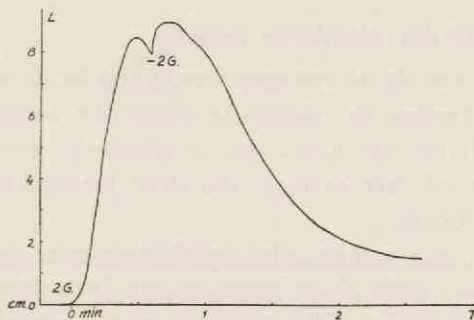


Fig. 20.

Spontane verslapping bij volkomen ontlasting.
L 30.

Uit het bestaan van een spontane verslapping blijkt ons het elastische karakter van de contractie.

Tevens blijkt echter uit onze proeven, dat er bij de contractie ook plastische veranderingen optreden, en wel uit de volgende feiten:

1. Steeds nadert de strekkingskromme (overwicht 1 G.) asymptotisch tot een horizontale lijn, voordat de beginlengte weer is bereikt.
2. Zelfs wanneer na deze strekking weer volledig wordt belast, reikt het daarbij optredende steile traject nooit tot de abscis van de contractiekromme (ook niet in uitzonderingsgevallen, zooals bij de rempauze).
3. De lengte van dit steile traject is niet afhankelijk van den duur van de pauze (tabel 5).

In den loop van de decrescente biedt de spier dus plastischen weerstand bij een kleinere lengte dan vóór de contractie. Wij moeten hieruit opmaken, dat de plastische massa gedurende de contractie ineen is geschoven, (zie verder blz. 49).

De proeven aangaande ontlastingspauze brengen ons dus tot de zelfde slotsom als die omtrent de rempauze: In de decrescente openbaart zich een wisselwerking tusschen elastische elementen en plastische massa.

Wij kunnen hieruit besluiten, dat er ook gedurende de contractie zelf zulk een wisselwerking moet optreden.

DE DEELTJESVERSCHUIVING BIJ DE CONTRACTIE.

De ineenschuiving der plastische massa.

Het onderzoek van de decrescente bracht ons tot de slotsom, dat bij de contractie de verkorting der elastische elementen gepaard gaat met een (actief of passief) ineenschuiven van de plastische massa.

Rechtstreeks wordt het bestaan van deze ineenschuiving aangetoond in de volgende proeven:

Neemt men van een gerekte, niet geprikkelde spier den last weg tot op 1 G., en belast men weer als te voren na een korte pauze, dan wordt de oude lengte niet geheel bereikt en blijft er een geringe verkorting bestaan (recovery en stuwing). Nu kan het gebeuren, dat het wegnemen van den last als een lichte prikkel werkt, waarop de spier met een kleine contractie antwoordt. Wanneer dit het geval is, dan blijkt de overblijvende verkorting, nadat opnieuw is belast, grooter (fig. 21).

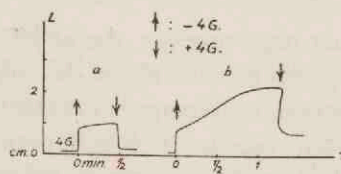


Fig. 21.

Het ineenschuiven der plastische massa bij verkorting der elastische elementen.

a. Verkorting door recovery na ontlasting.

b. Verkorting bij spontane contractie tijdens ontlastingspauze.

D 44.

Hoe hooger nu deze contractie is, des te grooter is de resteerende verkorting (tabel 6).

Tabel 6.

Blijvende verkorting na afloop van de ontlastingspauze bij de gerekte spier.

Verkorting klein bij niet geprikkelde spier, grooter indien tijdens de ontlastingspauze een spontane contractie optrad.

Verkorting evenredig met de hoogte van deze spontane contractie.

Last 5 G. Ontlasting tot op 1 G.					
Nr. kromme	Snelle verkorting bij ontlasting	Verdere verkortingsgedurende de ontlastingspauze (spontane contractie)	Blijvende verkorting na terugkeer tot de oude last	Quotient	
				Blijvende verkorting / Verk. tijdens ontlastingspauze	
D 39	I	6 m.M.	6 m.M.	3 m.M.	0.50
	II	7 "	13 "	8 "	0.61
	VI	8 "	1 ¹⁾ "	0.5 "	0.50
D 44	V	5 "	8 "	5 "	0.62
	VI	7 "	14 "	9 "	0.64
	VII	7 "	2 ¹⁾ "	1 "	0.50

1) Geen spontane contractie: door plastische remming vertraagde verkorting na ontlasting.

Aangezien er gedurende de heele decremente plastische weerstand kan optreden, moet er ook over het heele verkortingstraject een ineenschuiven van de plastische massa kunnen plaats hebben. Dat dit geschiedt kan, is voor de functie van deze vasthoudspier van het grootste belang. Want eerst zulk een volledige ineenschuiving maakt het mogelijk, dat plastische weerstand wordt geboden aan den contractietop, en dat zoo een eenmaal verkregen verkorting oeconomisch wordt gehandhaafd.

Het verloop van de volgende contracties toont het bestaan van deze volledige ineenschuiving nog eens overtuigend aan (fig. 22):

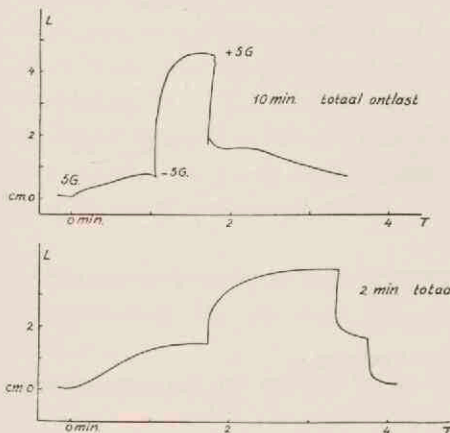


Fig. 22.

Stuwing boven de hoogte van de oorspronkelijke contractietop na totale ontlastingspauze.
D 27 V, D 32 III.

Aan den top van de contractie wordt totaal ontlast, waardoor de spier zich nog verder verkort. Wanneer nu na eenigen tijd de last weer wordt aangebracht, treedt er reeds stuwung op, nog voor dat de verkorting die de spier aan den oorspronkelijken contractietop bezat, opnieuw is bereikt. Waar stuwung optreedt, moet plastische weerstand aanwezig zijn. In dit geval moet dus de plastische massa ineengeschoven zijn tot nog boven den oorspronkelijken contractietop.

Het voorgaande heeft ons dus geleerd:

De sterke ineenschuiving van de plastische massa, welke bij de contractie kan optreden, geeft de spier de mogelijkheid in verkorten toestand weerstand te bieden tegen verlenging, zonder dat deze verkortingstoestand actief wordt gehandhaafd.

De horizontale top; de smoorweerstand.

Niet alleen de stuwingsfactor, doch ook de remfactor kan zijn invloed aan den contractietop doen gelden. Dit wordt duidelijk gemaakt door de volgende proef:

Proef.

Een spier, belast met 2 G., wordt eenige malen geprikkeld met tusschenpoozen van ongeveer 8 min. Omstreeks den top van elke contractie wordt extra belast met 4 G. Soms vindt deze extra belasting juist aan den top plaats, soms even daarvoor of daarna; eenmaal blijft hij geheel achterwege. Aan het eind van elke contractie wordt de extra last verwijderd (fig. 23).

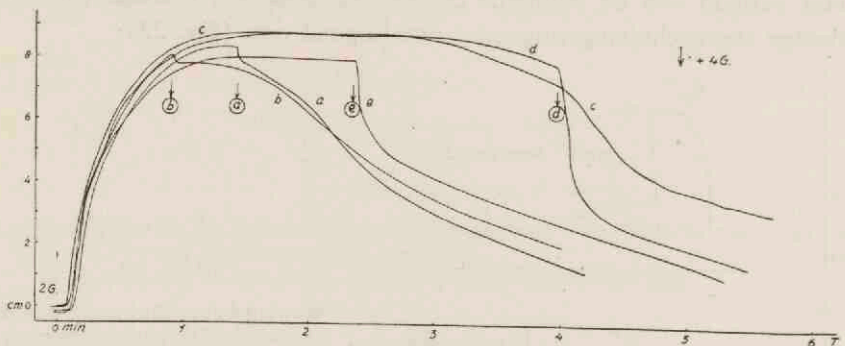


Fig. 23.

Plastische remming ter hoogte van den contractietop.

Spier extra belast kort voor- en kort na het bereiken van den contractietop

H 31.

De contractietop bij 2 G, blijkt over een aanzienlijken afstand zuiver horizontaal te loopen (c). Toch blijft de toestand van de spier gedurende dezen tijd niet de zelfde. Brengen wij namelijk in den loop van dit horizontale deel der contractiekromme den extra last aan, dan blijkt: hoe later de belasting, des te grooter is het daarop volgende steile traject (vergelijk kromme a, e en d).

Hieruit is te zien, dat ook gedurende den horizontalen top de verslapping reeds in gang is. Het horizontale traject kan dus niet alleen teweeg gebracht worden door het aanhouden van de verkorting der elastische elementen. Wij hebben hier een bepaalden vorm van plastische remming voor ons, die wij ons als volgt moeten voorstellen: Tengevolge van de deeltjesverschuiving bij de contractie ondervindt de beweging van de spier, zowel tijdens de crescente als tijdens de decrescente, een zekeren weerstand.

De remmende invloed van dezen opzichzelf constanten weerstand zal toch op verschillende momenten van de contractie niet even groot zijn. Over het algemeen zal hij de beweging slechts eenigszins vertragen. In één phase van de contractie zal hij de beweging echter volkomen kunnen blokkeeren, en wel omstreeks het punt van den bewegingsomkeer. Op dit punt namelijk wegen de verkortingstendens en de verlengingstendens in de spier tegen elkaar op. Even voor dat dit punt is bereikt, of even nadat het is overschreden, zal de bewegingstendens in een van beide richtingen zoo klein zijn, dat zelfs een geringe weerstand tot een volkomen remming in staat is. Aan den contractietop kan dus de beweging worden „gesmoord”. Dit smoren bestaat uit een remming in twee opzichten: een remming van het laatste deel van de verkorting, en een remming van het eerste deel van de verlenging.

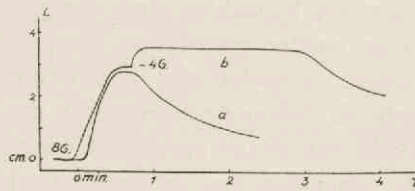
In kromme a, c, d en e zien wij de remming van het begin van de verlenging; kromme b toont ons de remming van het eind van de verkorting. Door een vergelijking met andere contracties zien wij, dat de spier op het punt, waar hier de extra last wordt aangebracht, nog eenige neiging tot verkorting bezit. Toch zet de verkorting, nadat het nieuwe elastische evenwicht tot stand is gekomen, zich niet voort: het evenwicht van krachten is iets verschoven en de bewegingsstilstand treedt wat vroeger in: de verkorting wordt gesmoord.

Figuur 23 toonde de „smoorweerstand” bij extra belasting aan den contractietop, fig. 24 toont hem in het tegengestelde geval.

P r o e f.

Een spier, belast met 8 G., wordt geprikkeld. Na eenigen tijd wordt de prikkeling herhaald. In den loop van het horizontale traject aan den contractietop wordt de helft van den last weggenomen.

Nadat een verdere verkorting is opgetreden en het nieuwe spannings-evenwicht zich heeft ingesteld, treedt een zeer veel langer horizontaal traject op, dan bij den hoogen last. Het evenwicht is nu verschoven in tegengestelden zin als bij de kromme van fig. 23 b.



F i g. 24.

Plastische remming (smoorweerstand) ter hoogte van den contractietop.

a. Contractie met constanten last.

b. Spier aan den contractietop gedeeltelijk onlast.

H 2 II en IV.

Het optreden van den smoorweerstand is gekenmerkt door een zuiver horizontaal verloop van de verkorting: Inderdaad treedt hier een volkomen stilstand van de vormverandering op. Dit maakt het opzichzelf reeds onwaarschijnlijk, dat wij hier een actief handhaven van een bepaalde verkorting voor ons hebben. Bovendien is de overgang van de dikwijls steile crescente in het horizontale traject vrij abrupt, in plaats van geleidelijk, zooals bij een lang aangehouden contractie.

Interessant is ook het plotselinge eind van het horizontale traject bij deze contracties. Het versterkt den indruk, dat hier een labiel evenwicht wordt verstoord.

Uitdrukkelijk zij hier nog eens vermeld, dat de horizontale top dus niet veroorzaakt wordt door den plastischen weerstand alléén, doch dat hij ontstaat door een wisselwerking van spanning en plastischen weerstand. Wij zagen dan ook, dat deze wisselwerking was te verbreken door een geringe extra belasting: optreden van steil traject in de decrescente.

In dezen smoorweerstand treedt een kenmerkende eigenschap van elken wrijvingsweerstand naar voren: Hij heft de evenredigheid tusschen spanning en lengte op. (In het onderhavige geval zou de spanning zich in een

verdere verkorting hebben geuit, indien de smoorweerstand had ontbroken). De wrijvingsweerstand is tot de opheffing van deze evenredigheid in staat, omdat hij tot op zekere hoogte toeneemt, naarmate grootere krachten zich er tegen verzetten. In een ander verband zagen wij dit bij de stuwingsverschijnselen. Wanneer de zich verzettende krachten te groot worden geeft zulk een wrijvingsweerstand plotseling mee. Een voorbeeld geeft het plotselinge eind van de horizontale top. In allerlei situaties vinden wij den invloed van den wrijvingsweerstand terug in deze kenmerkende discontinuïteit van de beweging. Ook ons geval is hiervan een voorbeeld: de gelijkmatige overgang van verkorting in verlenging aan den contractietop wordt hier door den smoorweerstand gemaskeerd.

Het bovenstaande heeft ons geleerd:

De plastische remming kan zich aan den contractietop — het punt van den bewegingsomkeer — uiten als een „smoorweerstand”, die het eind van de verkorting vervroegt en het begin van de verlenging uitstelt.

CONTRACTIE EN STRUCTUUR.

Het hooge en het lage contractietype.

Reeds aan het begin van ons onderzoek (blz. 19) wezen wij erop, dat ook onder gelijke uitwendige omstandigheden de contracties dikwijls sterk in hoogte verschillen. Dit verschil in hoogte nu blijkt met verschillen in andere bijzonderheden van de contractie hand in hand te gaan, zoodat wij van een *hoog* en een *laag contractietype* kunnen spreken. Een nadere beschouwing van deze typen is voor ons van groot belang, omdat zij ons een inzicht geeft in de wisselwerking tusschen *crescente* en *decescente*, die wij tot nu toe slechts als afzonderlijke onderdeelen van de contractie hebben leeren kennen.

Wanneer wij de hooge en de lage contracties met elkaar vergelijken, blijkt:

1. Een hoogere contractie gaat over het algemeen gepaard met een steilere *crescente* (vergelijk fig. 25a en b).
2. Hoe hooger de contractie, des te grooter is de strekking na ontlasting tot op 1 G. aan den contractietop (tabel 7, voorlaatste kolom).

Tabel 7.

Ontlastingspauze bij variaties in de contractiehoogte. (Opeenvolgende contracties van het zelfde dier in chronologische volgorde).

Hoe hoger de contractie, des te grooter de strekking.

Hoe hoger de contractie, des te kleiner over het algemeen de verkorting.

Ontlasting tot op 1 G.

Tijd tusschen eerste en laatste contractie : 3½ uur.

Nr. kromme	Ontlastingspauze	Contr. hoogte	Strekking in % van de contractiehoogte	Verkorting bij ontlasting in % van de contr. hoogte
D 33	1.5 min.	49 m.M.	43 %	22 %
	0.5 ..	22 ..	41 ..	50 ..
	6 ..	6 ..	33 ..	200 ..
(fig. 25b)	1.5 ..	72 ..	65 ..	2 ..
D 35	4 ..	5 ..	20 ..	140 ..
	1.5 ..	35 ..	94 ..	29 ..
	0.5 ..	11 ..	91 ..	45 ..

Uit het voorgaande blijkt, dat bij de hooge contractie de vormverandering ook sneller verloopt. Dit geldt niet alleen voor de verkorting (steilere crescente), doch ook voor den daarop volgenden terugkeer tot de oude lengte (grootere strekking, dus sterkere spontane verslapping).

Dit geeft ons echter nog geen aanwijzing, omtrent dat, wat er tijdens de contractie gebeurt. De langzame vormverandering bij de lage contracties kan namelijk twee verschillende oorzaken hebben: een trager verloop van de contractieprocessen en een sterkere plastische remming.

Wij zijn echter in staat langs een anderen weg beide factoren van elkaar te onderscheiden. Wanneer wij bij het lagere contractietype een sterkere plastische remming voor ons hebben, moet deze zich openbaren in een grooteren smoorweerstand. Inderdaad blijkt dit nu het geval. Wanneer wij namelijk gelijk belaste spieren ontlasten tot op 1 G., nadat de contractietop is bereikt, vinden wij:

3. Hoe hooger de contractie, des te kleiner is de verkorting na ontlasting aan den contractietop (fig. 25 en tabel 7, laatste kolom).

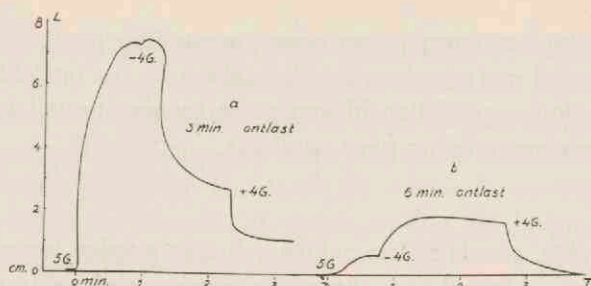


Fig. 25.

Het optreden van sterke deeltjesverschuiving in contracties bij lagen structuurgraad.

- Hooge structuurgraad: weinig plastische remming tijdens de decresciente, kleine smoorweerstand.
- Lage structuurgraad: veel plastische remming tijdens de decresciente, groote smoorweerstand.

D 33 V en IV. (Zelfde spier).

Aan den contractietop heeft de spier dus een overschot aan spanning, dat niet tot uiting zou zijn gekomen, wanneer niet was ontlast. (Met het wegnemen van den last werd steeds gewacht tot de contractie duidelijk over het hoogste punt heen was). Dit spanningsoverschot is bij de lage contracties het grootst. Hieruit kunnen wij afleiden:

Het optreden van het lage contractietype berust niet (uitsluitend) op een geringere spanningsontwikkeling.

Daarnaast moet er een tegenwerkende factor aanwezig zijn, die bij het lage contractietype grooter is dan bij het hooge: de smoorweerstand.

Het is natuurlijk niet uitgesloten, dat bij het lage contractietype naast een grootere plastische remming, tevens een geringere spanningsontwikkeling optreedt. Doch ook indien dit zoo zou zijn, blijkt uit het vorige, dat de spanning aan den contractietop in ieder geval bij het lage type grooter is dan bij het hooge. De spanning, die bij het hooge contractietype nog juist toereikend is om den last te heffen, is dit bij het lage type — tengevolge van den grooteren smoorweerstand — niet.

Contractietype en structuurgraad.

Hoe moeten wij ons den materieelen grondslag voor dit verschil in contractietype voorstellen?

Wij staan hier voor de moeilijkheid, dat wij niet alleen twee verschillende substraten met elkaar vergelijken (twee spieren met een verschillende inwendigen toestand), doch dat deze substraten beide tevens actief veranderen (contractie).

Een steun bij het vormen van onze voorstelling geeft de vergelijking van geplasticeerd met ge vulcaniseerde rubber, die ten opzichte van elkaar volkomen analoge verschillen blijken te vertoonen, terwijl hier uiteraard van een actieve verandering geen sprake is.

P r o e f.

Een elastiekje, zooals zij om pakjes gebruikt worden, wordt gespannen met 7 G. Dan wordt snel een rekgewicht aangebracht van 14 G. Na 1 min. rekking wordt dit rekgewicht weer snel verwijderd. De schrijver wordt op het uitgangspunt teruggebracht, en de proef wordt herhaald met een reepje 60 min. geplasticeerde rubber (F. L. crêpe 381). (Figuur 26).

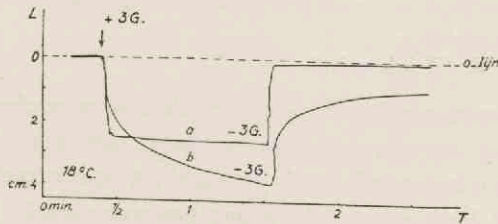


Fig. 26.

Lengteverandering van twee soorten rubber bij belasting en ontlasting.
 a. Ge vulcaniseerde rubber.
 b. 60 min. geplasticeerde rubber.
 L 36 III.

Bij de ge vulcaniseerde rubber (elastiek) wordt bij terugkeer tot den ouden last de oorspronkelijke lengte onmiddellijk en vrijwel volledig hersteld.

Bij de plastische rubber daarentegen is de recovery langzaam en onvolledig (plastische remming).

Hieruit zien wij:

Plastische- en ge vulcaniseerde rubber verschillen in hun vormverandering op een zelfde wijze als de Metridiumspier gedurende een contractie van het lage- en van het hooge type. Zoowel bij de plastische rubber als bij het lage contractietype is de vormverandering vertraagd en minder groot.

Nu verklaart men het verschil in gedrag tusschen geplasticeerde en ge vulcaniseerde rubber door bepaalde verschillen in hun bouw. Er zijn aan-

wijzingen, dat in de plastische rubber de moleculen langgerekte ketens vormen, die min of meer onafhankelijk zijn van elkaar. Bij het vulcanisatieproces zouden er tusschen deze ketens zijverbindingen optreden, zoodat er een doorlopende structuur ontstaat. Men stelt zich dus voor, dat het verschil tusschen plastische en elastische rubber hierin bestaat, dat de laatste meer structuur vertoont, of, zooals wij dat ook kunnen uitdrukken, een „hoogeren *structuurgraad*” bezit.

Wij kunnen hieruit besluiten:

Aan de vollediger beweging en de snellere vormverandering van ge vulcaniseerde- ten opzichte van plastische rubber ligt een hogere structuurgraad ten grondslag.

Daar wij reeds op verschillende punten analoge eigenschappen bij *Metridium*spier en rubber hebben leeren kennen, kunnen wij ook het verschil tusschen het hooge en het lage contractietype zien als een onderscheid in structuurgraad. Wij moeten ons dan voorstellen, dat gedurende het contractieproces de elastische elementen met elkaar een vastere eenheid vormen, waardoor de lage structuurgraad, dien de rustende spier ongetwijfeld bezit (uitgesproken plastische eigenschappen), wordt verhoogd. Bij het lage contractietype zou dit proces dan minder volledig verlopen dan bij het hooge.

Wij komen dus tot de conclusie:

Het onderscheid tusschen het hooge en het lage contractietype bij de *Metridium*spier is terug te brengen tot een verschil in structuurgraad; aan een hooger contractietype ligt een hogere structuurgraad ten grondslag.

Structuurgraad en deeltjesverschuiving.

Daar de lage structuurgraad een lossere verband van de deeltjes beteekent, moet een contractie bij lagen structuurgraad gepaard gaan met een grootere deeltjesverschuiving. Inderdaad blijkt dit het geval.

Fig. 25a (zie blz. 55) toont een typisch voorbeeld van hoogen structuurgraad: hooge contractie, snelle vormverandering, kleine verkorting bij ontlasting aan den contractietop: (groot nuttig effect).

Fig. 25b (zelfde belasting) geeft een typisch voorbeeld van lagen structuurgraad: lage contractie, langzame vormverandering, klein nuttig effect.

Uit een vergelijking van de beide decrescenten met 1 G. blijkt nu, dat

die van de contractie met hoogen structuurgraad bijna geen — die van de contractie met lagen structuurgraad daarentegen sterken plastischen weerstand vertoont. Wanneer plastischen weerstand wordt geboden bij een kleinere lengte, dan vóór de contractie, moet de plastische massa gedurende de contractie ineen geschoven zijn.

Dat de weerstand in decrescente *b* van plastischen aard is, en niet berust op een uitblijven van de verslapping der elastische elementen, blijkt uit het verloop van de kromme, wanneer de oude last weer wordt aangebracht: spoedig wordt de abscis nu bereikt.

Uit het voorgaande kunnen wij dus opmaken:

Een lagere structuurgraad gaat gepaard met een grootere deeltjesverschuiving.

Een sterkere deeltjesverschuiving zal behalve door een grooteren plastischen weerstand, ook door een grooteren slipfactor de contractie kunnen verlagen. Terwijl wij echter de grootte van den plastischen weerstand kunnen nagaan door ontlasting aan den contractietop, kunnen wij den slipfactor bij de contractie niet afzonderlijk aantonen.

Fig. 25 toont tevens, welke verschillen in structuurgraad bij een zelfde spier kunnen voorkomen: beide afgebeelde contracties volgden onmiddellijk op elkaar; tusschen *b* en *a* ligt een tijdsinterval van 15 min.

In tegenstelling met andere spieren (zie *Helix*, blz. 103, blijft bij *Metridium* ook in de contracties met hoogen structuurgraad de deeltjesverschuiving nooit geheel achterwege. Dit bleek ons reeds uit de proeven met rem- en ontlastingspauze (blz. 43, 48): Steeds vertoonde het laatste deel van de decrescente plastische rekking (geen steil traject¹⁾ tot de abscis na de pauze. Zie verder blz. 67).

Elastische elementen en plastische massa.

Een van de merkwaardigste verschijnselen bij een hoogen structuurgraad is de grootere snelheid der vormverandering. Het schijnt paradoxaal, dat een hoogere structuurgraad — een vaster verband dus tusschen de deeltjes, en daarmee een geringere onderlinge beweegbaarheid — juist de inwendige beweegbaarheid van het geheel vergroot. Dit te meer, daar later zal blijken, dat een vaster worden van het onderlinge verband

¹⁾ Behalve de uitzonderingen bij de rempauze, besproken op blz. 41.

inderdaad ook de omgekeerde uitwerking kan hebben. Toch vinden wij dit verband tusschen structuurgraad en snelheid van vormverandering, ook in de proeven, die hieronder volgen, van verschillende zijden bevestigd. Wij kunnen ons voorstellen, dat de betere beweegbaarheid ligt in een betere samenwerking der deeltjes. Wanneer de elastische elementen met elkaar zijn verbonden, zijn zij gedwongen in onderlinge orde van vorm te veranderen, terwijl dit anders meer chaotisch geschiedt, waarbij er energie door onderlinge tegenwerking verloren moet gaan. Dit geldt zoowel voor de crescente als voor de decrescente, evenzeer als voor de besproken recovery van plastische en ge vulcaniseerde rubber.

Uit het vorige blijkt, dat onze beschouwingen omtrent den structuurgraad geen nadere voorstelling in houden over het lot van de plastische massa bij de structuurvorming. Op zichzelf kunnen wij uit het optreden van een grooteren plastischen weerstand bij lageren structuurgraad niet afleiden, dat er plastische massa bij de structuurvorming verdwijnt. De plastische weerstand, die wij hier waarnemen, behoeven wij namelijk niet noodzakelijk toe te schrijven aan de eigenschappen van een afzonderlijke plastische massa. Wanneer de elastische elementen bij lagen structuurgraad meer onafhankelijk van elkaar zijn, kunnen zij elkaar in hun beweging hinderen, en zoo zelf de oorzaak zijn van een plastische remming (wrijvingsweerstand). Voorzoover zij zich gedragen als afzonderlijke individuen, vormen zij zelf „deeltjes van de plastische massa”. Zoolang echter onze kennis, van wat er in de spier gebeurt, niet vollediger is, doen wij toch goed de voorstelling van een afzonderlijke plastische massa te handhaven, ook al zou deze later slechts een symbool blijken te zijn voor een complex van eigenschappen, dat wij niet aan een afzonderlijk soort van deeltjes behoeven toe te schrijven. Zoo moeten wij voor de verklaring van de stuwung althans het bestaan van twee phasen blijven aannemen. (Zie de onderzoekingen over „dilatancy” van F r e u n d l i c h, blz 106).

De invloed van de lage temperatuur op de contractie.

Een steun voor onze opvatting aangaande den structuurgraad vinden wij in den invloed van een sterke temperatuursverlaging op het contractieverloop. De invloed van de temperatuur op de contractie werd nagegaan met behulp van de oude proefopstelling (fig. 6).

P r o e f.

De spier werd bij kamertemperatuur eenige malen geprikkeld met tusschenpoozen van 6—10 minuten. Dan werd het water in de mantel vervangen door water met ijs, totdat de ruimte, waarin zich het bakje met de spier bevond, de gewenschte temperatuur had bereikt. Nu werd een uur gewacht, om zeker te zijn, dat ook de spier deze temperatuur had aangenomen. Gedurende dezen tijd werd de temperatuur constant gehouden. Nadat nu eenige malen was geprikkeld, werd de oude temperatuur in den watermantel hersteld, en na een uur werden eenige contrôlebepalingen verricht.

Omdat de contractiehoogten van een zelfde spier bij gelijk blijvende temperatuur, naar wij zagen, reeds vrij sterk kunnen verschillen, mochten de temperatuur-intervallen niet te klein worden genomen. Wij zullen daarom in het volgende vergelijken de contracties bij kamertemperatuur (16—21° C.) met die bij kou (1—8° C.).

Het resultaat van 31 vergelijkingen bij 19 verschillende dieren (fig. 28, tabel 12) kunnen wij als volgt samenvatten:

Contractie bij kou lager, crescente minder steil dan bij kamertemperatuur	9 (4) ¹⁾
„ „ even hoog „ minder steil „ „ „	12 (4)
„ „ iets hooger „ even steil als „ „ „	5 (3)
„ „ veel hooger, „ even steil „ „ „	5 (3)

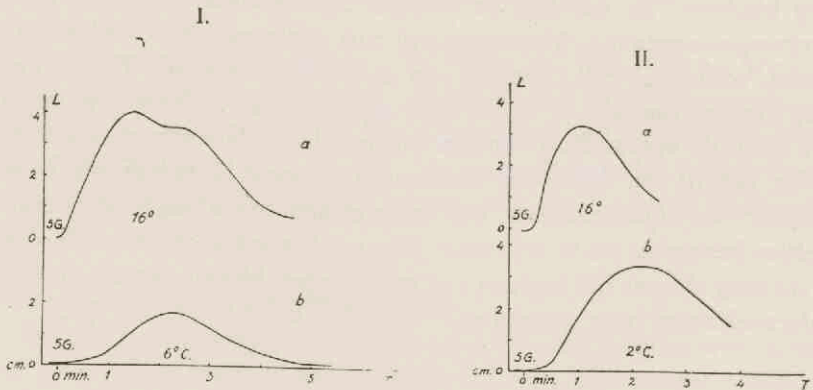


Fig. 27.

De invloed van kou op de contractie van drie verschillende spieren.

I Contractie bij kou lager.

B 36 A IX, B 37 III.

II Contractie bij kou even hoog.

B 26 I, B 26 V.

¹⁾ Door den ongunstigen invloed van de temperatuurswisseling en den langen wachttijd bleek de contrôleproef dikwijls niet meer betrouwbaar. Tusschen haakjes is het aantal gevallen met een betrouwbare contrôleproef vermeld.

III.

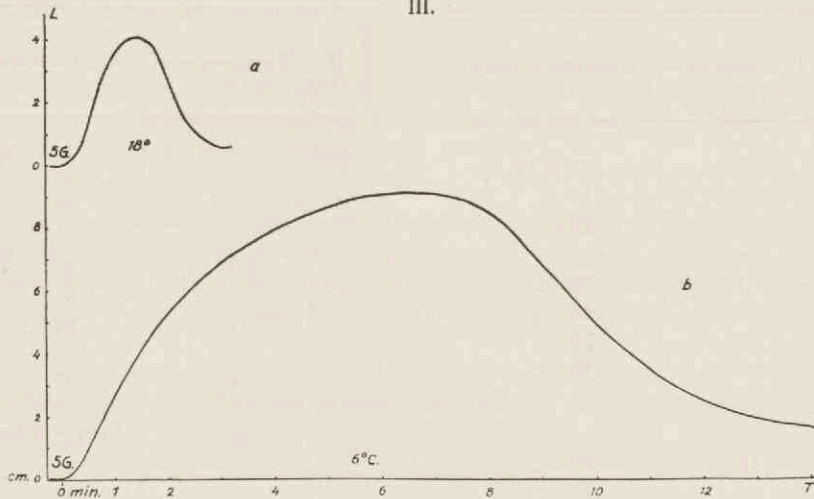


Fig. 27.

III Contractie bij kou hooger.
B 20 II, B 20 VI.

Tabel 8.

De invloed van kou op de contractiehoogte van drie verschillende spieren.

- Bij lage temperatuur zijn de contracties lager.
- Bij lage temperatuur zijn de contracties even hoog.
- Bij lage temperatuur zijn de contracties hooger.

a.

Nr. kromme	Temperatuur	Contractiehoogte
B 36 A, 37 (fig. 27 I)	16 °	50 m.M.
		53 „
		40 „
	6 „	11 „
		26 „
		17 „

b.

Nr. kromme	Temperatuur	Contractiehoogte
B 26 (fig. 27 II)	16 °	33 m.M. 32 .. 29 ..
	2 ..	29 .. 33 ..
	3 ..	28.5 .. 40 ..
	16 ..	23 .. 23 .. 20 ..
	6 ..	29 .. 21 .. 15 ..
B 35, 36		

c.

Nr. kromme	Temperatuur	Contractiehoogte	
B VI-XI	21 °	34 m.M. 42 .. 43 ..	
	± 7 ..	60 .. 91 .. 82 ..	
	16 ..	47 ..	
	20 ..	112 .. 35 .. 35 ..	
	± 7.5 ..	85 .. 48 .. 55 .. 78 ..	
	18 ..	98 .. 40 .. 38 .. 37 .. 32 ..	
	B 20-23 (fig. 27 III)	18 ..	33 .. 40 .. 33 ..
		6 ..	41 .. 79 .. 88 .. 115 .. 56 .. 112 ..
		18 ..	65 .. 54 .. 18 ..

Uit deze resultaten blijkt:

Kou kan de contractie zoowel verlagen als verhoogen.
In het laatste geval is de contractiesnelheid bij de lage temperatuur niet verkleind.

Dat de verschillende invloed van de lage temperatuur niet is te wijten aan onopgemerkte verschillen in de proefomstandigheden, blijkt uit tabel 9. Deze toont, dat gedurende één zelfde temperatuursverlaging zoowel contracties kunnen optreden, die aanzienlijk hooger — als contracties, die aanzienlijk lager zijn dan bij kamertemperatuur.

Tabel 9.

Verhoogende en verlagende invloed van kou op de contractie gedurende de zelfde proef.

Nr. kromme	Temperatuur	Contractiehoogte
B 46—48	12 °	44 m.M.
		40 „
		30 „
	6 „	44 „
		9 „
		9 „
		54 „
		55 „
		7 „
		28 „
	13 „	17 „
		38 „
		35 „

Tweemaal werd een spier langer dan vier uur onder den invloed van de lage temperatuur gehouden. Zooals uit tabel 10 blijkt, werd de contractiehoogte hierdoor niet veranderd.

Tabel 10.

De invloed van kou gedurende langeren tijd.

In den loop van de proef blijft de contractiehoogte onveranderd.

Temperatuur steeds 5°		
Nr. kromme	Tijd	Contractiehoogte
B 27—29	11 h. 52	33 m.M.
	14.00	35 „
	16.04	41 „
	17.31	25 „
Temperatuur steeds 6°		
B 20—22	12 h. 59	41 m.M.
	15.08	88 „
	16.47	56 „
	17.37	111 „

Deze proeven bij lage temperatuur vormen een belangrijken toetssteen voor onze opvatting aangaande den structuur van de spier gedurende de contractie: Over het algemeen toch kunnen wij bij lage temperatuur een lage contractie verwachten van het type, dat fig. 27 I ons toont; De chemische processen verlopen dan minder snel, terwijl de verkorting bovendien zal worden vertraagd door het toenemen van den plastischen weerstand.

Wanneer desondanks zelfs bij een temperatuur van 1° C. de contracties aanzienlijk hooger kunnen zijn en een even steile crescente kunnen bezitten als bij ongeveer 16° (vergelijk fig. 27 III), ligt hierin een sterke aanwijzing, dat wij hier een verhooging van den structuurgraad voor ons hebben.

Of deze opvatting juist is, kan blijken uit het verloop van de decrecente. De rechtstreeksche invloed van de kou op de decrecente kan slechts een vertragende zijn, hetzij door verlangzaming van de verslapping der elastische elementen, hetzij door vergrooting van den plastischen weerstand. Een verhooging van den structuurgraad moet echter ook hier de snelheid van de vormverandering doen toenemen. Fig. 28 toont, dat dit inderdaad het geval kan zijn.

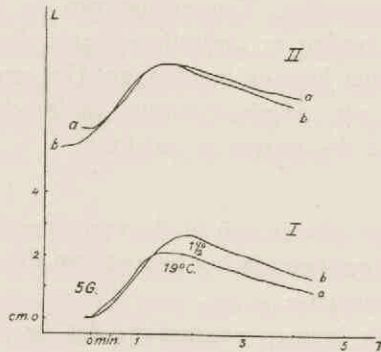


Fig. 28.

Steilere decrescente bij $1\frac{1}{2}^{\circ}$ dan bij 19° C.

I Contractiekrommen, geteekend op de zelfde basis.

II Contractiekrommen, geteekend met het zelfde toppunt.

B 40 IV en VI.

De contractie is hier bij $1\frac{1}{2}^{\circ}$ C. iets hooger dan bij 19° , terwijl de decrescente bij $1\frac{1}{2}^{\circ}$ het steilste is.

Dat een steiler verloop van de decrescente bij kou slechts zelden is aan te toonen, ligt voor de hand. De kou oefent ook een tegengestelden invloed op de crescente uit doordat zij de taaiheid van de plastische massa verhoogt. Dit maakt, dat de verschillen in geen geval groot zijn. En het is zeer moeilijk kleine verschillen in steilheid bij twee decrescenten aan te toonen, wanneer de contracties in hoogte van elkaar verschillen.

Uit het bovenstaande leiden wij af:

De structuurgraad kan experimenteel door koude worden verhoogd.

DE PARADOXALE INVLOED VAN DE KOU.

Schijnstructuur en plastische remming.

Hoe moeten wij ons deze verhooging voorstellen?

Waarschijnlijk ligt aan het optreden van een hooger en structuurgraad bij kou een geheel ander proces ten grondslag dan aan de normale structuurvorming gedurende de contractie. Het is namelijk niet aan te nemen, dat deze normale structuurvorming bij zoo lage temperatuur beter zou verlopen dan bij een hoogere. Wij kunnen ons den invloed van de lage tem-

peratuur als volgt voorstellen: Tengevolge van de geringere bewegelijkheid van de deeltjes treden er onderlinge verbindingen op, die zich bij hogere temperatuur niet kunnen handhaven. Het verband, dat zoo wordt gevormd, kunnen wij als „*schijnstructuur*” onderscheiden van de structuur, welke gedurende de contractie ontstaat.

Aan den eenen kant vinden wij in de vorige proeven een bevestiging van onze opvattingen aangaande het belang van den structuurgraad voor het verloop van de contractie.

Terwijl wij namelijk kunnen aannemen, dat de structuur hier op een geheel andere wijze dan de normale tot stand komt, is toch het effect hetzelfde: snellere vormverandering, grootere contractiehoogte. *Het komt dus aan op de aanwezigheid van een structuur, niet op haar oorsprong.*

Aan den anderen kant bestaan er tusschen de „ware structuur” en de „schijnstructuur” groote verschillen:

De ware structuurvorming moet niet slechts bestaan in een verbinding der deeltjes, doch tevens in een gericht worden daarvan; zonder orde geen uitwendige arbeid. De vorming van een schijnstructuur daarentegen bestaat in het optreden van toevallige verbindingen, doch niet in een gericht worden.

Het is ons onbekend, hoe bij de ware structuurvorming gedurende de contractie het verbinden en het gericht worden met elkaar samenhangen. Wij kunnen dus niet beoordeelen, in hoeverre het effect van een hoogen structuur op het contractieverloop toe te schrijven is aan een betere verbinding der deeltjes, in hoeverre aan een beter gericht worden.

Beide processen sluiten echter de mogelijkheid in van een paradoxaal gedrag van de spier bij een structuurverhooging. Wij zullen dit eerst nagaan voor wat de *verbinding* betreft.

Wanneer de onderlinge verbinding der elastische elementen toeneemt (bijvoorbeeld door het vaster worden van de plastische massa) moet dit vooreerst leiden tot een toenemen van den onderlingen hinder, en dus tot een vertraging van de beweging. Wanneer echter deze verbinding zoo vast wordt, dat zij elke onderlinge tegenwerking uitsluit, zal de beweging juist sneller kunnen geschieden.

De invloed van de kou op contracties met een hoogen en lagen structuurgraad is in overeenstemming met deze beschouwingen:

Contracties, die reeds een lagen structuurgraad bij kamertemperatuur bezitten, worden door kou verlaagd.

Contracties, die reeds een hoogen structuurgraad bij kamertemperatuur bezitten, worden over het algemeen door kou verhoogd of althans niet verlaagd.

Bij contracties met lagen structuurgraad zijn de elastische elementen onderling weinig verbonden; hier is mogelijkheid groot, dat een toemen van de verbindingen tot een grooteren weerstand voert.

Bij de contracties met hoogen structuurgraad zijn de verbindingen blijkbaar reeds zoo vast, dat de onderlinge hinder grootendeels is opgeheven. Hier zal een verbetering der verbindingen slechts tot een verbetering van het contractie-effect leiden.

Deze uitkomst brengt nog eens duidelijk aan het licht, dat ook bij contracties met hoogen structuurgraad de deeltjesverschuiving nooit geheel achterwege blijft (zie blz. 58). Wanneer het onderlinge verband reeds volkomen was, zou dat door kou namelijk niet kunnen worden verbeterd. Inderdaad vinden wij bij de voetspier van *Helix* in goeden toestand, waar de contractie geheel zonder deeltjesverschuiving verloopt, geen verhoogenden invloed van de kou (zie blz. 104).

Ook vanuit het gezichtspunt van *het gericht zijn* van de deeltjes, is de besproken invloed van de temperatuur op hooge en lage contracties te verklaren. Bij de contracties met hoogen structuurgraad zijn de deeltjes reeds in sterke mate gericht. In dit geval zal een betere onderlinge verbinding het effect van de samenwerking doen toenemen. Bij de contracties met lagen structuurgraad daarentegen kunnen wij aannemen, dat dit gericht zijn veel minder sterk is. Wanneer er nu verbindingen optreden, kan dit slechts het effect van de onderlinge tegenwerking vergrooten.

Bij drie van de vijf spieren, die veel hoogere contracties gaven bij kou, trad ook bij kamertemperatuur tusschen de normale contracties een enkele op, die duidelijk hooger was. Ook hierin ligt een aanwijzing voor het belang van den inwendigtoestand van de spier voor het resultaat van de temperatuursverlaging. Alleen wanneer de neiging tot het optreden van hooge contracties reeds bestaat, wordt dit optreden door de temperatuursverlaging bevorderd.

De paradoxale invloed van de temperatuursverlaging op geplasticeerde rubber.

Wanneer wij in de zoo juist beschreven uitwerking van de kou op het contractieverloop van de Metridiumspier inderdaad den bedoelden invloed van de temperatuursverlaging mogen zien, moet deze eveneens terug te vinden zijn bij stoffen, die een analoge structuur bezitten.

Inderdaad vinden wij deze „temperatuurparadox” terug bij geplasticeerde rubber.

Fig. 29 I toont ons de uitkomst van een reeks recovery-bepalingen, verricht door van Rossem en van der Meyden [37]. Zij bepaalden de recovery van 15 min. geplasticeerde rubber (F. L. crêpe 381) bij verschillende temperatuur door de diktevermeerdering te meten na afloop van een samenpersing. Zooals te verwachten was, neemt de slipfactor bij lageren temperatuur af, hetgeen blijkt uit een volledige recovery. Omgekeerd moet de plastische remming bij lage temperatuur toenemen. *Desondanks zien wij dat de vormverandering bij 16° C. sneller geschiedt dan bij 45°.*

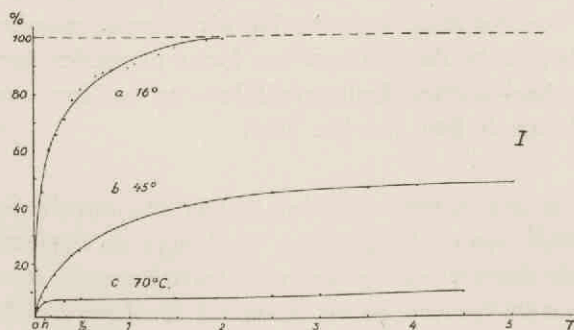


Fig. 29.

Recovery van geplasticeerde rubber (F. L. crêpe 381) bij verschillende temperaturen.

Temperatuur-paradox.

Ordinaat: recovery in %.

- I. Diktevermeerdering na afloop samenpersing; 15 min. geplasticeerd. Naar van Rossem-van der Meyden, tabel 2.

Een andere reeks van recovery-bepalingen bij geplasticeerde rubber toont ons het tegengestelde effect van de temperatuursverlaging (fig. 29 II). De bepalingen werden verricht door L. Vroman (niet gepubliceerd) volgens de ook door ons gebruikte methode. Hij werkte met de zelfde rubber als van Rossem (F. L. crêpe 381, Rijksrubberdienst, Delft), die echter langer was geplasticeerd (30 en 60 min.). In Vroman's proe-

ven toont de rubber bij 18° C. niet alleen een kleineren slipfactor dan bij 50°, doch eveneens een langzamer vormverandering.

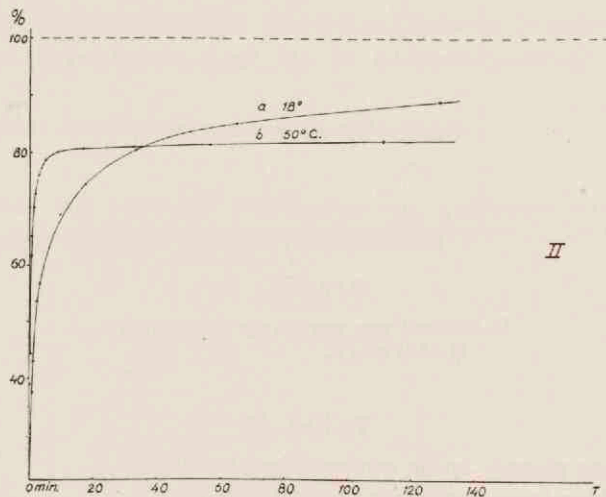


Fig. 29.

II. Lengtevermindering na afloop rekking; 60 min. geplasticeerd.
Naar L. Vroman.

Hoewel wij voorzichtig moeten zijn met het vergelijken van bepalingen, verricht volgens een eenigszins andere methode, is het toch zeer interessant, dat juist Vroman langer geplasticeerde rubber gebruikte. Door het plasticeeren wordt immers de structuurgraad verlaagd!

Het ontbreken van een temperatuur-optimum.

De invloed van hooge temperatuur op de contractie.

Met den tegenstrijdigen invloed van de temperatuur op de contractie is in overeenstemming, dat er geen optimum temperatuur voor de contractie is te vinden.

Dat er geen optimum ligt in het gebied tusschen 0 en 18° C. is uit het voorgaande gebleken. Dat ook boven deze temperatuur geen optimum voorkomt, toont de vergelijking van de contractiehoogte bij kamertemperatuur (16—21° C.) en warmte (25—33°). Hieronder volgt het resultaat van 14 vergelijkingen bij 6 verschillende dieren (zie fig 30, tabel 11):

Crescente bij warmte iets minder steil dan bij kamertemperatuur	1
even steil	2
steiler	9
Contractie bij warmte even hoog als bij kamertemperatuur	3
iets lager	4
veel lager	7

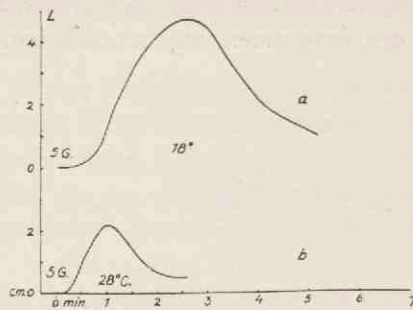


Fig. 30.

De invloed van warmte op de contractie.
B 24 II en IV.

Tabel 11.

De invloed van warmte op de contractiehoogte.

Bij hooge temperatuur zijn de contracties lager.

Nr. kromme	Temperatuur	Contractiehoogte
B 24 (fig 30)	18 °	42 m.M.
		47 „
		43 „
	28 „	21 „
		22 „
	B 43	18 „
37 „		
29 „		
34 „		
43 „		
26 „		12 „
		14 „
		13 „
18 „		51 „
		36 „
	41 „	

Samenvattend:

Bij hooge temperatuur is over het algemeen de crescente steiler en de contractie lager dan bij kamertemperatuur.

Deze uitkomst levert geen nieuwe gezichtspunten.

Fig. 31 toont nog eens het voorkomen van contracties van ongeveer gelijke hoogte bij zeer verschillende temperaturen.

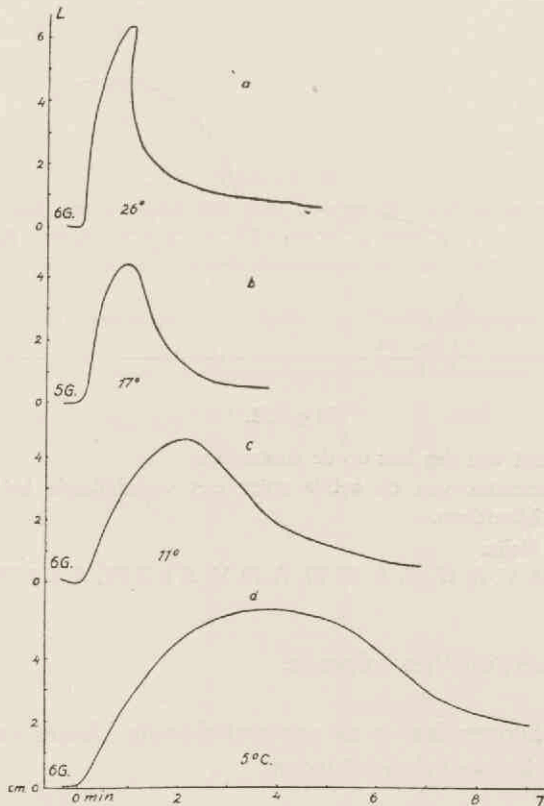


Fig. 31.

Het ontbreken van een temperatuur-optimum voor de contractiehoogte.

B 52 VI, B 49 I, B 55 III, B 56 I.

LAST EN STRUCTUURGRAAD.

De invloed van den last op het contractieverloop.

In verschillende opzichten heeft de last op het verloop van de contractie een sterken invloed. Dit blijkt uit de volgende proef:

Proef.

Een Metridiumspier, belast met 5 G., wordt met tussenpoozen van 7 minuten eenige malen geprikkeld. Het zelfde wordt herhaald met grooteren en kleineren last (fig. 32a, tabel 12).

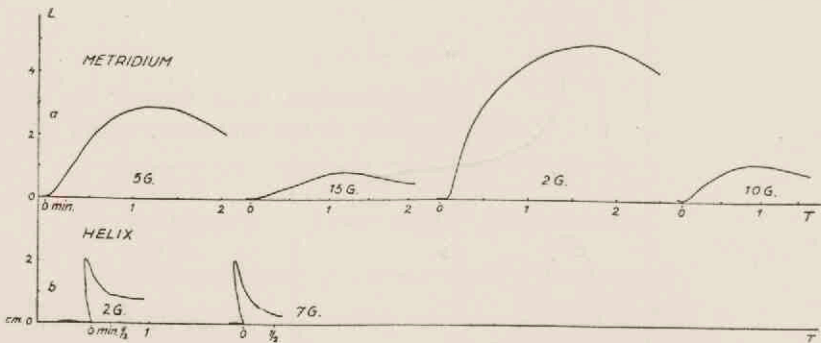


Fig. 32.

De invloed van den last op de contractie.

Contracties van de zelfde spier met verschillende belasting.

a. Metridium.

b. Helix.

A 16 V, A 17 III, A 17 VI, A 18 V, A h 3 IV, A h 3 IX.

Deze proef leert ons het volgende:

Bij hoogen last is de contractiehoogte kleiner en de crescente minder steil dan bij lagen.

Op zichzelf ligt een dergelijke invloed van den last voor de hand. Het belangrijke is echter, dat deze invloed zeer veel sterker is dan bij andere spieren. Dit toont de vergelijking met een analoge belastingsproef bij de voetspier van de wijngaardslak, *Helix pomatia* (fig. 32, tabel 13).

Tabel 12.

De invloed van den last op de contractiehoogte.

Hoe hooger de last, des te lager de contractie.

Nr. kromme	Last	Contractiehoogte	Nr. kromme	Last	Contractiehoogte
A 16, 17, 18 (fig. 32)	5 G.	31 m.M.	vervolg	2 G.	49 m.M.
		28 ..			44 ..
		32 ..			50 ..
	15 ..	6 ..		5 ..	38 ..
		7 ..			42 ..
		8 ..			36 ..
	5 ..	44 ..		10 ..	11 ..
		35 ..			18 ..
					10 ..

Tabel 13.

Het ontbreken van den invloed van den last op de contractiehoogte bij de voetspier van Helix.

Nr. kromme	Last	Contractiehoogte	
A h 3 (fig. 32)	2 G.	21 m.M.	
		20 ..	
		19 ..	
	7 ..	21 ..	
		20 ..	
		18 ..	
	2 ..	20 ..	
		19 ..	
		16 ..	
	A h 4	2 ..	27 ..
			25 ..
			25 ..
7 ..		23 ..	
		21 ..	
		18 ..	
	22 ..		

Uit deze beide gegevens kunnen wij den aard van den invloed, dien de last op contractie uitoefent, niet afleiden. Een derde verschijnsel geeft ons echter een aanwijzing:

Proef.

Een spier, belast met 2 G., wordt geprikkeld. Dan wordt de prikkeling herhaald met den dubbelen last (fig. 33).

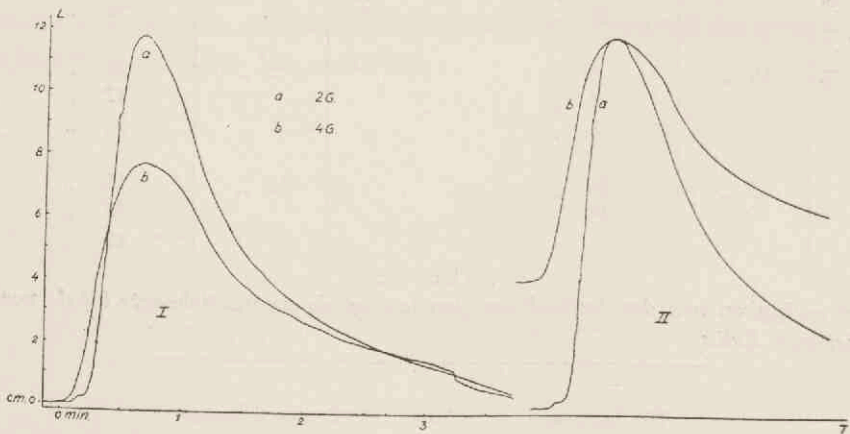


Fig. 33.

Minder steile decrescente bij hoogerem last.

I Contractiekrommen, geteekend op de zelfde basis.

II Contractiekrommen, geteekend met het zelfde toppunt.

L 31 II en III.

Uit deze proef blijkt:

Bij hoogen last is de steilheid van de decrescente verminderd.

Deze uitkomst is voor ons inzicht van groot belang. In tegenstelling immers met de beide vorige, is hier elke verklaring door een rechtstreekschen invloed van den last uitgesloten. Bij een hoogerem last zouden wij namelijk gedurende de decrescente juist een sterkere rekking verwachten.

Dit maakt het ook begrijpelijk, dat de vertragende invloed van den hoogen last op de decrescente niet steeds zoo duidelijk is als in dit voorbeeld. Algemeen vinden wij echter dat bij hoogen last de decrescente niet steiler is dan bij lagen.

De „paradox van de crescente”.

De invloed van den last op den structuurgraad.

Wij kunnen hieruit het volgende afleiden: Wanneer wij hier niet een *rechtstreekschen* invloed van den last voor ons hebben, moet de last gedurende de contractie den toestand van de spier hebben veranderd.

Indien deze gevolgtrekking juist is, moet echter de decrescente dezelfde vertraging vertoonen, wanneer de grootere last slechts gedurende de crescente inwerkt. Inderdaad blijkt dit het geval:

Proef.

De spier, belast met 6 G., wordt geprikkeld. Na afloop van de contractie wordt de last tot 2 G. verminderd. De schrijver wordt op zijn uitgangspunt teruggebracht en er wordt opnieuw geprikkeld. Zoodra de contractietop is bereikt, wordt een extra last van 4 G. aangebracht, zoodat de decrescente van deze contractie, evenals van de vorige, 6 G. draagt (fig. 34, tabel 14).

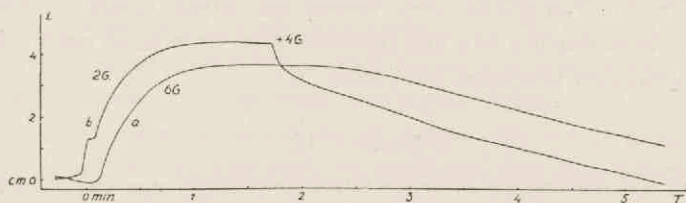


Fig. 34.
Paradox van de crescente.
H 26 II.

Tabel 14.

Paradox van de crescente.

De spier, welke (alleen) tijdens de crescente een geringen last droeg, is aan den contractietop de kortste, aan het eind van de decrescente daarentegen over het algemeen de langste van de twee (steilere decrescente).

Nr. kromme	Last	Hoogte aan contractietop	Hoogte 1 min. na contractietop
H 26 II (fig. 34)	6 G.	37 m.M.	28 m.M.
	2 + 4 „	42 „	22 „
H 29 II	6 G.	32 „	13 „
	2 + 4 „	73 „	12 „
H 2 III	8 G.	22 „	14 „
	4 + 4 „	43 „	16 „

Hoewel de contractietop bij den grooten last aanzienlijk lager ligt dan bij den kleinen, wordt tijdens de decrescente toch zooveel meer weerstand geboden, dat zij tenslotte hooger verloopt dan de decrescente bij kleinen last. Wegens deze tegenstrijdigheid is de proef door J o r d a n, die haar het eerst verrichtte, genoemd de *paradox van de crescente* ([23], blz. 27).

Onze gegevens kunnen wij nu als volgt formuleeren:

De last, welke gedurende de contractie geheven wordt, verandert den toestand van de spier. Deze verandering uit zich in een vertraging van de vormverandering, zoowel gedurende de crescente als gedurende de decrescente, en in een minder groote verkorting. Doch dit zijn juist de kenmerken van een verlaging van den structuurgraad. Dit brengt ons tot de conclusie:

De last, welke gedurende de crescente geheven wordt, verlaagt den structuurgraad.

Een lage structuurgraad moet tevens tot uiting komen in een sterke verkorting na ontlasting aan den contractietop. Inderdaad neemt deze verkorting bij hoogen last sterk toe (tabel 15).

Tabel 15.

De invloed van den last op de verkorting bij ontlasting aan den contractietop en op de contractiehoogte.

Hoe hooger de last, des te grooter de verkorting en des te kleiner de contractiehoogte.

Nr. kromme	Last	Contractiehoogte	Verkorting bij totale ontlasting aan contractietop
D 27, 5 en 6	5 G.	32 m.M.	16 m.M.
		29 ..	11 ..
	2 ..	18 ..	4 ..
		19 ..	5 ..
	12 ..	1 ..	32 ..
		1 ..	34 ..

Wij kunnen dit echter niet als argument naar voren brengen, omdat ons een punt van vergelijking ontbreekt. Reeds de elastische verkorting zal bij hoogen last grooter zijn dan bij lagen, en een vergelijking met ontlastings-

proeven bij de rustende spier is niet geoorloofd, omdat wij den toestand van de contraheerende spier niet rechtstreeks met dien van de spier in rust kunnen vergelijken.

De extra belasting gedurende een deel van de crescente.

De mogelijkheid blijft bestaan, dat de elastische elementen op een verkorting reflectorisch reageeren met een vertraagde verslapping. Ook dit zou een minder steile decrescente tot gevolg hebben. Bij een dergelijken reflex echter mogen wij verwachten, dat het resultaat niet verandert, wanneer na de opwekking ervan de last wordt verminderd. In dit geval zal dus de steilheid van de decrescente het zelfde zijn, wanneer de hooge last gedurende de heele crescente inwerkt, of slechts gedurende een gedeelte. Uit de volgende proeven blijkt echter, dat het tegengestelde het geval is,

Proef.

Vanuit het zelfde beginpunt worden achtereenvolgens eenige contracties opgenomen met een last van 8 G. Gedurende elke contractie wordt een extra last aangebracht, eveneens van 8 G., op een verschillend tijdstip na het begin. Zoo wordt in het eene uiterste de dubbele last gedurende de heele crescente gedragen, terwijl in het andere uiterste de heele crescente met enkelen last wordt afgelegd, en eerst aan den contractietop dubbel wordt belast (fig. 35, tabel 16).

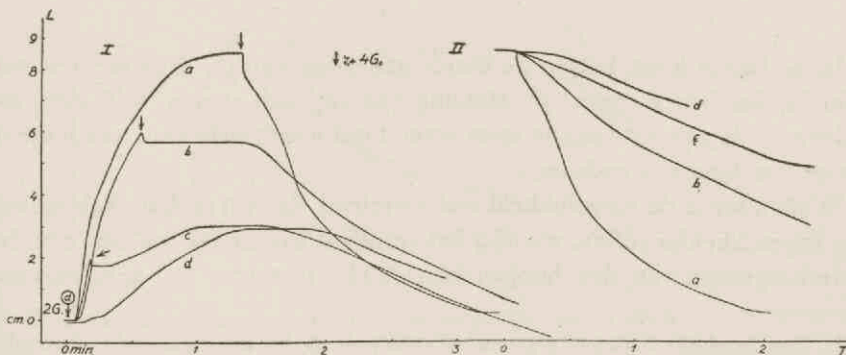


Fig. 35.

Extra belasting op verschillende hoogte van de crescente.

I Contractiekrommen op de zelfde basis.

II Decrescenten van deze contracties, geteekend met het zelfde toppunt.

H 33 I.

Tabel 16.

Extra belasting van de crescente op verschillende hoogte.

Hoe langer de extra last tijdens de crescente gedragen werd, des te minder steil is de decrescente.

Last 2 G. Extra last 4 G.			
Nr. kromme	Aanhangpunt extra last	Verlenging tijdens decrescente in de	
		1e minuut na den contractietop	2e minuut na den contractietop
H 33 I (fig. 35)	begin decrescente	64 m.M.	83 m.M.
	eind crescente	17 "	40 "
	begin crescente	12 "	30 "
	vóór de contractie	8 "	— "
H 33 II	begin decrescente	30 "	43 "
	eind crescente	10 "	26 "
	begin crescente	6 "	21 "
	vóór de contractie	2 "	10 "
H 34 II	begin decrescente	41 "	— "
	midden crescente	20 "	33 "
	begin crescente	6 "	15 "
	vóór de contractie	8 "	13 "

In de figuur komt het op de eerste gedeelten van de decrescenten aan, daar bij het latere traject de stuwing een rol gaat spelen. Wij zien, dat tijdens de decrescente des te meer weerstand wordt geboden, naarmate de hooge last langer is gedragen.

Weliswaar is de mogelijkheid niet weerlegd, dat wij te doen hebben met een ingewikkelder reflex, waarbij het resultaat evenredig zou zijn met den inwerkingsduur van den hoogen last¹⁾. Het is echter wel zeer onwaar-

¹⁾ Zoo beschrijft Sherrington reflexen van de Vertebratenspier in verbinding met het centrale zenuwstelsel. Hier blijken bij de contractie niet alle eenheden („motor units”) van de spier in actie te komen. Naarmate de spanning hooger is, kunnen reflectorisch meer „motor units” worden ingeschakeld („recruitment”). Uit den histologische opbouw van de Metridiumspier blijkt, dat hier van een verdeling van de spier in eenheden, die elk voor zich met een centraal punt van het zenuwstelsel zijn verbonden, geen sprake is: het netvormige zenuwstelsel breidt zich gelijkmatig over alle spieren uit; de heele spier is een enkele „motor unit”. „Recruitment” is hier dus niet mogelijk.

schijnlijk, dat bij dit dier met zijn primitieve netvormige zenuwstelsel een dergelijke gecompliceerde reflex zou voorkomen.

Het verkregen resultaat versterkt onze zienswijze nog op een tweede punt. Bij de paradox van de crescente zou men kunnen opmerken, dat de decrescente na extra belasting aan den top daarom zoo steil verloopt, omdat zich op dat oogenblik een evenwicht met den nieuwen last nog zou moeten instellen: ook het begin van een rekkingskromme heeft een steil verloop. Fig. 35 toont ons echter, dat ook bij extra belasting, even voordat de top werd bereikt, de decrescente steiler verloopt dan wanneer de hooge last vanaf het begin gedragen werd.

Het voorgaande toont dus nog eens duidelijk aan, dat het verloop van de decrescente mede wordt bepaald door iets, dat aan die decrescente vooraf ging. Door een wijziging in de vorige proef komt dit nog overtuigender naar voren. In plaats van de contracties te doen plaats vinden eerst met den kleinen, daarna met den grooten last, kunnen wij ze alle laten beginnen met den extra last, die dan op verschillende hoogte wordt weggenomen. Daar in het uiterste geval de extra last gedurende de heele contractie inwerkt, wordt deze ter wille van de vergelijkbaarheid bij alle overige contracties weer aangebracht, wanneer de top is bereikt (fig. 36).

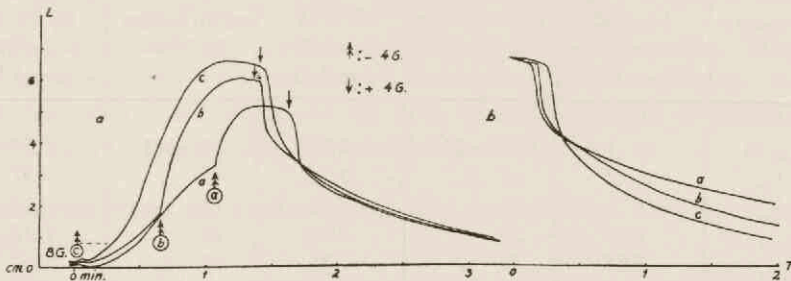


Fig. 36.

Gedeeltelijke ontlastng op verschillende hoogte van de crescente.

I Contractiekrommen op de zelfde basis.

II Decrescenten van deze contracties, geteekend met het zelfde toppunt.

L 12 II.

Uit deze proef blijkt, dat de extra last ook dan invloed heeft op de decrescente, wanneer hij voor het begin daarvan reeds eenigen tijd was verwijderd. Bovendien laat deze proef nog eens zien, dat de groote steilheid

bij extra belasting aan het begin van de decresciente niet alleen kan zijn veroorzaakt door een momenteele reactie van de spier op den nieuwen last.

De decresciente biedt meer weerstand tegen rekking, naarmate gedurende de crescente een hooger last wordt gegeven.

Deze weerstand is des te grooter, naarmate de hooge last over een langer traject van de crescente wordt gedragen, onverschillig of dit traject aan het begin of aan het eind van de crescente ligt.

Wordt de last echter pas na het bereiken van den contractie-top verhoogd, dan verloopt de decresciente juist minder steil.

De invloed van den last op hooge en lage contracties.

Naarmate de structuurgraad lager is, blijkt een verhooging van den last haar invloed op de contractie sterker te doen gelden. Dit toont tabel 17.

Tabel 17.

Verschilende invloed der belasting bij wisselende contractiehoogte.

Hoe hooger de contractie, des te kleiner is over het algemeen de invloed.

I		II		I		II	
Gemiddelde contr. hoogte bij 5 G.	Gemiddelde contr. hoogte bij 1 G. in dezelfde proef ¹⁾	Gemiddelde contr. hoogte bij 5 G.	Gemiddelde contr. hoogte bij 2 G. in dezelfde proef ¹⁾	Gemiddelde contr. hoogte bij 5 G.	Gemiddelde contr. hoogte bij 10 G. in dezelfde proef ¹⁾		
1 m.M.	26	15 m.M.	2.20	13 m.M.	0.15		
1.5 "	16.67	17 "	3.24	15 "	0.47		
1.5 "	10	33 "	1.27	18 "	0.14		
4 "	6.25	33 "	0.94	24 "	0.17		
4 "	5.75	39 "	1.21	32 "	0.62		
4 "	3.50			35 "	0.43		
13 "	2.69			35 "	0.43		
				38 "	0.34		
				45 "	0.57		
				45 "	0.66		
				48 "	0.33		
Uit proefserie A							

¹⁾ Niet uitgedrukt in absolute maat, doch in verhouding tot de gem. contr.h. bij 5 G. in zelfde proef

In de eerste kolom is de gemiddelde contractiehoogte aangegeven bij 5 G. („standaardcontractie”). In de tweede kolom is vermeld hoeveel maal de contracties bij anderen last in dezelfde proef hooger of lager waren dan de standaardcontractie. Uit de tabel blijkt, dat het verschil

in hoogte tusschen contracties bij hoogen en bij lagen last kleiner is naarmate de standaardcontractie hooger is.

Hoewel het voor de hand ligt, dat de verlagende invloed van den last op de structuurgraad minder groot is, naarmate de structuurvorming in de spier beter verloopt, kunnen wij uit deze gegevens geen gevolgtrekkingen maken, zoolang ons de aard van de structuurverlaging door den last niet nader bekend is.

Heilvermogen en draagvermogen van de Metridiumspier.

In het voorgaande is ons gebleken, dat bij de Metridiumspier het leveren van uitwendigen arbeid door contractie gepaard gaat met structuurvorming.

Aan den anderen kant zagen wij, dat bij het heffen van een grooten last de structuurvorming juist minder goed verliep.

Deze schijnbare tegenstrijdigheid past echter geheel in het biologische beeld, dat wij ons van deze spier hebben gevormd.

Zij heeft niet tot taak, bij de samentrekking een grooten uitwendigen weerstand te overwinnen, doch moet een geringen overdruk gedurende langen tijd vasthouden (blz. 4).

Wij zagen reeds, hoe bij de niet geprikkelde spier de handhaving van den vorm grootendeels geschiedt met behulp van de natuurkundige eigenschappen van de spiersubstantie: recovery bij terugkeer tot de oude lengte (blz. 25), stuwing bij snelle uitrekking (blz. 33).

Bij de gecontraheerde spier vinden wij nu iets dergelijks. Weliswaar is het effect van de contractie bij lagen structuurgraad kleiner, doch het oeconomisch vasthouden van de eens verkregen lengte is gemakkelijker door de vergrooting van den plastischen weerstand.

Structuurgraad en contractieniveau; vergelijking met de voetspier van Helix.

Niet alleen bij de vergelijking van het gedrag van de Metridiumspier in verschillende omstandigheden, doch ook bij de vergelijking van analoge spieren bij verschillende dieren vinden wij den invloed van den structuurgraad. Als voorbeeld hiervan diene een enkele proef bij de wijngaardslak *Helix pomatia*.

P r o e f.

Een Helixvoet (met hoogen, doch niet volledigen structuurgraad, zie blz. 113), wordt belast met 2 G., en met tusschenpoozen van 4 min.

geprikkelde; dan wordt de last tot 7 G. verhoogd. Na een rusttijd wordt opnieuw geprikkelde. Tenslotte wordt de last weer teruggebracht tot 2 G., waarna de prikkeling wordt herhaald (fig. 37, tabel 18).

Tabel 18.

De inloed van den last op de plaats van de contractiebasis bij de voetspier van Helix. (Opeenvolgende contracties van het zelfde dier in chronologische volgorde).

Bij lagen last ligt de basis der opeenvolgende contracties telkens hooger, bij hoogeen last telkens lager.

Tijdsruimte tusschen de contracties met hetzelfde gewicht : 4 minuten.

Nr. kromme	Last	Ligging contractiebasis boven een horizontale lijn
Ah 3 (fig. 37)	2 G.	10 m.M.
		11 "
		12.5 "
		13 "
	7 ..	24 "
		19 "
		14 "
	2 ..	23 "
		29 "
		32 "
		34 "
	Ah 4	2 ..
36 "		
41 "		
42 "		
12 ..		51 "
		51 "
		50.5 "
		49.5 "
2 ..		68 "
		74 "
	77 "	
	79 "	

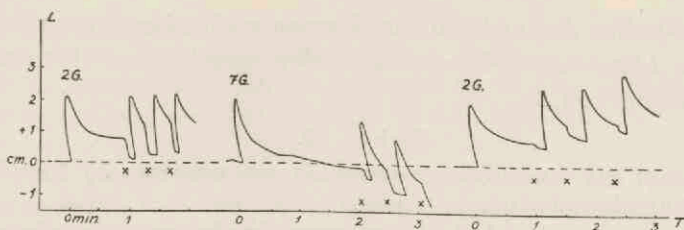


Fig. 37.

Voetspier van *Helix*. De invloed van den last op de plaats van de contractiebasis.
x: registratietrommel stilgezet.

A h 3.

Uit deze proef blijkt:

1. De grootte van den last heeft weinig invloed op de hoogte van de contractie en de steilheid van de crescente.
2. De grootte van den last heeft een sterken invloed op de plaats van de contractiebasis (contractieniveau).

Met een geringe deeltjesverschuiving zijn beide verschijnselen te verklaren: gedurende de crescente ontbreekt geheel of gedeeltelijk het slippen (gevolg: kleine invloed van den last), gedurende de decrescente ontbreekt geheel of gedeeltelijk de stuwing (gevolg: groote invloed van den last). Omdat door het ontbreken van de stuwing de rekking niet wordt geremd, heeft het tijdsinterval tusschen twee op elkaar volgende contracties bij *Helix* een aanzienlijk grooter invloed op de plaats van de contractiebasis dan bij *Metridium*. Is dit interval namelijk klein, dan heeft de spier geen gelegenheid, om tot zijn oude lengte terug te keeren; is het daarentegen groot, dan is de spier door de rekking zijn oorspronkelijke lengte reeds gepasseerd. De tijd tusschen twee contracties speelt in dit geval dus de rol van „beperkende factor”.

Daar de rekking bij *Metridium* over het algemeen door de stuwing vrijwel tot stilstand wordt gebracht, is het hier mogelijk, het interval zoo groot te kiezen, dat de tijd bijna niet meer van invloed is op de lengte, die de spier aanneemt.

Het is overigens goed er op te wijzen, dat wij hier slechts met gradueele verschillen tusschen de beide spieren hebben te doen. Zoo blijkt juist uit het feit, dat de *Helix* spier geen vaste „uitgangslengte” bezit dat ook hier een deeltjesverschuiving, en dus een zekere stuwing, aanwezig moet zijn. Het gaat dus bij *Helix* niet zoo zeer om het ontbreken van stuwing als wel om het optreden van een kleinere stuwingsconstante

(zie blz. 35). Aan den anderen kant kunnen wij het beschreven verschijnsel ook bij *Metridium* wel eens aantreffen, zooals tabel 19 toont, al is dit een uitzondering.

Tabel 19.

De invloed van den last op de plaats van de contractiebasis bij Metridium. Rangschikking chronologisch.

Bij lagen last ligt de basis der opeenvolgende contracties telkens hooger, bij hoogen last telkens lager.

Tijdsruimte tusschen de contracties met hetzelfde gewicht: 10 minuten.

Nr. kromme	Last	Ligging contractiebasis boven een horizontale lijn
A 9, 10	5 G.	23 m.M.
		36 "
		41 "
	10 "	12 "
		10 "
		11 "
	5 "	12 "
		15 "
		18 "

Samenvattend komen wij dus tot het volgende resultaat:

Bij den voet van *Helix* heeft de last minder invloed op de crescente en meer invloed op de decrescente dan bij onze *Metridium*spier.

Beide verschijnselen zijn te verklaren door een hooger en structuurgraad.

Bij het nagaan van den structuurgraad bleek duidelijk, dat er verband bestaat tusschen de processen tijdens de crescente en die tijdens de decrescente. Echter ook buiten de verschijnselen om, die op den structuurgraad betrekking hebben, vinden wij hiervoor aanwijzingen. Dikwijls blijkt, dat een bepaalde verhouding in steilheid tusschen crescente en decrescente („een bepaald contractietype”) onder verschillende omstandigheden gehandhaafd blijft. Wij geven hieronder enkele voorbeelden.

Bij 16° C. crescente en decrescente even steil. Deze verhouding blijft bij 2° gehandhaafd, hoewel de steilheid vermindert (B 26).

Bij 16° C. crescente en decrescente even steil. Bij 4° zelfde verhouding, hoewel de steilheid in de kou sterke schommelingen vertoont (B 18).

Bij 20° C. crescente veel steiler dan decrescente. Bij 5° zelfde verhouding (B XVII) die ook een dag later nog blijkt te bestaan (B XXI, 16°—8°).

Hoewel wij deze gevallen niet nader kunnen ontleden, toonen zij ons toch, dat ook nog op andere wijze, dan wij die hebben nagegaan, de processen tijdens de decrescente afhankelijk zijn van die gedurende de crescente.

DE VERGELIJKING VAN REKKINGSKROMME EN CONTRACTIE- DECRESCENTE BIJ ISOMETRISCHE REGISTRATIE.

In het voorgaande hebben wij den belangrijken rol leeren kennen, die de plastische weerstand gedurende de decrescente speelt. Aan den anderen kant bleek de contractie-decrescente zich toch van de rekkingskromme bij de rustende spier te onderscheiden door het optreden van een spontane verslapping. Aan de decrescente is zonder meer niet te zien welk aandeel bij het tot stand komen ervan de strekking der elastische elementen heeft en welk aandeel de rekking van de plastische massa. Wanneer wij beide processen wilden onderscheiden, moesten wij in het verloop van de decrescente ingrijpen (rem- en ontlastingspauze). Een methode om ook bij de intacte decrescente het aandeel te bepalen van de spontane verslapping, zou een vergelijking zijn met een rekkingskromme onder de zelfde omstandigheden. Dit is echter niet uitvoerbaar, bij gebrek aan een vergelijkbaar uitgangspunt voor beide krommen. De decrescente bezit namelijk een scherp bepaald beginpunt: de contractietop, en een eindpunt dat slechts weinig minder is bepaald: de contractiebasis. Bij de rekkingskromme daarentegen is het eindpunt onbepaald, terwijl de omstandigheden aan het beginpunt, bij de plotselinge belasting, zeker niet te vergelijken zijn met die aan den contractietop.

Nu doet zich dit bezwaar niet voor bij de isometrische registratie. Hier namelijk is het eindpunt gegeven door het spanningsloos raken van den schrijver, terwijl wij het beginpunt van de rekkingskromme zoo kunnen kiezen, dat de spanning dan even groot is als aan den contractietop.

Wij zullen daarom ons onderzoek besluiten met een rechtstreeksche vergelijking van het verloop van rekkingskromme en decrescente.

Aan het begin van dit gedeelte is het goed, er op te wijzen, dat de registratie feitelijk niet zuiver „isometrisch” is, daar de lengte van de spier noodzakelijkerwijs iets moet veranderen, om den schrijver te doen uitslaan.

Dit geeft ons trouwens het recht, ook hier van „rekingskromme” te blijven spreken, al moeten wij in het oog houden, dat de rekking in dit geval een geheel ander karakter draagt.

Proef.

Een spier, bevestigd aan den isometrischen schrijver, wordt geprikkeld en de contractie wordt geregistreerd. Daarna wordt de trommel teruggedraaid, tot de schrijver weer op het uitgangspunt staat. Het vergelijkbare begin voor de rekking wordt nu verkregen door den „vasten” ophanghaak van de spier zoo ver terug te trekken, tot de schrijver de zelfde spanning aanwijst als aan den contractietop. Om de zelfde omstandigheden te scheppen als bij de contractie, geschiedt dit terugtrekken niet plotseling, doch wordt de beweging met behulp van een schroefstatief zoo geregeld, dat de spanning zoo nauwkeurig mogelijk in dezelfde mate toeneemt, als tijdens de crescente. Als de spanning van den contractietop bereikt is, wordt het terugtrekken beëindigd en wordt de rekingskromme verder geregistreerd (fig. 38, tabel 20).

Tabel 20.

Vergelijking spanningsverloop bij rekingskromme¹⁾ en decrescente (isometrische registratie).

Sterkere spanningsvermindering tijdens de decrescente.

Nr. kromme		Ordinaatvermindering (teruggang schrijver)	
		½ min. na maximum spanning	1 min. na maximum spanning
K 3 I (fig. 38)	Rekingskromme	2 m.M.	1 m.M.
	Decrescente	3 „	2 „
K 4 II	Rekingskromme	2 „	- „
	Decrescente	3 „	- „
K 6 III	Rekingskromme	2 „	0,5 „
	Decrescente	5 „	1,5 „

¹⁾ Voor de techniek van de rekingskromme zie boven.

De spanning blijkt in de decrescente (a) sneller af te nemen, dan de rekingskromme (b). Dit wijst op de aanwezigheid van een spontane verslapping bij de decrescente.



Fig. 38.

Vergelijking tusschen contractiedecrescente en rekkingskromme, opgenomen met den isometrischen schrijver.

- a. Contractie.
- b. Stijgend deel: door verlenging van de spier wordt kunstmatig de spanning vergroot in het zelfde tempo, als dit bij de contractie geschiedde.
Dalend deel: geen kunstmatige lengteverandering.

K 3 I.

Dat het voor het verloop van de rekkingskromme van belang is met welke snelheid de uitgangsspanning tot stand komt, leerden ons de proeven van blz. 27: Wanneer het spannen van de spier snel geschiedt, worden de elastische elementen in het aannemen van hun nieuwen vorm geremd.

Indien het steilere verloop van de decrescnte inderdaad is toe te schrijven aan een spontane verslapping, moet dit tot uiting komen in het effect van een rempauze.

Proef.

De vorige proef wordt herhaald; beide malen wordt echter een rempauze ingelascht van 3 min., wanneer de maximum spanning is bereikt (fig. 39, tabel 21).

Tabel 21.

Vergelijking steil traject na rempauze bij rekkingskromme¹⁾ en decrescnte (isometrische registratie).

Grooter steil traject bij de decrescnte.

Nr. kromme		Steil traject na 3 min. rempauze
K 4 I	Rekkingskromme	2 m.M.
	Decrescente	6.5 „
K 4 II (fig. 39)	Rekkingskromme	2 „
	Decrescente	7 „
K 5 IV	Rekkingskromme	3.5 „
	Decrescente	5.5 „

¹⁾ Voor de techniek van de rekkingskromme zie blz. 86.

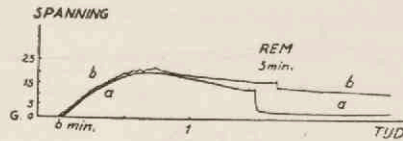


Fig. 39.

Rempauze bij decrescente en rekkingskromme met isometrische registratie.

- a. Contractie.
- b. Rekking (nadere verklaring zie fig. 38).

K 4 II.

Na het openen van de rem treedt bij de decrescente (a) een steil traject op, dat bijna tot de abscis reikt, terwijl de rekkingskromme (b) vrijwel geen steil traject vertoont. Daar uit de vergelijking blijkt, dat het groote steile traject in de decrescente niet berust op relaxatie, is hiermee aangetoond, dat de snellere spanningsvermindering gedurende de decrescente inderdaad berust op een spontane verslapping.

Om onze vergelijking te voltooien, lasschen wij ten slotte een ontspanningspauze in, die dus den rol vervult van de ontlastingspauze bij de isotonische registratie.

Proef.

Op de zelfde wijze als hiervoor worden een contractie- en een rekkingskromme opgenomen. In beide gevallen wordt nu echter, wanneer de maximum spanning is bereikt, de „vaste” ophanghaak geleidelijk zoo veresteld, dat de spanning juist tot 0 daalt. Na 1 min. wordt de haak niet te snel zoo ver teruggedraaid, tot de lengte opnieuw is bereikt, die de spier bezat bij de maximale spanning (fig. 40, tabel 22).

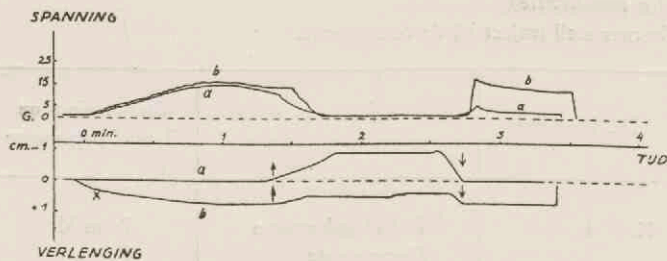


Fig. 40.

Ontspanningspauze bij decrescente en rekkingskromme met isometrische registratie.

- a. Contractie.
- b. Rekking (nadere verklaring zie fig. 38).
- x: Verlenging.
- ^: Verkorting, tot de spanning verdwenen is.
- v: Terugkeer tot de oude lengte.

K 7 II.

Tabel 22.

Spanningsverloop na ontspanningspauze bij isometrische registratie; vergelijking rekkingskromme ¹⁾ en decrescente.

Bij terugkeer tot de oude lengte, aan het eind van de pauze neemt de spanning bij de decrescente minder toe dan bij de rekkingskromme.

Nr. kromme		Spanning dadelijk na herstel van de oude lengte na een ontspanningspauze
K 7 II (fig. 39)	Rekkingskromme	17 G.
	Decrescente	5 „
K 7 III	Rekkingskromme	19 „
	Decrescente	5 „

¹⁾ Voor de techniek van de rekkingskromme zie blz. 86.

Gelijktijdig met de spanningsverandering werd ook de verplaatsing van den „vasten” haak, dus de lengteverandering van de spier opgeteekend.

Bij de vergelijking blijkt:

1. Om de spanning te doen verdwijnen, moet de gecontraheerde spier (a) veel sterker worden verkort dan de gerekte (b). Hieruit blijkt, dat de spier aan den contractietop een spanningoverschot heeft: wanneer bij het verplaatsen van den ophanghaak de spanning wegvault, wordt deze eenigen tijd nog uit dit overschot aangevuld, zoodat een verdere verkorting noodig is om de spanning te verlagen. Ook bij de isotonische proeven hebben wij dit spanningoverschot reeds leeren kennen bij de ontlasting aan den contractietop (blz. 55).
2. Een terugkeer tot de lengte van vóór de ontspanning doet de spanning in de spier, die contraheerde, veel minder stijgen dan in de spier, die gerekt werd. Dit verschil is des te opmerkelijker, omdat de geprikkelde spier sterker verlengd moet worden dan de gerekte om de oude lengte weer te bereiken. Wanneer desondanks de spanning bij de rustende spier sterker stijgt, moet deze bij de geprikkelde spier tijdens de rempauze verminderd zijn door de spontane ver-slapping. Dit bevestigt de uitkomst van de proeven met een rem-pauze.
3. Dadelijk, nadat de oude lengte is bereikt, valt de spanning in beide

gevallen eerst snel af, om geleidelijk op een constant niveau te blijven staan. Zooals wij op blz. 28 bespraken, wijst dit op een plastische remming van de vormverandering der elastische elementen. Hierdoor wordt dus ook bij de isometrische registratie nog eens aangetoond, dat de decresciente eveneens plastische eigenschappen bezit.

Wij kunnen deze proeven als volgt samenvatten:

Bij isometrische registratie blijkt de contractiedecrescente zich van de rekkingskromme te onderscheiden door een duidelijke spontane verslapping. Daarnaast vertoont de decrescente echter ook plastische eigenschappen.

PASSIEVE EN ACTIEVE INEENSCHUIVING DER PLASTISCHE MASSA.

Bij het nagaan van den invloed van den last op den structuurgraad is ons gebleken, dat een hooge last de plastische weerstand gedurende de decrescente vergroot. Hiermee schijnen de resultaten met isometrische registratie in tegenspraak. Bij de isometrische schrijver stijgt de spanning zoo snel, dat de spier vrijwel niet tot een verkorting in staat is. In zekeren zin kunnen wij de isometrische contractie daarom beschouwen als een contractie bij maximale belasting. Wij zouden dus een grooten plastischen weerstand tijdens de decrescente verwachten. In tegenstelling daarmee echter komt nergens de spontane verslapping duidelijker naar voren dan hier. Tabel 23 toont dit nog eens aan: reeds na zeer korte rempauze blijkt het grootste deel van de spanning verdwenen.

Tabel 23.

Steil traject na rempauze met isometrische registratie.

Reikt reeds na korte rempauze vrijwel tot de abscis.

K 9 III Uitslag schrijver aan contractietop: 9 m.M. Steil traject na $\frac{1}{2}$ min. rempauze: $5\frac{1}{2}$ m.M.
K 9 II " " " " 9 " " " " 1 " " 7 "

Willen wij hiervoor een verklaring vinden, dan moeten wij nagaan, in welk opzicht de omstandigheden in beide gevallen verschillen. Nu ligt een opmerkelijk onderscheid hierin, dat bij de isometrische contractie een veel kleinere vormverandering optreedt dan bij de isotonische. Een kleine vormverandering brengt een kleine deeltjesverschuiving met zich mee. Op twee manieren uit zich dit in de decrescente: ten eerste heeft in een zoo klein verlengingstraject als bij de isometrische registratie beschikbaar is, de stuwning vrijwel geen gelegenheid om zich te doen gelden. Ten tweede kan er tijdens de decrescente geen plastischen weerstand geboden wor-

den, wanneer gedurende de contractie de deeltjes niet worden ineengeschoven. Beide omstandigheden moeten er toe leiden, dat de plastische weerstand in de decresciente klein is, waardoor de spontane verslapping der elastische elementen minder wordt geremd.

Uit dit gedrag van de spier kunnen wij een zeer belangrijke conclusie trekken. Wij keeren hiertoe terug tot de vraag, die aan het begin stond van ons onderzoek: Berust de contractie van de Metridiumspier op een verkorting der elastische elementen of op een deeltjesverschuiving in de plastische massa? Wij hebben gezien, dat bij de contractie een verkorting van de elastische elementen zeker optreedt. Daarnaast hebben wij echter een aanzienlijke deeltjesverschuiving kunnen aantoonen. Een belangrijk punt bleef echter onopgelost: Het ineenschuiven van de plastische massa hoeft nog niet te wijzen op het plastische karakter van de contractie. De recovery van de niet geprikkelde spier toont ons namelijk, dat zulk een ineenschuiving tot stand kan komen, zonder dat er van een actieve contractie sprake is. Wellicht geschiedt het zelfde, wanneer de elastische elementen zich verkorten na een prikkeling in plaats van tengevolge van een uitwendig spanningsverschil zooals bij de recovery. Dan zou dus ook bij de contractie het ineenschuiven van de plastische massa een *gevolg* zijn en geen *oorzaak* van de verkorting. De vraag blijft dus bestaan: Heeft de ineenschuiving van de plastische massa tijdens de contractie passief of actief plaats?

Voor zoover wij dit kunnen overzien, geeft de uitkomst van de vorige proeven hierop het antwoord. Indien de ineenschuiving actief is, vindt zij plaats als reactie op de prikkel, indien zij echter passief is, vindt zij plaats als gevolg van de verkorting der elastische elementen. Bij de isometrische contractie hebben wij het geval, dat de prikkel gegeven wordt, doch de verkorting uitblijft. Daar een vergelijking met de rekingskromme leert, dat de plastische weerstand in de decresciente niet verhoogd is, mogen wij hieruit besluiten, dat de ineenschuiving veroorzaakt wordt door de verkorting der elastische elementen en niet door de prikkeling.

Wij moeten echter bij deze beschouwing een voorbehoud maken: onze conclusie heeft slechts betrekkelijke waarde, zoolang wij niet beter op de hoogte zijn van wat er tijdens de isometrische contractie geschiedt. Tusschen de omstandigheden bij de isometrische en de isotonische contractie bestaan er nog andere verschillen, dan in de mate van verkorting alleen. De invloed van die verschillen op het verloop van de contractie

kunnen wij nog niet overzien. Zoo is de wijze van belasting gedurende de crescente in beide gevallen geheel anders. Tenslotte moeten wij ermee rekening houden, dat, door de spontane verslapping der elastische elementen, bij de decrescente een deel van den plastischen weerstand wordt gecompenseerd. Zoo blijft de mogelijkheid bestaan, dat toch ook bij de isometrische decrescente de plastische weerstand is verhoogd, zonder dat dit bij een vergelijking met de rekkingskromme tot uiting komt.

Wij komen dus tot de volgende slotsom:

Uit onze proeven is niet gebleken, dat de contractie van de onderzochte Metridiumspier anders tot stand komt dan door een verkorting van de elastische elementen. De belangrijke rol, die de deeltjesverschuiving in de plastische massa speelt gedurende het heele contractieproces, is waarschijnlijk van passieven aard.

HET VERBAND MET HET WERK VAN ANDERE ONDERZOEKERS.¹⁾

VERGELIJBARE RESULTATEN UIT ANDERE ONDERZOEKINGEN.

Wij willen nu een aantal resultaten van andere onderzoekers bespreken. Om overzichtelijk te blijven, zullen wij ons zoo veel mogelijk beperken, en uit hun werk slechts dat aanhalen, wat voor een vergelijking met onze uitkomsten van direct belang is. Om deze vergelijking te vergemakkelijken, rangschikken wij de gegevens groepsgewijs.

Remfactor.

Helix, voetspier. M a a s [29], blz. 26, fig. 8; [27], blz. 487, fig. 31 bepaalde de recovery volgens de zelfde methode als wij (blz. 24). Na ontlasting treedt ook hier een snelle verkorting op, gevolgd door een langzame: (plastische remming). Bij 3° C. nam de verkorting na uren nog toe: Recovery na 1 min. 30% van de rekking, na 5 uur 72%, na 17 uur 84%.

V a n d e r F e e n [19], bl. 5, fig. 1; [27], blz. 494, fig. 36 toonde aan, dat de plastische weerstand van de Helixvoet vermindert bij hooge temperatuur: De rekkingskromme bij 8 G. verliep des te steiler, naarmate bij een hoogere temperatuur werd gerekt. De spieren stonden onder invloed van cocaine, dat de contractiliteit opheft, om aan te toonen, dat de weerstand tegen rekking inderdaad van plastischen aard is, en niet berust op een contractieproces.

Aplysia, voetspier. J o r d a n [20]; [27], blz. 453, fig. 9 vergeleek de contractie bij prikkeling in zeewater en in zeewater met magnesiumchloride.

¹⁾ Veel van de te bespreken onderzoekingen worden — in een ander verband — ook door J o r d a n behandeld in de *Ergebn. d. Physiol.* 40. Om in dat geval het raadplegen te vergemakkelijken wordt in het volgende, behalve de oorspronkelijke publicatie, tevens de plaats in J o r d a n's overzicht aangehaald.

MgCl₂ vermindert bij *Aplysia* den plastischen weerstand, zonder de contractie aan te tasten. Bij prikkeling in zeewater met MgCl₂ bleek de contractiehoogte veel grooter, wat op een wegvallen van de plastische remming wijst (zie echter blz. 122).

Rana, maag. Mej. A. E. Wolff (proeven niet gepubliceerd) kreeg het zelfde resultaat als M a a s bij *Helix*: een snelle verkorting na ontlasting, die overgaat in een langzame.

Rana, musculus sartorius. G a s s e r en H i l l [14], blz. 404 toonden ook bij de dwarsgestreepte spier een demping der elastische vormverandering aan. Hun methode — verplaatsing van het „vaste” ophangpunt van de spier bij isometrische registratie — was in principe de zelfde, als die, welke wij later gebruikten (blz. 27). Zij werkten echter niet met de rustende spier doch met de spier in tetanische contractie. Hun resultaten stemmen volkomen met de onze overeen: bij een vrij snelle terugtrekking van het „vaste” punt (verlenging van de spier) loopt de spanning eerst hooger op dan met den inwendigen toestand overeen komt, (blz. 410, fig. 8, 8—10); bij een snel meegeven van het „vaste” punt (verkorting van de spier) valt de spanning eerst sterker af (blz. 406, fig. 4). In beide gevallen wordt de evenwichtsspanning eerst geleidelijk bereikt (vergelijk onze fig. 8, blz. 28).

Slipfactor.

Rubber. V a n R o s s e m en v a n d e r M e y d e n [37] vonden, dat de recovery van rubber kleiner was bij hoogere temperatuur. Een schijfje 15 min. geplasticeerde rubber werd ongeveer 25 min. lang samengeperst onder constanten druk. Vervolgens werd de druk opgeheven en de diktevermeerdering bepaald op verschillende tijdstippen. Fig. 29 geeft een overzicht van hun in tabel 2 samengevatte uitkomsten.

Deze uitkomsten vullen de onze aan (blz. 25): bij hoogere temperatuur is een grootere slipfactor te verwachten. Onze proeven dienaangaande bij de *Metridium*spier vertoonden echter zoo'n groote strooiing, dat hieruit geen gevolgtrekking was te maken. Zij werden dan ook niet vermeld.

Metridium, kringspier. Ook J o r d a n [23], blz. 19, fig. 4; [27], blz. 489, fig. 32 trekt uit een proef bij de *Metridium*spier de conclusie, dat de recovery wordt verlaagd door warmte. Een spier wordt gerekt bij 12 en 29° C. met 26 G. Dan wordt hij totaal ontlast door optrekken van den schrijver. Na 1/2 min. wordt de volle last voorzichtig weer aangebracht.

Het blijkt nu, dat de spier bij 12° plastischen weerstand begint te bieden op een grootere hoogte boven het punt, waarop werd onlast, dan bij 29°.

Hoewel J o r d a n's conclusie in hoofdzaak juist is, valt tegen deze proef toch op te merken, dat de hoogte boven het ontlastingspunt, waarop de spier weer plastische weerstand biedt, in dit geval geen zuivere maat voor de recovery is. Deze hoogte namelijk wordt mee door de stuwung bepaald. En door de temperatuurswisseling verandert niet alleen de recovery, doch worden tevens de voorwaarden voor de stuwung gewijzigd (minder plastische weerstand, grootere rekkingsnelheid). Weliswaar staat bij de eerste afwijking van de verlengingskromme van het verticale traject de stuwung nog aan het begin van haar ontwikkeling, doch wij moeten ook op dit punt reeds haar invloed niet uitsluiten, daar de kromme even lager al een scherp omslag vertoont.

Helix, voetspier. Ook bij *Helix* vond J o r d a n [25], blz. 800, fig. 4; [27], blz. 523, fig. 56, dat de gerekte spier zich bij ontlasting minder verkort, wanneer aan deze ontlasting een rempauze vooraf ging (relaxatie). Ook in de niet geprikkelde *Helix*spier vormen de elastische elementen dus geen ononderbroken stelsel.

H e r t e r [16a] toonde bij *Helix* het optreden aan van een slipfactor gedurende de contractie. De rekkingskromme verliep steiler, wanneer hij de spier eenigen tijd van te voren prikkelde met gefixeerde uiteinden.

Rana, maag. M e j. W o l f f vond hier het zelfde verschijnsel, als juist bij *Helix* werd besproken.

Stuwung.

Rubber. M a a s [29], blz. 16, fig. 3; [27], blz. 514, fig. 50 bewees het optreden van stuwung bij plastische rubber door het aantoonen van de „paradox van de decrescente” (zie J o r d a n, twee alinea's verder).

Ook J o r d a n [25], blz. 797, fig. 1; [27], blz. 500, fig. 39b toonde de stuwung bij rubber aan, langs een anderen weg: steil traject na rempauzen in de trekkingskromme.

Metridium. J o r d a n [23], blz. 26, fig. 10; [27], blz. 514, fig. 49 richtte de volgende proef in, om het optreden van stuwung in de contractiedecres-

cente aan te toonen: De spier wordt onbelast geprikkeld. Aan den top van de contractie wordt belast met 26 G. Nadat de uitgangslengte is bereikt, wordt opnieuw ontlast en weer geprikkeld. Den top wordt nu niet alleen belast met 26 G., doch bovendien met een extra gewicht van 37 G. Na korten tijd wordt deze extra last weggenomen: hierdoor kan de stuwing, die optrad tengevolge van de snelle rekking door den hoogen last, zich nu uiten in een horizontaal traject. De tweede kromme, die eerst steiler liep, snijdt daarom nu de eerste. Hoewel de kromme bij hoogen last dus aanvankelijk sneller de abscis nadert, wordt deze toch door de kromme bij lagen last het eerst bereikt: „*paradox van de decrescente*” (J o r d a n).

J o r d a n [23], blz. 4, toonde verder aan, dat bij kleine belasting de Mertridiumspier geen stuwing vertoont (geen hellingsverandering van de rekkingkromme en geen steil traject na rempauze). In onze proeven hebben wij niet met zulk een kleinen last gewerkt, waarom dit resultaat ter aanvulling vermelding verdient. Ook hieruit blijkt weer, dat voor het optreden van stuwing niet alleen een aanzienlijke plastische weerstand noodig is, doch dat het noodzakelijk is, dat „een groote weerstand met groote snelheid overwonnen wordt”.

Rana, maag: M e j. W o l f f toonde hier stuwing aan: „*paradox van de decrescente*”. Aan den anderen kant bleek uit haar proeven, dat de stuwing minder groot was dan bij Metridium. Zoo toont haar rekkingskromme no. 28 vrijwel geen steil traject.

Verlenging van begin rekking met 20 G. tot begin pauze: 80 m.M.

Steil traject na pauze van 10 min.: 3 m.M.

Steil traject na latere pauze van 30 min.: 3 m.M.

Verder kan een groot steil traject na rempauze aan den contractietop zeer geleidelijk overgaan in een rekkingskromme, zonder dat er merkbare stuwing optreedt: b.v. kromme 50: contractiehoogte 25 m.M., steil traject 14 m.M.

Recovery.

Holothuria, cutis. De huidspierzak van deze zeeekomkommer, welke door J o r d a n [18] is onderzocht, bestaat uit een vrij dikke plastische laag, de cutis, waaroverheen de huid ligt, en waaronder overlansche spierbanden loopen. Deze plastische laag verleent het dier zijn stevigheid. J o r d a n [18] blz. 400, fig. F; [27], blz. 485, fig. 30, vond, dat deze cutis sterk rekbaar was, doch een zeer geringe recovery bezat. Een overlans uitgesne-

den reep werd ontdaan van de spierbanden en gedurende 40 min. gerekt met 21 G. Dan werd ontlast tot op 3 G., nadat eerst was geremd, waardoor de elastische verkorting van den trekdraad afzonderlijk kon worden opgeteekend. Na het openen van de rem bedroeg de grootste recovery slechts 1,9% van de verlenging (39 m.M.) door de rekking. Ook hier treedt plastische remming op; de grootste recovery is eerst na 3 min. bereikt; daarna bleef de lengte 3 min. ongeveer constant („horizontaal traject”), om dan weer toe te nemen tengevolge van de rekking door den overgebleven last. Een ander maal trad een verkorting van 3,9% op onder de zelfde proefomstandigheden (fig. F).

Met deze cutis nam J o r d a n [18]; [27], blz. 462 een andere proef, welke voor ons van groot belang is. De cutis is onder normale omstandigheden niet prikkelbaar. Bij grove mechanische prikkeling echter (steken met een naald b.v.) is hij tot een kleine contractie in staat, waarbij hij van een kraakbeenachtige consistentie wordt (zie onze blz. 122). Wij kunnen deze laag dus opvatten als een spierwand, met bijna uitsluitend vasthoudfunctie. J o r d a n nu liet zien, dat stukjes, uit deze laag geknipt, plastischen weerstand boden bij een kleinere dan de oorspronkelijke lengte, wanneer hij ze kunstmatig in elkaar schoof (blz. 429 en fig. H. en J.). Hiermee toonde hij aan met een rechtstreeksch experiment, wat wij (blz. 23) langs indirecten weg hadden aangenomen als grondslag van de recovery: plastische weerstand bij kleinere lengte door passieve ineen-schuiving der plastische massa. J o r d a n toont ons hierbij niet slechts een gedrag van de plastische laag, dat alleen tot uiting komt in zelfgekozen proefomstandigheden: Hij wijst erop, dat ook bij het intacte dier zulk een passief ineen-schuiven een belangrijken rol moet spelen: Bij aanraking verkort het dier zich aanzienlijk, zonder dat het zijn turgor verliest. Waar is gebleken, dat de plastische laag onder normale omstandigheden zich niet actief verkort, moet hij dus wel zijn ineengeschoven bij het samen-trekken van de overlansche spierbanden.

Decrescente.

Metridium. J o r d a n [23], blz. 23, fig. 5; [27], blz. 512, fig. 48 leidde uit zijn proeven af, dat er bij *Metridium* vrijwel geen spontane verslapping optrad. Uit onze proeven echter is gebleken, dat deze conclusie niet juist is (zie bijvoorbeeld blz. 46). Weliswaar wordt de spontane verslapping dikwijls gemaskeerd, doch onder gunstige omstandigheden treedt zij onmiskenbaar naar voren.

Helix, voetspier. De Mares van Swinderen [30], blz. 41, fig. 7; [27], blz. 504, fig. 42 toonde het bestaan van contracties met volledige spontane verslapping bij *Helix* aan, door tijdens een rekking de voet zacht te prikkelen. De laatste deelen der contractiedecrescenten bleken alle te liggen op een vloeiende lijn, van de gedaante van de rekkingskromme. Hieruit is af te leiden, dat het verloop van de rekkingskromme door de contracties niet wordt gestoord. Gedurende deze contracties wordt de plastische massa dus niet ineen geschoven.

Aplysia, voetspier. Jordan [22]; [27], blz. 507, fig. 43—45 toonde aan, dat de weinig steile decrescente bij *Aplysia* niet berust op een hoogen plastischen weerstand. Terwijl *Aplysia* over het algemeen contracties vertoont met steile crescente en decrescente, kan onder ongunstige omstandigheden (zeer sterke prikkeling, hooge last) een weinig steile decrescente optreden: „Reiztonuseffekt” (Jordan). Hoewel dit schijnt te wijzen op een lageren structuurgraad, blijkt hier toch een geheel ander mechanisme in het spel: Na een rempauze van 5 min, aan den contractietop treedt een steil traject op, vrijwel tot de abscis. Het zelfde blijkt uit den invloed van enkele chemische stoffen. Magnesiumchloride vernietigt bij *Aplysia* den plastischen weerstand, oefent daarentegen geen invloed uit op het „Reiztonuseffekt”. Dit wordt aan den anderen kant vergroot door de inwerking van tyramine, dat den plastischen weerstand niet verandert. Tyramine is een hormoon, dat de contractie bij de Cephalopoden verlengt, een contractie, die een zuiver elastisch karakter draagt.

Uit dit alles blijkt, dat de weinig steile decrescente bij hoogen last bij *Aplysia* niet is toe te schrijven aan een verhooging van den plastischen weerstand, doch aan een vertraagde verslapping der elastische elementen.

Helix, voetspier. Jordan [26], blz. 1045; [27], blz. 521 toonde ook hier het bestaan van een vertraagde verslapping aan.

Dat deze ook bij *Metridium* kan voorkomen, zagen wij uit de proef van fig. 18 b.

Rana, maag. Meij. Wolff toonde aan, dat ook bij de maag van *Rana* groote verschillen in structuurgraad kunnen optreden. Naast contracties met een aanzienlijk steil traject na rempauze aan den top (kromme 50: contractiehoogte 25 m.M., rempauze 5 min., steil traject 14 m.M.) kunnen in andere proeven contracties optreden, waar zoo'n steil traject bijna geheel uitblijft (kromme 54: contractiehoogte 22—13 m.M.; rempauze 1, 6, 12,

190 min., steil traject 2, 2, 2½, 2 m.M.).

Uit haar proeven blijkt, dat ook bij contracties met een duidelijk steil traject, de grootte hiervan dikwijls weinig afhangt van de lengte van de rempauze. Om dit aan te toonen geeft fig. 41 het resultaat van twee analoge proeven bij *Rana* en *Metridium*.

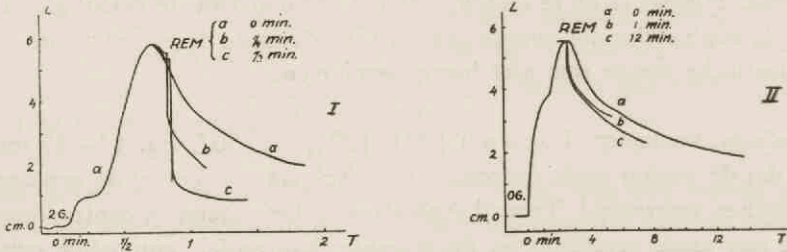


Fig. 41.

De invloed van de rempauze op het verloop van de decrescente.

I *Metridium*.

II Maag *Rana* (proef van Mej. A. E. Wolff, kromme 53).

a. Contractie zonder rempauze.

b. en c. Decrescenten van contracties met korte en lange rempauze, geteekend met het zelfde toppunt.

Kamertemperatuur.

Metridium: last 2 G., prikkeling faradisch.

Rana: vrijwel onbelast (vóór elke contractie gerekte met 10 G), prikkeling met een enkelen inductieopenings- en sluitingslag (tweede top).

De duur van de rempauze aan den contractietop blijkt bij de *Rana*-maag van veel minder invloed dan bij de spier van *Metridium*. Hieruit volgt, dat de verslapping bij de decrescente van de maagspier geen groote rol speelt. Wanneer echter de weinig steile decrescente in dit geval niet toe te schrijven is aan een langzame spontane verslapping, moet hij worden toegeschreven aan een vrij aanzienlijken plastischen weerstand. Toch zagen wij, dat de stuwingsconstante bij deze spier gering was. Een kleine stuwingsconstante hoeft dus niet samen te gaan met een kleinen plastischen weerstand. Dit is overigens te begrijpen: de mate van stuwingsconstante hangt niet alleen af van den plastischen weerstand, doch wordt mede door andere factoren bepaald.

Crescente.

Metridium. Reeds een van *Jordan's* eerste proeven met een *Metridium*spier [17], blz. 244, wijst op de mogelijkheid van een contractieverhoging door kou.

Jordan ging den invloed van de temperatuur op de contractiehoogte na, en vond, dat de hoogste contracties optraden bij ongeveer 15° C. Nu is de uitkomst van een der beide door hem aangehaalde proeven als volgt:

Temperatuur 25° C.,	contractiehoogte 1,0	(willekeurige eenheden)
26 $^{\circ}$	0,7	
15,2 $^{\circ}$	2,5	
11 $^{\circ}$	1,9	
20 $^{\circ}$	0,4	

Hieruit volgt weliswaar, dat het optimum voor de contractiehoogte bij 15° C. ligt, doch wij zien tevens, dat de eenige contractie, welke met de hoogste weinig in grootte verschilt, voorkomt bij de laagste proeftemperatuur. Juist waar uit deze proeven een geheel andere conclusie werd getrokken — en volgens de ten dienste staande gegevens terecht — is deze waarneming voor ons van belang.

Ook Pantin en Hall [15], blz. 76 gingen den invloed na van de temperatuur op de contractie. Daar zij een andere techniek gebruikten, is het van belang hun uitkomsten met de onze te vergelijken. Terwijl wij de spier door een ingrijpende praeparatie isoleerden, vermeden zij vrijwel elke beschadiging, door het dier onder water in zijn geheel te prikkelen. Van te voren werden twee zilverdraad-electroden aangebracht. De beweging van de mondschijf werd opgeteekend. De prikkeling, door middel van condensatorontladingen, was waarschijnlijk aanzienlijk zwakker dan de onze. Merkwaardig is, dat ondanks deze gunstige omstandigheden hun dieren toch tusschen 25 en 30° C. afstierven (blz. 76), terwijl onze spieren bij 32° nog goed reageerden. Ook bij kou (zie onze blz. 118) reageerden de dieren niet beter dan de onze: bij 5° vonden zij een minder steile crescente en decrescente dan bij 25° (fig. 2, D en E); beneden 5° kregen zij vrijwel geen reactie. In dit geval moeten wij echter in aanmerking nemen, dat hun prikkeling waarschijnlijk zwakker was. Ook zij vermelden van de kringsspieren in het bijzonder, dat ze zeer langzaam en veranderlijk reageeren (blz. 75). Dit alles wekt den indruk, dat onze methode van praepareeren geen vermindering van de vitaliteit van de spier met zich mee bracht.

De contractie als geheel.

Rana, maag. Mej. Wolff toonde aan, dat ook hier de paradox van de crescente kan optreden.

Rana, musculus sartorius. Gasser en Hill [14], blz. 415, verge-

leken de viscositeit en de elasticiteit van deze spier in rust en tijdens de tetanische contractie. Hoewel deze spier tot een geheel ander type behoort dan die van *Metridium*, vormen hun proeven voor ons toch een belangwekkende aanvulling, daar ons rechtstreeksche gegevens omtrent de verandering van plasticiteit en elasticiteit gedurende de contractie ontbreken. Hun proeven waren als volgt ingericht. Aan een stalen veer waren twee spieren gespannen. De veer was aan een eind bevestigd aan een statief, terwijl het andere eind een schrijfpunt droeg. Dit stelsel nu werd in trilling gebracht. Deze trilling werd door de schrijfpunt opgeteekend op een beroete trommel. Nadat de trilling eenigen tijd in gang was, werden de spieren lang achtereen geprikkeld (tetanus): na de prikkeling werd de registratie nog eenigen tijd voortgezet. Door het verloop van de trilling tijdens den contractie- en den rusttoestand van de spieren te vergelijken, is een eventueele verandering, zoowel van de elasticiteit als van de viscositeit, na te gaan. Hoe grootter namelijk de elasticiteit, des te hooger is de trillingsfrequentie; hoe grootter de plastische weerstand, des te grootter is de demping (het afnemen van de amplitudo). Uit de proeven bleek nu, dat het trillingsverloop voor en na de contractie gelijk was, doch dat de trilling gedurende de contractie zoowel een hoogere frequentie als een sterkere demping vertoonde. De dempingscoëfficiënt bedroeg ongeveer 16 maal die van de niet geprikkelde spier. Juist bij deze bewegingsspier, waar dus de contractie een zoo uitgesproken „elastisch” karakter heeft, is deze uitkomst van groot belang. Zij bewijst, dat zelfs hier gedurende de contractie veranderingen in de elastische eigenschappen in nauw verband staan met veranderingen in de plastische eigenschappen, een conclusie, waartoe ook wij reeds langs indirecten weg gekomen waren, voor wat onze spier betreft.

Nog op een ander punt komen *G a s s e r* en *H i l l* tot een zelfde resultaat als wij bij *Metridium*. Om tijdens de isometrische registratie van de maximum spanning op de spanning 0 te komen, moest de gecontraheerde *Metridium*spier verder worden verkort door verplaatsing van het vaste punt, dan de gerekte (zie onze blz. 88, fig. 40). Hieruit blijkt, dat er ook na het bereiken van de contractietop nog nieuwe spanning ontstaat. *G a s s e r* en *H i l l* nu vonden dit eveneens bij de isometrische contractie van de *musculus sartorius*: na een plotselinge vermindering aan den contractietop steeg de spanning opnieuw. Wanneer echter deze spanningsvermindering werd uitgevoerd gedurende de decrescente, trad slechts de snellere en kleinere spanningsvermeerdering op, welke wij leerden kennen als een gevolg van de plastische remming (blz. 431, fig. 19, 11 en 12).

Mimosa, blad. Mej. Colla [7], blz. 85, fig. 43 geeft een grafiek uit een onderzoek van Bose. Deze ging bij het kruidje-roer-mij-niet de beweging na van de bladen bij verschillende last. Uit zijn figuur valt af te leiden, dat bij hoogen last niet alleen de contractiehoogte kleiner is, doch de decrescence bovendien minder steil verloopt, evenals dit bij onze spier het geval is. De overeenkomst was te interessant, om niet te vermelden, hoewel wij natuurlijk uit deze enkele gegevens geen conclusies kunnen trekken.

De verandering van den structuurgraad gedurende de contractie.

De spiervoet van *Helix* vertoont in gunstige omstandigheden een contractie met vrijwel volledige spontane verslapping.

De Marees van Swinderen [30], blz. 41, fig. 7; [27] blz. 504, fig. 42 toonde dit aan, door de spier gedurende de registratie van een rekkingskromme eenige malen zacht te prikkelen. De laatste deelen van de decrescence bleken alle op de lijn te liggen, welke ook de ongestoorde rekkingskromme zou hebben beschreven.

Jordan [26]; [27] blz. 515 verdiepte ons inzicht in het verloop van de contractie zeer, door de decrescence te vergelijken bij de *Helix*voet in gunstige en ongunstige conditie. Hij onderzocht de verschillende decrescenzen op het voorkomen van plastische weerstand (stuwing) en vond het volgende:

1. De contractie van de spier in goeden toestand vertoont een vrijwel volledige spontane verslapping: wanneer even voorbij den contractietop de helft van den last wordt weggenomen, verandert de steilheid van de decrescence hierdoor niet (strekking, geen rekking).
2. Als andere uiterste komen contracties voor, welke in het geheel geen spontane verslapping vertoonen: Zelfs na rem- en ontlastingspauzen van 30 min. treedt er vrijwel geen steil traject in de decrescence op, terwijl halveering van den last op elke hoogte van de decrescence door een horizontaal traject wordt gevolgd (plastische weerstand).

Jordan leidt hieruit het volgende af: Wanneer de spier in goede conditie verkeert, verandert haar inwendige toestand bij de contractie zoo, dat ook de plastische massa zich elastisch gedraagt, en de verkorting zonder deeltjesverschuiving plaats vindt. Wanneer de spier echter in minder goeden toestand verkeert, zou deze structuurverandering bij de contractie minder goed verlopen. In dat geval zou de verkorting der elastische

elementen met een ineenschuiving der plastische massa gepaard gaan.

Hieruit trok J o r d a n nu een belangrijke conclusie, welke hij door zijn proeven kon toetsen: Wanneer de deeltjesverschuiving in het tweede geval inderdaad moet worden toegeschreven aan het uitblijven van een structuurverandering, kunnen wij waarschijnlijk tusschengevallen vinden, waarin deze verandering weliswaar optreedt, doch het tot stand komen ervan is vertraagd. In deze gevallen moet gedurende het eerste deel van de contractie een deeltjesverschuiving plaats hebben, verderop, wanneer de structuurverandering tot stand is gekomen, echter niet. Daarom zal de decrescence van zulke contracties aan den top een spontane verslapping vertoonen, doch meer naar de basis toe in een rekking overgaan: „*gemengde decrescence*” (J o r d a n).

3. Inderdaad geeft het onderzoek van zulk een „gemengde decrescence” een uitkomst, die hiermee volkomen overeen stemt: gedeeltelijke ontlasting aan het begin van de decrescence verandert de steilheid ervan niet. Meer naar beneden toe geeft zulk een ontlasting echter een horizontaal traject, dat grooter is, wanneer de ontlasting later plaats vindt.
4. Toch vertoont ook de decrescence van de Helixvoet in goede conditie onderaan een geleidelijken overgang in de rekkingskromme „*tonische voet*” (J o r d a n). J o r d a n kon echter aantoonen, dat dit geen effect is van een ineenschuiven der plastische massa gedurende de contractie. Zijn verklaring is als volgt: Onder invloed van het rekgewicht heerscht er ook in de rustende spier een zekere spanning. Zoodra de spier zich nu bij de contractie gaat verkorten, kan deze spanning zich door recovery vereffenen. Weliswaar keert de spier na de contractie tot zijn „rustlengte” terug, doch deze is tengevolge van de recovery iets verkleind. Dat deze verklaring juist is, toonde hij aan met de volgende proef: Voor de *prikkeling* gaf hij de aanwezige spanning gelegenheid zich door relaxatie te vereffenen door het inlasschen van een rempauze. Bij de contractie, die op deze rempauze volgde, bleek nu inderdaad het laatste deel van de decrescence aanzienlijk steiler te loopen.

Van Dillewijn en 's J a c o b [8] bepaalden voor de contractie van den Helixvoet nauwkeurig de temperatuur, waarbij de contractiehoogte het grootst en de latentietijd het kleinst was. Zij vonden, dat dit temperatuur-optimum lag bij ongeveer 22° C. Boven en beneden deze temperatuur nam de contractiehoogte geleidelijk af. Van hooge contracties bij

kou is in dit geval dus geen sprake. Zij werkten met dieren in goede conditie.

Metridium. Het is interessant bovenstaande resultaten met de onze te vergelijken. Wij vonden bij *Metridium* veranderingen in structuurgraad, volkomen analoog aan die, welke J o r d a n bij *Helix* beschreef. Op het eerste gezicht schijnen de temperatuurproeven van v a n D i l l e w i j n en 's J a c o b hiermee in tegenspraak: Wanneer de *Helix*spier bij de contractie een hoogen structuurgraad bezit, blijkt er van het optreden van hooge contracties geen sprake te zijn, terwijl bij de *Metridium*spier de hooge structuurgraad juist de voorwaarde vormt voor het optreden ervan. Bij een nadere beschouwing ligt het verschil echter voor de hand. Den gunstigen invloed van de kou op de *Metridium*contractie (zie blz. 67) verklaarden wij door het feit, dat de structuurgraad in dit geval hooger is bij lage temperatuur. Dit veronderstelt echter, dat er inderdaad een slippen, een deeltjesverschuiving, mogelijk is, ook bij dezen hoogen structuurgraad. Uit J o r d a n's proeven is ons echter gebleken, dat de contractie bij de *Helix*spier in goede conditie geheel zonder deeltjesverschuiving verloopt.

Hiermee stemt ook overeen het resultaat van de proeven van L. V r o m a n bij den musc. gastrocnemius van *Rana*, waar de contractie eveneens zonder deeltjesverschuiving verloopt. Hoewel V r o m a n hier een minder steile decrescente vond bij lagen temperatuur dan bij hooge, kon een toenemen van plastischen weerstand niet worden aangetoond. Blijkbaar berust hier de geringere steilheid uitsluitend op een vertraging van de verslapping der elastische elementen.

Vergelijken wij, zooals ook J o r d a n aan het slot van het aangehaalde onderzoek doet, het verloop van de contractie bij *Aplysia*, *Helix* en *Metridium*, dan vinden wij de volgende reeks:

Bij *Aplysia* vindt de contractie steeds zonder deeltjesverschuiving plaats (vergelijk blz. 122). Wanneer een weinig steile decrescente optreedt, blijkt dit te berusten op een vertraagde spontane verslapping („Reiztonus-effekt”).

Bij *Helix* blijft alleen onder gunstige omstandigheden een deeltjesverschuiving gedurende de contractie achterwege.

Bij *Metridium* heeft, ook in de gevallen van hoogen structuurgraad, gedurende de contractie steeds een deeltjesverschuiving plaats.

NATUURKUNDIGE GEGEVENS AANGAANDE DEN FIJNEREN BOUW
VAN DE SPIER.

Omtrent de moleculaire structuur van stoffen, die dergelijke eigenschappen bezitten als onze spier, zijn de laatste jaren talrijke natuurkundige onderzoekingen verricht. Langs verschillende wegen kwam men hierbij tot inzichten, welke onze theoretische beschouwingen (blz. 18) steunen. Eenige van deze onderzoekingen zullen wij daarom in het kort bespreken.

Freundlich en zijn medewerkers [12], [11] beschreven een gedrag van suspensies van vaste deeltjes, dat in vele opzichten overeen komt met het gedrag van onze spier tijdens de stuwung. Wanneer men langzaam een staaf beweegt door een 40% suspensie van kwartspoeder met een korrelgrootte van 1—5 μ in electrolytvrij water, dan gedraagt deze suspensie zich als een viskeuze vloeistof. Beweegt men de staaf echter snel, dan krijgt de daarvoor liggende massa de consistentie van een vrijwel droge stof, en biedt daarbij zoo veel weerstand, dat de beweging bijna geheel wordt geremd: Valt de staaf van een meter hoogte loodrecht in een bekerglas met deze suspensie, dan wordt haar val vrijwel onmiddellijk aan de oppervlakte opgevangen, en zakt zij zeer langzaam verder, tot de bodem is bereikt. Met de chemische eigenschappen van de deeltjes heeft dit gedrag niets te maken: zoo is het zelfde verschijnsel te verkrijgen met een suspensie van zetmeel in water in plaats van kwarts. Een dergelijk gedrag van de suspensie wordt genoemd „dilatancy” (O s b o r n e Reynolds).

Twee punten nu zijn voor ons van groot belang. In de eerste plaats is het Freundlich c.s. gebleken, dat suspensies alleen „dilatancy” vertoonen, wanneer de deeltjes volkomen onafhankelijk zijn van elkaar. Het verschijnsel verdwijnt, zoodra de deeltjes neiging bezitten, elkaar aan te trekken. Dit geeft een grooten steun voor onze opvatting, dat het essentieele van de plastische massa hierin ligt, dat de deeltjes zich gedragen als afzonderlijke individuen en geen stelsel vormen (blz. 18). Freundlich neemt voor de „dilatancy” de zelfde ontstaanswijze aan als wij voor de stuwung: het optreden van een ongelijke verdeling van de deeltjes.

In de tweede plaats is zijn waarneming interessant, dat de „dilatancy” slechts in een zeer klein concentratiegebied optreedt. Wanneer bijvoorbeeld de kwartssuspensie minder dan 42 % kwarts bevat, treedt ook bij een snelle beweging van de staaf geen „dilatancy” op, terwijl boven de 45 % het kwarts zich als een dicht neerslag afzet. Aangezien bij 41 % de weer-

stand tegen langzame vormverandering niet veel kleiner is dan bij 43% ([12] fig. 2, blz. 310), blijkt hieruit duidelijk, wat ook wij reeds formuleerden op blz. 100, dat plastische weerstand en stuwingsconstante twee verschillende grootheden zijn.

Nog op een ander punt geeft het onderzoek van *Freundlich* en *Röder* [12] een steun voor onze opvattingen. Wanneer de zelfde vaste deeltjes (kwarts, zetmeel) worden gesuspenseerd in stoffen als benzeen of tetrachloorkoolstof, vertoonen deze suspensies volkomen andere eigenschappen dan die in water. Bij een geschikte concentratie gedragen zij zich in rust als een vaste stof, wanneer zij krachtig bewogen worden daarentegen als een vloeistof. Dit verschijnsel wordt „*thixotropie*” genoemd.

De volgende proef geeft hiervan een voorbeeld: 7,5 G. kwartspoeder van 5 tot 10 μ korrelgrootte wordt in het eene geval gemengd met 14 c.c. water, in een ander met 14 cc. CCl_4 . De eerste suspensie is volkomen vloeibaar, terwijl de deeltjes tenslotte op den bodem bezinken, de tweede suspensie is volkomen vast. Deze laatste gedraagt zich echter bij heftig schudden als een vloeistof en wordt, zoodra het schudden ophoudt, weer vast.

Nu ligt het verschil tusschen water en stoffen als tetrachloorkoolstof hierin, dat de waterdeeltjes polair geladen zijn, de CCl_4 -deeltjes niet. In verband hiermee bezitten de kwarts (zetmeel)-deeltjes, die in water zijn gesuspenseerd, een gelijknamige electriche lading, welke een onderlinge aantrekking verhindert, terwijl zij in CCl_4 die lading missen, waardoor zij zich kunnen vereenigen. In dat geval gedragen de deeltjes zich echter niet meer als individuen, doch vormen zij een stelsel: de suspensie vertoont structuur en gedraagt zich als een vaste stof. De krachten, die de kwartsdeeltjes samen brengen, zijn echter zoo klein, dat zij door mechanische invloeden kunnen worden overwonnen: het verband wordt verbroken en de deeltjes gedragen zich weer als afzonderlijke individuen: de suspensie gedraagt zich als een vloeistof bij schudden.

Het belang van *Freundlich*'s onderzoekingen voor onze beschouwingen ligt hierin, dat onze zuiver theoretisch gedachte „plastische deeltjes” hier een reële beteekenis hebben: het zijn de kwarts- of zetmeelkorrels, die tengevolge van hun electriche lading onafhankelijk van elkaar zijn ¹⁾.

¹⁾ De paralleliteit tusschen stuwing en „dilatancy” mogen wij niet opvatten als een argument voor het bestaan van afzonderlijke plastische deeltjes in de spier. Weliswaar bezitten de systemen van *Freundlich* twee fasen, doch deze vallen niet samen met „elastische elementen” en „plastische massa”.

Op de zelfde wijze nu krijgen in de onderzoekinge van Astbury onze „elastische deeltjes” een realiteit.

Het lukte Astbury en zijn medewerkers [1], blz. 120; [13], blz. 373, verschillende merkwaardige elastische gedragingen van het zoogdierhaar (o.a. van wol) terug te brengen tot veranderingen in de moleculaire structuur, welke konden worden nagegaan met behulp van Röntgen spectra.

Wanneer de structuur van een stof telkens terugkeerende regelmatig-heden vertoont van afmetingen, welke niet veel grooter zijn dan die van moleculen, kunnen deze, zooals bekend, doorvallende Röntgen stralen op regelmatige wijze verstrooien. Tengevolge van interferentie dooven de zoo verstrooide Röntgen stralen elkaar op bepaalde plaatsen uit, terwijl zij op andere plaatsen elkaar versterken. Door nu de plaats van deze uitdoovingen en versterkingen op de fotografische plaat vast te leggen en uit te meten, zijn de afmetingen van deze structuurherhalingen te berekenen¹⁾.

Astbury vond nu, dat het Röntgenspectrum van het gerekte haar groote overeenkomst vertoont met dat van zijde. Dit laatste was reeds door anderen geanalyseerd. Het wijst op herhalingen in de structuur van de afmeting der α -aminozuurresten, die de polypeptied-moleculen opbouwen, waaruit de zijde bestaat. Naar aanleiding hiervan maakte men zich het volgende beeld van de moleculaire structuur van de zijde: de polypeptied-moleculen vormen lange ketens evenwijdig aan elkaar. Sommige atoomgroepen, die op bepaalde afstanden in de ketens weerkeeren, vereenigen zich met andere groepen in de ketens ernaast, waardoor zijverbindingen ontstaan. Op deze wijze vormen de onderdeelen der eiwitmoleculen samen een regelmatig drie-dimensionaal rooster.

Uit de gelijkenis van het spectrum leidde Astbury af, dat de keratine, waaruit het haar bestaat, en dat verwant is aan het zijde-eiwit, uit een zelfde rooster zou zijn opgebouwd. In ongerekten toestand vertoont het haar echter een ander spectrum. De structuurherhalingen blijken dan van aanzienlijk grooter afmeting. Astbury maakt het waarschijnlijk, dat deze zijn toe te schrijven aan een regelmatige plooiing van de polypeptiedketens. Deze plooiing zou worden teweeggebracht, doordat in ongespannen toestand bepaalde molecuulgroepen, die op eenigen afstand van elkaar in den zelfden keten liggen, gelegenheid hebben, elkaar aan te trekken. Bij de

¹⁾ Een overzichtelijke uiteenzetting over het verband tusschen het Röntgenspectrum en de rangschikking van de deeltjes in een stof is te vinden in de voordrachtenreeks van Fokker [13].

rekking zou dan deze gedrongen „ α -vorm” van de keratine in den gestrekte „ β -vorm” overgaan, waarin tevens de verklaring ligt voor de groote rekbaarheid van het haar, die honderden malen grooter is, dan die van kristallijne stoffen als bijvoorbeeld staal. De gestrekte β -vorm kan onder bepaalde omstandigheden gehandhaafd blijven na 't verdwijnen van de spanning, o.a. wanneer het haar onder inwerking van stoom wordt gerekt. Blijkbaar vormen zich hierbij nieuwe zijverbindingen tusschen de ketens, die een plooiing verhinderen. Laat men den stoom echter verder inwerken op het ongespannen haar, dan verkort dit zich tot op de helft, waarschijnlijk, doordat verschillende verbindingen door hydrolyse worden verbroken. Zulk een verkorting hebben wij voor ons bij het krimpen van wol. Wanneer de stoom niet langer dan 30 minuten inwerkte, is deze verkorting, welke door Astbury „*supercontraction*” wordt genoemd, omkeerbaar: door rekking komt de α -vorm van het keratine weer te voorschijn, bij verdere rekking de β -vorm. In dezen toestand kan de rekking van het haar 300 % van de uitgangslengte bereiken.

Astbury en Mej. Dickinson [2] vonden vervolgens dergelijke verschijnselen terug bij het myosine, een eiwit, gewonnen uit de spieren van de mossel *Mytilus edulis*: wanneer een myosinevlies werd gerekt, verscheen een α -keratine spectrum, dat bij verdere rekking plaats maakte voor een spectrum als dat van β -keratine. In dit stadium bedroeg de lengtevermeerdering van het myosinevlies 300 %. Evenals bij het haar, kon ook deze rekking tijdelijk worden gefixeerd.

Tenslotte lukte het hun [3] de zelfde veranderingen aan te toonen bij rekking van de mosselspier zelf en van de *musculus sartorius* van *Rana*. Zoo kwam Astbury tot de conclusie, dat de elastische verschijnselen van de spier op een zelfde gedrag van de polyptiedketens zijn terug te brengen, als wij bij het haar hebben leeren kennen. Wat de contractie betreft, stelt hij zich voor, dat de polypeptiedketens bij de rustende spier in de β -vorm zijn gefixeerd, terwijl de samentrekking op een dergelijke wijze tot stand komt als bij de „*supercontraction*” van het haar.

Worschitz [47] en, onafhankelijk van hem, Langelaan [28] onderzochten de structuur van gladde en dwarsgestreepte Vertebraten-spieren. Worschitz analyseerde het interferentiespectrum van Röntgenstralen, Langelaan dat van monochromatisch licht. Beiden kwamen tot de zelfde conclusie: zoowel de gladde als de dwarsgestreepte spier bestaan uit een kristallijn, spiraalvormig gebogen netwerk, dat ligt in een min of meer vloeibare tussenstof.

Het resultaat van deze zuiver topografische onderzoeken stemt goed overeen, zoowel met wat het werk van *Freundlich* en *Astbury* ons heeft geleerd, als met onze eigen opvattingen aangaande elastische massa en plastische elementen.

DE „VERFESTIGUNG“.

Mark [31] gaf, evenals *Astbury*, een verklaring van de groote rekbaarheid van stoffen als haar en rubber, op grond van het gedrag hunner ketenvormige moleculen. Hij belichtte het vraagstuk echter van een geheel anderen kant. Terwijl *Astbury* de verschijnselen verklaart op grond van het gedrag van de afzonderlijke molecuulketens (plooïing door intramoleculaire aantrekking), geeft *Mark* een verklaring op grond van het gedrag van de molecuulketens als groep. Nadat hij een scherpe formuleering heeft gegeven van de groote verschillen in de elastische eigenschappen van bovengenoemde stoffen en de kristallijne, als bijvoorbeeld staal en kwarts, komt hij tot de conclusie, dat de elastische verschijnselen in het eerste geval een geheel anderen grondslag moeten hebben dan in het tweede. Terwijl wij voor de elastische eigenschappen van stoffen als staal het starre kristalrooster verantwoordelijk stellen, moeten wij daarom voor die van stoffen als rubber naar een andere verklaring zoeken. De chemische samenstelling der stoffen, welke tot deze groep behooren, kan zeer verschillend zijn, doch zij hebben dit gemeen, dat zij uit lange molecuulketens zijn opgebouwd. *Mark* ontwikkelt nu voor de spanning in deze stoffen een dergelijke statistische verklaring, als die, welke voor den druk in gassen geldt: zooals de druk van het gas afhangt van de kans, dat een gasmolecuul tegen de begrenzende wand botst, zoo hangt de spanning in genoemde stof af van de kans, dat het ketenvormige molecuul een zekere verlenging bezit. Deze overeenkomst gaat nog verder. Want, zooals de botsingskans afhangt van de warmtebeweging der moleculen, zoo staat de ketenlengte eveneens daarmee in verband. Wij moeten ons namelijk volgens *Mark* den afstand van eindpunt tot eindpunt bij deze ketens niet steeds even lang voorstellen: tengevolge van de warmtebeweging liggen ze in allerlei bochten, zoodat wij slechts van een gemiddelde lengte kunnen spreken. Rekken we nu de stof, dan wordt een grooter aantal ketens gestrekt. De warmtebeweging zal de oude verdeeling weer trachten te herstellen, wat de spanning te voorschijn roept. *Mark* trekt nu een uitvoerige parallel tusschen deze spanningsverandering en de druk-

verandering in een gas, gestaafd door verschillende proeven. Hij wijst er op, dat wij bij rubber zelfs door sterke rekking een toestandsverandering teweeg kunnen brengen, vergelijkbaar met het kristalliseeren van een stof onder hoogen druk. Wanneer een zekere rekking is bereikt, treedt er namelijk bij rubber een verandering op in verschillende elastische eigenschappen, waarbij de weerstand tegen verlenging toeneemt. Wij kunnen ons dit als volgt voorstellen. tengevolge van de rekking worden de moleculketens steeds meer evenwijdig aan elkaar gericht. Zij komen daardoor dichter bijeen te liggen en er ontstaan onderlinge verbindingen, waardoor een vastere structuur ontstaat.

Ornstein en zijn medewerkers, [33] kwamen bij hun proeven met rubber eveneens tot het inzicht, dat er, wanneer een bepaalde rekking wordt overschreden, een ingrijpende toestandsverandering in de rubber plaats vindt.

Ebbecke [9], [10] gaat uit van Mark's beschouwingen over deze toestandsveranderingen, en vormt zich naar aanleiding hiervan een beeld van het contractiemechanisme van de spier. Als grondslag voor dit beeld dienen proeven, welke hij neemt met rubber. In het eerste onderzoek gaan hij en zijn medewerker Remberg vooral de verschijnselen na bij de „Verfestigung”, de besproken toestandsverandering van de rubber bij sterke rekking. In het tweede richt Ebbecke in het bijzonder zijn aandacht op de zoogenaamde *hysteresis*, die daarmee samenhangt. Onder hysteresis wordt het verschijnsel verstaan, dat bij een zelfden last de lengte van de rubber na een sterke uitrekking grooter is dan daarvoor. Ebbecke geeft hiervan de volgende verklaring: de verbindingen, welke tusschen de gerichte ketens in de gespannen rubber ontstonden, blijven na den terugkeer tot den ouden last gedeeltelijk gehandhaafd. Slechts een deel van de ketens kan dus de normale kleinere lengte aannemen. Er wordt dientengevolge minder weerstand geboden aan den last, zoodat het elastische evenwicht eerst bij een grootere lengte wordt bereikt. Voor deze opvatting pleit, dat de hysteresis kan worden opgeheven door uitwendige invloeden. Wanneer rubber, welke hysteresis vertoont, plotseling wordt verwarmd, schrompelt deze tot een kleinere lengte ineen. Dit verschijnsel was onder den naam van „krimpeffect” reeds bekend. Interessent is, dat het Ebbecke gelukte hetzelfde te bereiken door een plotselinge mechanische inwerking: ook wanneer hij de rubber in dien toestand snel rekte en onmiddellijk daarna plotseling losliet, keerde deze tot een

kleinere lengte terug dan daarvoor. Blijkbaar wordt in beide gevallen de „Verfestigung” opgeheven, door het verbreken van de verbindingen tusschen de ketens. Deze verbreking hoeft niet steeds volkomen te zijn. Een geringe rekking of een kleine verwarming kan worden gevolgd door een onvolledigen terugkeer tot de oude lengte.

Er zij er hier op gewezen, dat het hysteresisverschijnsel nog een geheel anderen oorsprong kan hebben. Ook tengevolge van relaxatie kan bij eenzelfde last de lengte van de rubber grooter zijn dan daarvoor. In dit laatste geval hebben wij echter met een *blijvende verlenging te maken*, in het vorige daarentegen met een *„uitgestelde verkorting”*.

Naar aanleiding van deze proeven komt E b e c k e er toe, de contractie van de spier te beschouwen als het opheffen van een „Verfestigung”. Terwijl de „Verfestigung” bij de rubber tot stand komt door een gericht worden der ketenmoleculen tengevolge van de rekking, zou dit ordeningsproces in de spier langs chemischen weg plaats vinden gedurende de herstelphase. Het eigenlijke contractieproces zou dus niet bestaan in een actief toenemen van de spanning, doch in het wegvallen van een rem, waardoor energie vrijkomt, welke reeds gedurende de herstelphase van een vorige contractie werd „opgeslagen”.

Deze opvatting is zeer goed in overeenstemming te brengen met de zienswijze van A s t b u r y. Ook hier moet het tot stand komen van de „supercontraction” der molecuulketens in de rustende spier zijn geblokkeerd (blz. 109).

Doch E b b e c k e gaat nog verder: ook de plastische verschijnselen wil hij tot het zelfde proces terugbrengen. Tengevolge van de hysteresis heeft een reepje rubber bij den zelfden last niet steeds de zelfde lengte: naast het ware elastische evenwicht komt er een heele reeks van „schijn-evenwichten” voor. Het feit, dat de rubber geen vaste lengte heeft bij een bepaalden last, hoeft dus niet noodzakelijk te wijzen op plastische eigenschappen, doch kan ook verklaard worden met behulp van de eigenschappen der elastische elementen alleen. Dit brengt E b b e c k e ertoe, ook de plastische eigenschappen van de spier te zien als gevolg van een „Verfestigung” der elastische elementen.

Hoogstwaarschijnlijk zullen inderdaad ook deze processen in het contractiemechanisme van de spier een rol spelen. Aan den anderen kant echter is uit onze proeven wel gebleken, dat wij de plastische massa als verklaringselement toch zeker niet kunnen missen. Voor een deel dekken de invloed van plastische massa en „Verfestigung” elkaar, voor een ander

deel daarentegen zijn zij tegengesteld. Wij willen hier slechts op een enkel voorbeeld wijzen: Bij langere rekking wordt de rekkingskromme minder steil. Hoewel wij de stuwung als verklaring aanvoerden, zou hiervoor ook een voortschrijdende „Verfestigung” verantwoordelijk kunnen worden gesteld, daar deze een invloed in gelijken zin zou uitoefenen. Bij het inlassen van een rempauze blijkt echter, dat wij met een stuwung te maken hebben. Hier zijn de invloed van stuwungen „Verfestigung” namelijk tegengesteld: opheffing van de stuwung wordt gevolgd door een steil rekkingstraject, opheffing van de „Verfestigung” daarentegen door een verkorting.

M a a s [29], blz. 28, fig. 8; [27], blz. 488, fig. 31 toonde aan, dat ook bij de spier inderdaad „Verfestigung” voorkomt: Na korte rekking vindt de recovery veel sneller plaats dan na lange, onder overigens gelijke omstandigheden.

H a r t r e e e n H i l l [16] deden proeven aangaande de energie-veranderingen tijdens de spiercontractie, welke in zekeren zin hierbij aansluiten. Zij kwamen tot de conclusie, dat de contractie wordt ingeleid door een proces van zeer korten duur en dat daarop eerst de langzamere spanningsverandering volgt, welke wij waarnemen. Van een geheel anderen kant komt hier weer het tweevoudige karakter van de contractie naar voren, dat wij ook aantreffen in de zienswijze van A s t b u r y en die van E b b e c k e, volgens wien de spanningsverandering pas tot uiting kan komen na het wegvallen van een zekere rem.

PLASTISCHE MASSA EN CONTRACTIEBASIS; DE „STEUNFUNCTIE”.

Wanneer een contractie een zuiver elastisch karakter draagt, keert de spier na afloop van de contractie terug tot de lengte, welke hij in rust bezat. Dergelijke contracties gaan dus tot op zekere hoogte steeds van een zelfde punt, „basis” uit. Anders is dit gesteld met onze Metridiumspier: na de contractie, is de plastische massa min of meer ineengeschoven, en deze ineengeschoven plastische massa vormt de „basis” voor de volgende contractie.

W a c h h o l d e r vond dergelijke verschillen bij dwarsgestreepte spieren van Rana. Uit het voorgaande is wel gebleken, hoe voorzichtig wij moeten zijn met de vergelijking van de contracties van twee verschillende spieren. Zijn uitkomsten sluiten echter zoo goed bij het besprokene aan, dat wij ze in dit verband zullen behandelen.

Proeven van S o m m e r k a m p [38] hadden aangetoond, dat bij Rana een aantal dwarsgestreepte spieren, in tegenstelling met andere, een weinig steile decrescente vertoonden onder bepaalde uitwendige omstandigheden (sterke prikkeling, inwerking van acetylcholine). In een reeks van onderzoekingen gingen W a c h h o l d e r en zijn medewerkers de bijzonderheden van beide contractietypen, die zij ook bij andere Vertebraten terugvonden, na. De spieren, waarbij de decrescente kon worden vertraagd, onderscheidde W a c h h o l d e r als „t”-spieren („tonische”) van de andere, de „nt”-spieren („nichttonische”).

W a c h h o l d e r [41] prikkelde nu de musc. coracoradialis van Rana („t”) rhytmisch zoo snel achtereen, (b.v. $6 \times$ per seconde), dat de spier nog niet tot zijn oude lengte was teruggekeerd, voor de volgende contractie begon. Niettemin gedroeg de spier zich bij deze volgende contractie of de rusttoestand reeds was bereikt, zoodat niet alleen de contractiebasis, doch ook de top hooger kwam te liggen dan de voorafgaande. Ook bij de volgende contracties vertoonde zich het zelfde verschijnsel, tot een zekere maximum hoogte van de contractietoppen was bereikt¹⁾. Bij de musc. deltoideus van Rana („nt”) daarentegen liggen bij deze lagere prikkelfrequentie alle contractietoppen even hoog, ook wanneer de decrescente nog niet geëindigd is voor de volgende contractie begint: De contracties gedragen zich, of zij alle uitgingen van de rustlengte van de spier.

Het zelfde vond W a c h h o l d e r [42], in navolging van v o n F r e y, wanneer hij den terugkeer tot de oude lengte na de contractie op een andere wijze verhinderde, namelijk door het tegenhouden van den last (techniek van de „äussere Unterstützung”). Bij „t-spieren” komt de contractietop hierdoor hooger te liggen, bij „nt-spieren” niet.

Waarschijnlijk vinden wij het zelfde terug bij het verschijnsel van de zoogenaamde „trap”. W a c h h o l d e r [40] prikkelt de musc. coracoradialis van Rana („t”). Wanneer de tijdsruimte tusschen de opeenvolgende

¹⁾ Deze hoogte wordt alleen overschreden bij zeer hooge prikkelfrequentie ($16 \times$ per seconde). In dat geval treedt de echte tetanus op, welke naar gebleken is, op een geheel ander proces berust (Wachholder [42]).

prikkels zoo is, dat de spier nog juist tot zijn oude lengte kan terugkeeren, blijven de contracties even hoog. Wanneer nu zeer sterk wordt geprikkeld, vertoonen de contracties een minder steile decrescente, de oude lengte wordt niet meer bereikt voor de volgende contractie begint, en ook nu liggen niet alleen de bases, doch ook de toppen der op elkaar volgende contracties telkens hooger („trap”) tot een maximum hoogte is bereikt. De musc. deltoideus („nt”) krijgt bij sterkere prikkeling geen minder steile decrescente en hier blijft het verschijnsel dan ook uit.

Aan de hand van onze ervaring zouden wij dit verschillende gedrag kunnen verklaren uit een onderscheid in structuurgraad: Bij de contractie van de „t-spier” vindt er een ineenschuiving plaats van de plastische massa, welke de „basis” voor de contractie levert. Bij de „nt-spier” is er van zulk een ineenschuiving geen sprake. In dat geval heeft het feit, dat de verslapping nog niet geëindigd is, op de contractiebasis geen invloed¹⁾.

Een andere proef van Wachholder [42] geeft aan deze verklaring een grooten steun. Door een rechtstreeksch ineenschuiven van de plastische massa bleek namelijk een zelfde resultaat te kunnen worden bereikt: Wanneer Wachholder een „t-spier” prikkelde (musc. rectus abdominis van Rana in den winter) lag de contractietop hooger, indien de spier vóór de prikkeling met de hand in elkaar was geschoven. Aan den anderen kant lag de contractietop lager, indien de spier vóór de prikkeling was gerekte. Bij een „nt-spier” (zelfde spier in den zomer) bleef dit effect achterwege.

Bovenstaande proeven maken het dus waarschijnlijk, dat de plaats van de contractiebasis bepaald wordt door de positie van de deeltjes der plastische massa. Men drukt dit ook wel uit door te zeggen, dat de plastische massa „steun” geeft aan de contractie. Naast den negatieven, remmenden invloed van de plastische massa op de contractie, is dit dus een positieve.

Zoolang ons niet meer gegevens ten dienste staan, doen wij goed ons over het mechanisme van deze „steunfunctie” niet een te con-

¹⁾ Ook hier moeten wij echter voorzichtig zijn met generaliseeren, daar onder de naam van „trap” verschillende verschijnselen zijn beschreven, die slechts een oppervlakkige gelijkenis bezitten. Zoo vertoont de musc. coracoradialis eveneens een „trap” bij isometrische prikkeling, terwijl hier de ineenschuiving der plastische massa geen rol kan spelen en het verschijnsel dus op een geheel ander proces moet berusten. Mogelijk berust dus ook bij de isotonische registratie het trapverschijnsel niet uitsluitend op het ineenschuiven van de plastische massa. (Zie ook blz. 116).

crete voorstelling te maken. Zoo zou men de verhooging van de contractie door kou ook kunnen toeschrijven aan een grooteren „steun” van de plastische massa. In dat geval echter staat ons een vermindering van den slipfactor voor oogen, welke verklaring hier daarentegen niet in aanmerking komt.

CONTRACTIEHOOGTE EN SUMMATIE.

Pantin [34] ging bij de zeeanemoon *Calliactis* het gedrag van de spier na bij prikkeling via het zenuwstelsel. Zijn proefopstelling bespreken wij reeds op blz. 101. Hij registreerde de contractie van den sfincter, een kringspier van den lichaamswand juist onder de mondschijf, wanneer hij den voet van het intacte dier prikkelde. De contractie van dezen sfincter is namelijk bij *Calliactis* zoo krachtig en snel, dat zij afzonderlijk kan worden waargenomen, terwijl de spier zoo ver van de elektroden ligt, dat een rechtstreeksche prikkeling door den stroom wel is uitgesloten, hetgeen trouwens uit de reactie blijkt.

Pantin vond nu het volgende: Een enkele prikkel roept geen contractie te voorschijn. Slechts als een tweede prikkel kort na den eersten volgt, trekt de spier zich samen. Hoe dichter de tweede prikkel op den eersten volgt (tot een zekere grens), des te hooger is de contractie. Bij gelijk blijvende tijdsruimte tusschen de beide prikkels daarentegen wordt de contractie niet hooger, wanneer de prikkelsterkte wordt vergroot. Deze verschijnselen vallen weg, wanneer men prikkelt met de elektroden onmiddellijk tegen de sfincter. Reeds na één prikkeling kan dan een contractie optreden, terwijl een grootere prikkelsterkte de contractie verhoogt. Blijkbaar moet het afwijkende gedrag van de spier in het eerste geval worden toegeschreven aan bijzonderheden van de geleiding in de zenuw. Een eerste prikkel, die in de zenuw wordt voortgeleid, zou niet in staat zijn, om de spier te bereiken, doch zijn geleiding zou een verandering in de zenuw teweegbrengen, welke den doorgang voor den volgende prikkel vergemakkelijkt. Het verschijnsel, dat een volgende prikkel meer effect heeft dan de voorafgaande, wordt *summatio* genoemd.

Pantin gaat nog verder, en hier wordt zijn beschouwing voor ons van belang. Wanneer niet twee prikkels op elkaar volgen, doch een heele reeks, ligt de top van elke volgende contractie hooger dan die van de vorige, tot een zekere grenshoogte is bereikt. Ook in dit „trapverschijnsel” ziet Pantin een gevolg van de *summatio*: elke volgende prikkel wordt beter voort-

geleid en geeft daarom een hogere contractie. Hij wijst hierbij op de onderzoeken van R o m a n e s, die het zelfde vond bij de kwal Aurelia. Nu keert de Aurelia-spier echter tot zijn oude lengte terug, voor de volgende contractie begint (P a n t i n, fig. 2a, blz. 394), terwijl bij den sphincter van Calliactis daarentegen niet alleen de top van elke volgende contractie hooger ligt dan de vorige, doch ook de basis (fig. 2b).

P a n t i n schrijft dit toe aan de langzame verslapping bij Calliactis: voordat de rustlengte is bereikt, begint reeds de volgende contractie. Tenslotte geeft hij de zelfde verklaring voor de gedaante van de langzame contractie, waarmee de septumspier (zie onze fig. 1, blz. 4) van Calliactis op een reeks van prikkels reageert. Ook hier zouden wij in wezen niet te maken hebben met een enkelvoudige contractie, doch met een reeks, waarbij elke top hooger lag dan de vorige („trap“). De verslapping zou in dit geval zoo traag zijn, dat hij in het geheel niet tot uiting kwam in den korten tijd, die tusschen twee prikkels verloopt (fig. 2c).

P a n t i n ziet de zaak echter te eenvoudig. Een verklaring in zijn geest ligt voor de proef van R o m a n e s zeker voor de hand. Bij de uitgesproken vasthoudspieren van Calliactis echter speelt, naar de proeven van W a c h h o l d e r (blz. 114) ons leerden, de ineenschuiving van de plastische massa zeer waarschijnlijk mede een rol, terwijl voor de langzame contractie van de septumspier in het geheel niet bewezen is, dat wij hier inderdaad met een „trapverschijnsel“ hebben te maken.

Het heele verschijnsel van de summatie kan echter in onze proeven hoogstens een ondergeschikten rol spelen, daar in ons geval de spier rechtstreeks werd geprikkeld: onze electroden zijn beide in aanraking met de spier zelf, terwijl onze prikkelsterkte bovendien grooter is.

Dat wij inderdaad met een rechtstreeksche prikkeling te maken hebben, blijkt wel uit het feit, dat in onze proeven de contractiehoogte toenam bij sterkere prikkeling, evenals bij P a n t i n, wanneer hij de electroden in directe aanraking bracht met de spier.

Bovendien gaven onze spieren ook met enkelvoudige inductie-openingslagen contracties, die uiterlijk niet verschilden van de contracties na faradische prikkeling: zij verliepen zeker niet sneller en vertoonden de „paradox van de crescente“ (blz. 75). De mogelijkheid blijft echter bestaan, dat de gebruikte vrij sterke stroomstooten meerdere impulsen opwekken in de zenuw, en zich dus niet als een enkele prikkel gedragen.

Een punt in P a n t i n's proeven moeten wij nog nader bezien. P a n t i n

en Hall [15] gingen in hun onderzoek, dat wij reeds op blz. 101 bespraken, ook den invloed na van de temperatuur op de summatie. Hierbij bleek dat in de kou een tweede prikkel veel later op den eersten kon volgen, om nog effect te hebben dan in de warmte. Blijkbaar loopt de verandering, welke door den eersten prikkel in de leidingsbaan teweeg gebracht is, bij lage temperatuur minder snel terug dan bij hooge. Zoo geven bij 5° C. twee prikkels nog juist een contractie van de septumspieren van *Metridium*, wanneer zij 8 seconden na elkaar vallen, terwijl dit tijdsinterval bij 15° slechts 3 seconden mag zijn en bij 24° 1 seconde ([15], fig. 3, blz. 75). Dit brengt mee, dat twee prikkels, welke 2 seconden na elkaar volgen, bij 5° reeds een hooge contractie geven, bij 15° daarentegen een contractie, die nog maar weinig van het minimum verschilt, en bij 24° in het geheel geen.

Hier doet zich dus het geval voor, dat de *Metridium*spier een hoogere contractie geeft bij kou, als gevolg van veranderingen in de summatie. Ook in ons geval moeten wij een dergelijke mogelijkheid onder oogen zien: weliswaar prikkelen wij de spier rechtstreeks, doch daarnaast natuurlijk ook het zenuwstelsel. In onze proeven hebben wij echter niet met twee prikkels te maken met een grooten tusschentijd, doch met een heele reeks van prikkels, welke zeer snel op elkaar volgen. Weliswaar kan ook hier een vertraagde teruggang van de verandering, die door een prikkel wordt teweeg gebracht, de summatie bevorderen, doch het is de vraag of dit effect nog merkbaar is, wanneer de reeks zoo lang wordt voortgezet, als bij ons het geval is (5 seconden faradische prikkeling).

DE CONTRACTIE DOOR DEELTJESVERSCHUIVING („TONISCHE CONTRACTIE”).

Hoewel bij de *Metridium*spier de plastische eigenschappen sterk op den voorgrond treden, is toch uit onze proeven niets gebleken van een contractie met een plastisch karakter, berustend dus op actieve deeltjesverschuiving. Toch is het bestaan van zulk een „tonische contractie” (Jordan) bij andere spieren wel degelijk aangetoond, zooals de volgende onderzoeken laten zien.

De mogelijkheid van een vormverandering door deeltjesverschuiving blijkt reeds bij de voortbeweging van de amoëbe, waar de protoplasma-strooming bij het vormen en intrekken van de pseudopodiën rechtstreeks is

waar te nemen (voor een vergelijking van deze verschijnselen met die van de spier (zie J o r d a n [21], blz. 130).

Wat de spier betreft, slaagde de M a r e e s v a n S w i n d e r e n [30], blz. 44, fig. 8; [27], blz. 466, fig. 22, erin, zulk een contractie op te wekken bij den Helixvoet. Hij ging uit van de waarneming, dat de plastische weerstand tegen rekking binnen zekere grenzen onafhankelijk is van de temperatuur. Daar warmte over het algemeen den plastischen weerstand vermindert, wijst dit op het bestaan van een regeling in het organisme, welke dezen weerstand bij hooge temperatuur op peil houdt. Zulk een regeling is echter alleen denkbaar met behulp van zintuigen aan de oppervlakte van het dier, die de temperatuur kunnen waarnemen. Zoo'n regeling zou kunnen bestaan in een compensatie van de snellere uiteenschuiving der plastische massa door een actieve verplaatsing van deeltjes in tegengestelden zin.

De M a r e e s v a n S w i n d e r e n redeneerde nu aldus: Bij een snelle temperatuurstijging moet er een toestand intreden, waarin de oppervlakte, en dus de zintuigen, reeds onder den invloed van de warmte staan, terwijl de spier overigens nog een lagere temperatuur bezit. In dat geval bestaat de mogelijkheid, dat de zintuigen een deeltjesverschuiving bewerkstelligen, die grooter is, dan met de temperatuur van de spier overeen komt, en die zich dus zal moeten uiten als een verkorting. Inderdaad bleek dit het geval. Wanneer hij tijdens de rekking de temperatuur van 6° op 30° C. bracht, trad er een verkorting op, die pas na langere inwerking van de warmte overging in een steilere rekkingskromme dan voorheen. Wij hebben hier niet te maken met een normale contractie, waarvoor de temperatuurstijging als prikkel werkte. Dit blijkt reeds uit de manier van verkorting: bij de gewone contractie kromt de voet zich en legt zich in plooiën, in dit geval daarentegen vindt het korter worden volkomen gelijkmatig plaats. Ook uit andere bijzonderheden is dit op te maken. Daar wij echter slechts willen wijzen op het bestaan van de contractie door deeltjesverschuiving, laten wij een verdere bespreking van deze proeven achterwege.

Ook M a a s [29], blz. 21, fig. 5; [27], blz. 464, gelukte het, onder geheel andere omstandigheden een dergelijke contractie bij den Helixvoet te voorschijn te roepen. Wanneer hij na de rekking de spier volkomen ontlastte door het optrekken van den schrijver en hem daarbij zacht reflectorisch prikkelde door voorzichtig strijken met een penseel, kon hij een verkorting krijgen tot de oorspronkelijke lengte. Wanneer de spier nu opnieuw

werd belast, gaf deze een rekkingskromme („herhalingskromme" P o s t m a), die zich niet van de oorspronkelijke onderscheidde.

P o s t m a [26], blz. 1047; [27], blz. 524, bewees, dat het hier inderdaad om een actieve deeltjesverplaatsing gaat: De herhalingskromme komt evengoed tot stand, wanneer vóór het optrekken van den schrijver een rem-pauze wordt ingelascht. Een passieve deeltjesverschuiving als gevolg van de recovery zou in dit geval zijn verminderd of achterwege gebleven, daar de spanning zich vóór het openen van de rem vereffent door relaxatie.

Uit een vorig onderzoek van P o s t m a [35], blz. 55; [27], blz. 466 blijkt, dat wij ons ook hier het mechanisme niet te eenvoudig moeten voorstellen. Een volkomen herhalingskromme treedt alleen op, wanneer de spier bij zijn verkorting na de rekking in het geheel geen uitwendigen weerstand ontmoet. Wordt de last wel weggenomen, doch de schrijver niet opgetrokken, zoodat de spier bij zijn verkorting de geringe wrijving van den onbelasten schrijver heeft te overwinnen, dan toont de herhalingskromme bij hooge temperatuur in tegenstelling tot de eerste rekkingskromme een duidelijken omslag: het eerste deel bezit een steile helling, het latere deel loopt bijna horizontaal. Blijkbaar wordt tengevolge van de snelle rekking een weerstand opgewekt. P o s t m a houdt dien weerstand voor de uiting van een actieve deeltjesverschuiving, daar deze ook bij *Aplysia* onder bepaalde omstandigheden door warmte wordt bevorderd.

J o r d a n [20]; [21], blz. 131; [27], blz. 444 onderzocht zulk een contractie door deeltjesverschuiving uitvoerig bij den voet van *Aplysia*. Wanneer men deze langer dan een half uur op een temperatuur van ongeveer 5° C. houdt, wordt hij volkomen slap en biedt bij rekking vrijwel geen plastischen weerstand. Wanneer nu de temperatuur snel verhoogd wordt tot ongeveer 25° C., treedt een langzame verkorting op, welke niet door een verslapping wordt gevolgd. In dezen verkorten toestand biedt de spier onmiddellijk weer plastischen weerstand tegen rekking. J o r d a n geeft hiervan de volgende verklaring: Uit den invloed van de kou kunnen wij afleiden, dat de plastische weerstand in de *Aplysia*-spier neiging heeft om te verdwijnen. Wij kunnen ons nu voorstellen, dat bij normale temperatuur het zoo ontstaande tekort voortdurend wordt aangevuld door een actieve ineenschuiving van de plastische massa. Blijkbaar wordt dit aanvullingsproces door de lage temperatuur stilgezet. Bij de snelle temperatuursverhoging wordt dit proces weer zoo sterk op gang gebracht, dat de deeltjes-

verschuiving zich in een verkorting uit. Wanneer deze beschouwing echter juist is, bestaat de plastische weerstand, dien de *Aplysia*-voet tegen verlenging biedt, uit twee geheel verschillende componenten: de „*statische component*”, d.w.z. de fysieke eigenschap van een zekere taaierheid, en de „*dynamische component*”, d.w.z. de drang tot actieve deeltjesverschuiving.

Zeer fraai kon J o r d a n de aanwezigheid van beide componenten aantonen ([27]), blz. 448). De spier werd 20—30 min. lang op een temperatuur van 6° C. gehouden. Dan werd belast met 20 G. Door de kou bleek de weerstand sterk verhoogd: er trad vrijwel geen rekking op. Wanneer de temperatuur nu op 25° werd gebracht, nam de rekking snel toe, terwijl de rekkingssnelheid steeds grooter werd, naarmate de spier de hoge temperatuur vollediger aannam. Wanneer J o r d a n echter de spier aan het begin niet 20—30 min. op 6° hield, doch 40—50 min., kreeg hij volkomen het tegenovergestelde resultaat. Bij belasting trad nu een snelle rekking op. Wanneer de temperatuur ineens op 25° wordt gebracht, gaat deze rekking over in een verkorting. Brengt men nu de temperatuur weer op 6°, dan wordt de verkorting door een nieuwe rekking onderbroken. De verklaring is als volgt: In het eerste geval hebben wij te maken met den rechtstreekschen invloed van de temperatuur op den bestaanden plastischen weerstand (*statische component*): kleinere bewegelijkheid bij kou, grootere bij warmte. In het tweede geval, bij langere inwerking van de kou, doet zich de onderdrukking van het aanvullingsproces van den plastischen weerstand gevoelen. Deze weerstand is nu zoo sterk verminderd, dat de grootte ervan blijkbaar volkomen afhankelijk is geworden van dit aanvullingsproces (de actieve deeltjesverschuiving: *dynamische component*). Wanneer dit aanvullingsproces bij hoge temperatuur snel verloopt, treedt een „tonische contractie” op. Wanneer de temperatuur weer wordt verlaagd, wordt de spanning, die door de actieve deeltjesverschuiving ontstaat („*Fliessspannung*”, B o z l e r), weer onderdrukt, zoodat de rekking opnieuw begint.

Ook langs een anderen weg maakte J o r d a n duidelijk, dat de beschreven verkorting inderdaad op een deeltjesverplaatsing berust. De plastische weerstand tegen rekking kan bij *Aplysia* worden vernietigd door toevoeging van magnesiumchloride aan het zeewater: het dier wordt dan volkomen slap. In dezen toestand nu verkort de spier zich niet, wanneer hij na een langdurige inwerking van de lage temperatuur in de warmte wordt gebracht. Het vermogen tot normale, „*elastische*” contractie bleef echter volkomen behouden: op een elektrische prikkeling reageert het dier

zelfs met een zeer sterke samentrekking (wegvallen van de plastische remming, zie blz. 94). Zoo komt J o r d a n er toe bij *Aplysia* twee contractievormen te onderscheiden, die elk op een geheel verschillend proces berusten: de „contractie van het snelle stelsel” en de „contractie van het langzame stelsel” of „tonische contractie”.

Het feit, dat de „snelle contractie” zeer hoog is bij de inwerking van het $Mg Cl_2$ laat ons tevens zien hoe ingewikkeld de wisselwerking van elastische elementen en plastische massa is: Aan den eenen kant toont zij den hoogen structuurgraad van de *Aplysiaspier* aan: hoewel het $Mg Cl_2$ den slipfactor vergroot, wordt de contractiehoogte hierbij niet verminderd, wat wijst op een uitblijven van een deeltjesverschuiving gedurende de contractie. Het tegengestelde zagen wij bij *Metridium*, waar bij hooge temperatuur de contractie wel sneller, doch minder hoog was (blz. 70). Hoewel dus bij den *Aplysiaoet* de elastische elementen gedurende de contractie een doorlopende structuur vormen, moet er blijkbaar toch nog een plastische weerstand worden overwonnen, daar het wegvallen ervan de contractie verhoogt.

J o r d a n [18], blz. 416 en fig. J., blz. 432; [27], blz. 463, fig. 18, onderzocht de contractie van de cutis van *Holothuria*. Op blz. 98 bespraken wij reeds, hoe deze cutis is op te vatten als een spier met bijna uitsluitend vasthoudfunctie: Alleen na grove mechanische prikkels als krachtig stooten met een naald, geeft hij een contractie. Deze contractie draagt duidelijk de kenmerken van een deeltjesverschuiving. Zoo is de contractiehoogte sterk afhankelijk van den last: In [27], fig. 18 bijvoorbeeld, is de contractiehoogte bij 24 G. slechts de helft van die bij 20 G. Verder biedt de spier tijdens de heele decrescente plastischen weerstand: sterke invloed van een geringen extra last op de steilheid van de decrescente (fig. 18); soms lang horizontaal traject aan den contractietop (10 minuten: [18], blz. 417). Dit alles, samen met het feit, dat de cutis op normale prikkels niet reageert, maakt het waarschijnlijk, dat wij ook hier een „tonische contractie” voor ons hebben.

Ook bij de dwarsgestreepte spier van de Vertebraten treffen wij waarschijnlijk contracties aan met actieve deeltjesverschuiving bij sommige vormen van „contractuur” (lang aangehouden verkortingstoestanden), bij voorbeeld bij de zoogenaamde contractuur van T i e g e l, welke ook door W a c h h o l d e r [39] werd onderzocht. Deze contractuur treedt op bij prikkeling van de spier in ongunstige omstandigheden. W a c h h o l d e r

riep hem te voorschijn door sterke prikkeling van de musculus coracodialis. Ook bij andere „t-spielen” (zie blz. 114) van Rana bleek hij op te treden, terwijl hij bij „nt-spielen” over het algemeen uitbleef. Dat wij hier niet met een vertraagde verslapping te doen hebben, blijkt hieruit, dat men dikwijls de contractuur afzonderlijk van de gewone prikkelcontractie kan zien ontstaan: Op de sterke prikkeling antwoordt de spier dan eerst met een snelle normale contractie, terwijl de decresciente hiervan onderbroken wordt door een tweede, langzame verkorting. W a c h h o l d e r vergeleek deze contractuur met die, welke optreedt bij de inwerking van acetylcholine op de spier, en welke in aansluiting hieraan door N o t h m a n n [32] verder werd onderzocht. Ook deze vertoont in vele opzichten de zelfde eigenschappen. W a c h h o l d e r's onderzoekingen leeren ons echter, dat de contractieverschijnselen bij de dwarsgestreepte spier van Rana uiterst ingewikkeld zijn, zoodat wij ook hier met het maken van vergelijkingen voorzichtigheid moeten betrachten.

Tenslotte zullen wij in dit verband de onderzoekingen van B o z l e r bespreken.

B o z l e r [4]; [27], blz. 525, onderzocht de pharynxretractor van Helix bij isometrische registratie. Hij werd getroffen door de gelijkheid in vorm van rekkingskromme en contractiedecrescente, en leidde hieruit af, dat aan beide krommen hetzelfde proces ten grondslag lag. Dit nu kan alleen het geval zijn (vergelijk onze blz. 38), wanneer de contractie van plastischen en niet van elastischen aard is. Naar aanleiding van deze proef, die hij later met eenige andere aanvulde (zie hieronder), kwam B o z l e r dan ook tot de slotsom [6], dat de contractie van deze spier zou berusten op een actieve deeltjesverschuiving.

Hoewel ook wij steeds met de mogelijkheid van een dergelijk contractieproces rekening hebben gehouden, kunnen wij toch B o z l e r's proef niet als een argument voor deze opvatting aanvaarden, om de volgende redenen:

1. In den loop van onze bespreking hebben wij kunnen zien, dat aan een verlengingskromme zeer verschillende processen ten grondslag kunnen liggen, welke wij alleen kunnen onderscheiden, door de omstandigheden gedurende de rekking te wijzigen (rempauze, gedeeltelijke ontlasting enz.). Nooit mogen wij dus uit de gedaante van de ononderbroken verlengingskromme alleen een conclusie trekken aangaande den aard van het verlengingsproces.

2. Uit de proeven van Gasser en Hill (blz. 95) en uit onze op blz. 28 beschreven proeven blijkt, dat tengevolge van de plastische remming de steilheid van de rekkingskromme afhankelijk is van de snelheid, waarmee de spier wordt verlengd, om de beginspanning voor de rekking te verkrijgen. Ook Bozler wijst op de proeven van Hill, doch trekt hieruit niet de consequentie, dat hij dan ook geen conclusies mag trekken uit den vorm van een willekeurige isometrische rekkingskromme. Wij voor ons hebben dit bezwaar ondervangen, door de verlenging zoo te regelen, dat de spanning op de zelfde wijze steeg, als gedurende de contractie, doch Bozler liet dit na.
3. Uit de door ons met deze voorzorgen genomen vergelijkingsproeven bleek, dat er in ons geval van een gelijkheid van beide krommen geen sprake was.
4. J. T. W. Montagne herhaalde Bozler's proef met den pharynxretractor zelf, en kwam tot een gelijk resultaat als het onze (Jordan [27], blz. 529, fig. 59).

In een volgend onderzoek [5] gaat Bozler o.a. den invloed na van koolzuur op de spier. Bij inwerking van CO_2 worden de rekkingskromme en de decresciente minder steil, de steilheid van de crescente echter blijft onveranderd. Deze invloed van het koolzuur berust op een verhooging van de viscositeit, daar Bozler aantoonde, dat de elasticiteit van de spier door het CO_2 niet werd veranderd. Vervolgens bepaalt Bozler het nuttig effect van de spier, uitgedrukt in het quotient: verrichte arbeid/vrijgekomen warmte. Hij vindt, dat dit quotient bij de inwerking van CO_2 grooter wordt, naarmate de weerstand tegen rekking toeneemt. Ook dit vat Bozler op als argument voor het plastische karakter van de contractie, waarbij hij als volgt redeneert: Dat de spier althans ten deele uit een plastische massa bestaat, blijkt uit den invloed van het koolzuur. Indien deze massa bij de contractie niet actief meewerkt, kan zij deze slechts remmen. In dat geval zou het nuttige effect van de contractie kleiner moeten worden bij verhooging van den plastischen weerstand door de inwerking van koolzuur.

Het tegengestelde blijkt het geval. Maar wanneer de plastische massa den contractie niet remt, moet zij zelf het actieve element zijn. Dat dan het nuttige effect door de inwerking van het koolzuur wordt vergroot, is niet te verwonderen: een hooge viscositeit aan den contractietop vergemakkelijkt het vasthouden van de eenmaal verkregen lengte.

Nu is ons inziens Bozler's conclusie, dat in dit geval gedurende de

crescente geen plastische weerstand wordt geboden, juist. Hieruit volgt echter nog niet, dat de plastische massa het actieve element is. Er is namelijk nog een tweede mogelijkheid, en wel deze, dat gedurende de crescente de plastische massa is verdwenen. Ons onderzoek aangaande den structuurgraad leerde ons, dat dit inderdaad het geval kan zijn: Hoe hooger immers de structuurgraad bij de Metridiumspier was, des te geringer bleek de deeltjesverschuiving (zie blz. 58). Hetzelfde geldt voor gevulcaneerde tegenover geplasticeerde rubber. Wij trekken dan ook uit B o z l e r's proef juist de tegengestelde conclusie: Gedurende de contractie bezit de pharynxretractor van *Helix* een zoo hoogen structuurgraad, dat de contractie een zuiver elastisch karakter draagt.

DE REGELING VAN DEN PLASTISCHEN WEERSTAND DOOR HET ORGANISME.

Tot nu toe hebben wij de spier beschouwd als eenheid, en in verband daarmee den plastischen weerstand als een zelfstandigen factor in zijn mechanisme. In werkelijkheid is de spier echter een onderdeel van het organisme, en is de plastische weerstand onderhevig aan regelende invloeden. Hoewel dit onderwerp buiten ons gebied ligt, willen wij toch voor de volledigheid in het kort op deze regelende invloeden wijzen.

De regeling door het zenuwstelsel.

Uit de proeven van J o r d a n bij *Aplysia* (blz. 120) en van d e M a r e e s v a n S w i n d e r e n bij *Helix* (blz. 119) is ons het bestaan van zulk een regeling reeds gebleken: in beide gevallen werd de „tonische contractie” opgewekt, doordat met behulp van een snelle temperatuursverandering de regeling van den plastischen weerstand uit haar evenwicht werd gebracht.

Dikwijls staat de plastische weerstand onder den invloed van een bepaald zenuwcentrum. Eén geval willen wij slechts noemen. Wanneer men den *Helix*voet niet volkomen isoleert, doch de ganglia pedalia en hun verbindingen met den voet intact laat, blijkt de rekkingskromme aanvanke-lijk steiler te loopen, na verdere rekking echter minder steil dan bij den voet zonder ganglia. Een kleine rekking wordt dus onder den invloed van het ganglion pedale versneld, een sterke rekking daarentegen geremd. Biologisch is dit voor het dier van belang: de normale beweging wordt erdoor vergemakkelijkt, terwijl het dier aan den anderen kant tegen te sterke rek-

king wordt beschermd. Ook bij andere dieren (bijvoorbeeld bij den Tunicaat *Ciona intestinalis*) komt hetzelfde verschijnsel voor.

Opvallend is de overeenkomst van de rekkingskromme van den *Helix*-voet met ganglion pedale en van de snel rekkende *Metridium*-spier: In beide gevallen zien wij na verloop van tijd een duidelijken omslag: Terwijl echter bij *Helix* de remming geschiedt onder invloed van het ganglion, komt deze bij *Metridium*, die geen hoogere zenuwcentra bezit, tot stand langs natuurlijke weg, tengevolge van de stuwung.

Hoewel er bij *Metridium* van een regeling in bovengenoemden zin dus geen sprake is, blijkt uit een proef van *Jordan* [17], blz. 254, dat het zenuwnet waarschijnlijk toch wel invloed uitoefent. Twee voetschijven worden gerekt; bij de eene is de lichaamswand geheel of grootendeels weggenomen, bij de andere slechts de mondschijf. De voetschijf, welke in het bezit is van het grootste stuk onbelast weefsel, ontwikkelt den sterksten plastischen weerstand. *Jordan* kon aantonen, dat het weefsel van den lichaamswand niet op mechanische wijze meehielp bij het dragen van den last. Zoo had het aanbrengen van een snede door dit weefsel tot op de voetschijf toe, loodrecht op de trekrichting van den last, geen invloed op de uitkomst. Ook brachten spontane contracties van de lichaamswandspieren den schrijver, welke de rekking opteekende, niet in beweging. Daar niet is in te zien, dat de aanwezigheid van een grootere hoeveelheid willekeurig weefsel een invloed op den plastischen weerstand van de voetschijfspieren zou uitoefenen, ligt het voor de hand aan te nemen, dat de aanwezigheid van een grooter stuk van het zenuwnet hiervoor verantwoordelijk is.

De regeling langs chemischen weg.

Dat zulk een regeling, althans bij de Vertebraten, bestaat, bewijzen de onderzoekingen van *Wachholder* en zijn medewerkers.

Wachholder ging uit van de proeven van *Sommerkamp* [38], die aantoonde, dat sommige dwarsgestreepte spieren van *Rana* een contractuur vertoonen bij de inwerking van acetylcholine, andere niet. *Wachholder* [39] toonde aan, dat de acetylcholine-contractuur vrijwel de zelfde bijzonderheden bezit als die van *Tiegel* (blz. 122), zoodat het waarschijnlijk is, dat ook zij een plastisch karakter draagt.

Verder wijzen zijn proeven erop, dat zulk een chemische invloed op den plastischen weerstand in het leven van het dier een rol speelt. In de eerste plaats toonde hij, in samenwerking met *Ledebur* [43], namelijk aan,

dat de verdeeling van de spieren, welke gevoelig zijn voor acetylcholine („t-spiereu”), in het organisme een biologischen zin heeft. Zoo zijn de spieren, welke het mannetje gebruikt bij de dagenlange omklemming van het wijfje gedurende de copulatie, uitgesproken „t-spiereu”. Vervolgens lieten hij en zijn medewerker N o t h m a n n zien [46], dat de neiging, om op acetylcholine met een contractuur te reageeren niet steeds even groot is, doch afhangt van den toestand van het dier: Zoo zijn de omklemmings-spiereu bij Rana in den bronsttijd veel gevoeliger voor acetylcholine dan anders en bij het mannetje weer sterker dan bij het wijfje. Ook is de gevoeligheid voor acetylcholine in den zomer kleiner dan in den winter: Typische „nt” spiereu in den zomer kunnen zich in den winter geheel als „t-spiereu” gedragen. Dat hier van een rechtstreekschen temperatuursinvloed geen sprake is, blijkt uit het volgende: De spiereu van kikkers, welke in den winter gedurende 5 dagen voor de proef in de warmte zijn gezet, gedragen zich evenzoo als die van dieren, welke juist uit de kou komen, hoewel zij de hoogere temperatuur toch volkomen hebben aangenomen. Bevonden de dieren zich echter reeds eenige weken op kamertemperatuur, zoodat zij gelegenheid hadden gehad zich geheel aan te passen, niet alleen wat de temperatuur betreft, dan gedroegen de spiereu zich als die van een zomerdier.

Ook bij zoogdieren konden W a c h h o l d e r en L e d e b u r [44] het bestaan van „t”- en „nt-spiereu” aantoonen. Ook hier heeft de verdeeling van de beide spiertypen in het organisme een biologischen zin: Zoo zijn de nekspier van het konijn en de oprolspier van den egel, die beide voornamelijk een vasthoud-functie hebben, uitgesproken „t-spiereu”. Verder is ook hier een verband te vinden tusschen de gevoeligheid van de spier voor acetylcholine en de gesteldheid van het dier [45]: bij den egel en den hamster bleken de spiereu in den zomer minder gevoelig voor acetylcholine dan in den winter.

Het feit, dat deze veranderingen in de reactie van de spier, welke in nauw verband staan met de levenswijze van het dier, zich over zoo langen tijd uitstrekken, spreekt voor een regeling, niet door middel van het zenuwstelsel, doch door stoffen, welke in het lichaam worden afgescheiden.

DE „TONUS”:
DE FACTOREN, DIE DEN WEERSTAND VAN DE SPIER
TEGEN VERLENGING BEPALEN.

Onder „tonus” verstaat men den toestand van de spier, waarin deze een verkorting langeren tijd handhaaft, zonder daarbij veel energie te gebruiken. Uit het voorgaande is wel gebleken, dat deze tonus op zeer verschillende processen kan berusten, waarom wij dan ook in ons eigen onderzoek dezen term hebben vermeden. Het is goed nog eens na te gaan, welke soorten van „tonus” wij hebben leeren kennen:

1. *Plastische weerstand* (J o r d a n's statische tonuscomponent).
2. *Actieve deeltjesverplaatsing* (J o r d a n's dynamische tonuscomponent).
3. *Vertraagde verslapping* der elastische elementen (J o r d a n's „Reiztonuseffekt”).
4. *Contractuur*. Onder dezen naam worden verschillende toestanden van de spier samengevat, waarin deze een lang aanhoudende verkorting vertoont, die dikwijls samengaat met een hard worden. Hieraan kan nog worden toegevoegd:
5. De door S h e r r i n g t o n bestudeerde tonus van de dwarsgestreepte skeletspieren der Vertebraten. Deze berust op een reflexmechanisme, daar hij verdwijnt, wanneer de zenuwverbindingen van de spier met het ruggemerg worden verboken. Waarschijnlijk wordt in dit geval de verkorting gehandhaafd door een contractie van elastisch karakter, en wel zoo, dat afwisselend telkens slechts enkele spiervezels uit den heelen bundel zijn gecontraheerd, die na eenigen tijd door andere worden afgelost.

Nu komen deze verschillende soorten van tonus niet steeds afzonderlijk voor: de eene kan den ander overdekken. Zoo blijkt uit de proeven van J o r d a n aangaande de vertraagde verslapping van den Helixvoet [26], blz. 1045; [27], blz. 521, dat aan den contractietop reeds verlenging door rekking kan optreden, terwijl de elastische elementen hun verkorting nog handhaven.

Verder is het waarschijnlijk, dat de elastische en de plastische weerstand gedurende de decrescente, die wij tot nu toe als twee afzonderlijke verschijnselen hebben behandeld, dikwijls met elkaar in wisselwerking staan:

Jordan [22], blz. 41, [27], blz. 508 verkreeg bij *Aplysia* alleen het „Reiztonuseffekt” wanneer de spier ook tijdens de *crescente* ten volle was belast. Wanneer de last vóór de contractie werd verminderd, doch aan den contractietop weer werd aangebracht, bleef het „Reiztonuseffekt” achterwege. Ook bij deze zuiver elastische contractie kunnen wij dus een minder steile *decescente* vinden na een samentrekking bij hooger en last. Naast de verhooging van den plastischen weerstand is ook bij de *Metridium* spier een dergelijke invloed van den last niet uitgesloten.

Enkele stofwisselingsproeven bij de spier van *Metridium* (Kipp — Maas, niet gepubliceerd) wijzen in de zelfde richting: Zij maakten het waarschijnlijk, dat de contractie der elastische elementen langer aanhoudt, wanneer de spier zich samentrekt tegen een sterken weerstand in. De minder steile *decescente* bij grooteren last zou dan dus niet alleen op een verhooging van den plastischen weerstand berusten.

Ook in de gevallen, waarin de weerstand van de spier tegen verlenging van zuiver plastischen aard is, blijkt uit de mogelijkheid van een regeling ervan door het zenuwstelsel of door chemische stoffen, dat wij hier toch nog een ingewikkeld mechanisme voor ons hebben.

Hoe voorzichtig wij moeten zijn met een te eenvoudige interpretatie toonen ook Wachholders vergelijkingen van verschillende contracturen (zie b.v. Wachholder [39]). Zoo bleken de contractuur na sterke prikkeling en die na inwerking van acetylcholine, welke in talrijke opzichten de zelfde bijzonderheden vertoonen, toch weer op enkele punten van elkaar te verschillen.

DE BIJZONDERE EIGENSCHAPPEN VAN DE METRIDIDIUMSPIER.

Wanneer wij ons, aan het slot van dit onderzoek, afvragen, wat het karakteristieke is van de door ons onderzochte Metridiumspier, dan is dit wel de sterke verplaatsbaarheid van zijn deeltjes.

Op vrijwel elke reactie drukt deze deeltjesverschuiving haar stempel.

Een kenmerkend voorbeeld voor de verplaatsbaarheid van de deeltjes in de niet geprikkelde spier geeft fig. 42. De buis, welke het circuleerende zeewater uit een aquarium afvoerde, was toevallig in aanraking gekomen met een zeeanemoon. De lichaamswand voor de monding van de buis gaf mee aan de voortdurende zuigkracht van het water, totdat tenslotte een groote uitzakking van het lichaam in de buis ontstond.

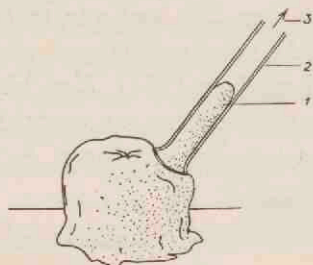


Fig. 42.

Zeeanemoon, die in aanraking is gekomen met den mond van de afvoerbuis in het aquarium. Het deel van de lichaamswand voor de buisopening geeft plastisch mee aan de zuigkracht van het water.

1. Uitzakking van de lichaamswand binnen de buis.
2. Glazen afvoerbuis.
3. Stroomrichting van het water.

In normale omstandigheden bewerkt deze reactie een aanpassing aan een vergrooten lichaamsinhoud.

Evengoed als de spier uiteen kan worden geschoven, is ook het tegengestelde mogelijk. Ook dit tegengestelde proces heeft een biologische beteekenis: het maakt het herstel van den ouden vorm mogelijk, wanneer

een uitwendige kracht, welke rekking veroorzaakte, wordt opgeheven; na de recovery biedt de spier weer plastischen weerstand bij de opnieuw verkregen kleinere lengte.

Doch ook gedurende de rekking zelf kan de deeltjesverplaatsing een biologischen rol spelen: snelle rekking wekt stuwing op, die een verdere verlenging remt.

Ook bij de contractie doet de deeltjesverschuiving zich gelden, en ook hier heeft zij haar beteekenis in het leven van het dier:

Zooals de spier na de verkorting bij recovery weerstand tegen verlenging biedt bij kleinere lengte, zoo geschiedt dit eveneens na de verkorting bij een contractie. Reeds aan den contractietop kan de spier dan plastischen weerstand bieden tegen verlenging, wat een vasthouden van bepaalde verkorting zonder veel energieverbruik mogelijk maakt.

De voorname plaats, die de deeltjesverschuiving gedurende de contractie inneemt, komt bovendien tot uiting in den grooten invloed van den structuurgraad op het contractieverloop (invloed van last en temperatuur).

In al deze gevallen is het voldoende om aan te nemen, dat de deeltjesverschuiving passief is: een begeleidend verschijnsel van de vormverandering der elastische elementen. Of er een actieve deeltjesverschuiving gedurende de contractie — hetzij in het algemeen, hetzij onder bijzondere omstandigheden — voorkomt, is mogelijk, doch is niet aangetoond.

Het is zeer kenmerkend, dat hier een zuiver natuurkundig proces als de deeltjesverschuiving, op zoo velerlei wijze dienstbaar blijkt aan de levensbehoeften van het dier.

Toch moeten wij ons niet voorstellen, dat bij *Metridium* een regeling van het dier uit ontbreekt: wij hebben een organisme voor ons, en geen automaat. Wij willen een enkele aanwijzing voor het bestaan ervan noemen: *Jordán's* proeven, die wij op blz. 126 bespraken, toonen, dat ook het zenuwstelsel waarschijnlijk den weerstand tegen verlenging mee bepaalt. Verder bleek het dier, dat in het water werd teruggebracht, nadat het op het droge sterk was gerekt, tengevolge van de zwaartekracht (blz. 25), zich sneller en vollediger te herstellen, dan op grond van een normale recovery kon worden verwacht.

Wij moeten ons den toestand eerder zoo denken, dat de grovere regeling geschiedt op grond van de natuurkundige processen, terwijl het organisme zelf meer de fijnere aanpassing bewerkstelligt.

SAMENVATTING.

De kringspieren uit den lichaamswand van de zeeanemoon *Metridium senile* L. werden onderzocht, door de lengteveranderingen gedurende de contractie te vergelijken met die van de niet geprikkelde spier bij verschillende belasting.

Zoowel gedurende de rekking van de niet geprikkelde, belaste spier, als gedurende de decrescence der contractie, treedt er een deeltjesverschuiving in de spier op.

De deeltjesverschuiving gedurende de contractie-decrescence bleek uit proeven, waarbij aan den contractietop de invloed van den last tijdelijk werd uitgeschakeld (rem- en ontlastingspauze). Hierdoor is het mogelijk spontane verslapping van passieve rekking te onderscheiden.

Ook gedurende de contractie zelf treedt er een deeltjesverschuiving op, welke een deel van de contractieenergie verloren doet gaan, en zich in een vertraging der verkorting uit.

Het bleek mogelijk, de contracties in twee typen te verdeelen: een type met groote contractiehoogte en snelle vormverandering en een type met kleine hoogte en trage vormverandering.

Ontlasting na het bereiken van den contractietop toont het volgende: De contracties van het lage type bezitten (bij dezelfde belasting) meer restspanning aan den top, dan die van het hooge.

Hieruit blijkt, dat de contractie van het lage type een grooteren inwendigen weerstand heeft te overwinnen.

De verklaring voor dezen grooteren inwendigen weerstand bij het lage contractietype werd gezocht in een „lageren structuurgaad”: Gedurende het contractieproces ontstaat er een vaster verband (hoogere structuur-

graad) tusschen de deeltjes van de zich verkortende spier. Bij het lage contractietype zou deze structuurvorming minder volledig verlopen, waardoor slechts een lage structuurgraad tot stand komt en er meer energie door inwendige wrijving verloren gaat.

Een vergelijking van het contractieverloop bij verschillende temperatuur toont de groote beteekenis aan van het onderlinge verband der deeltjes (structuurgraad) voor het effect van de verkorting: Door kou zal het verband tusschen de deeltjes vaster worden, zij het ook op een andere wijze dan bij de structuurvorming gedurende de contractie („schijnstructuur” tegenover „ware structuur”). Bij het lage contractietype brengt dit een verlaging en vertraging van de contractie mee: toenemen van den inwendigen weerstand. Bij het hooge contractietype daarentegen brengt dit een verhooging of althans een uitblijven der verlaging mee, terwijl de beweging niet wordt vertraagd: Reeds bij normale temperatuur is hier het verband tusschen de deeltjes zoo vast, dat inwendige verschuivingen en daarmee het optreden van weerstand door inwendige wrijving wordt belet. Een verder vastworden kan hier slechts leiden tot verdere weerstandsvermindering.

Ook bij contracties met hoogerem structuurgraad blijft echter de deeltjesverschuiving niet geheel achterwege (bij de voetspier van *Helix* kan dit wel het geval zijn). Dit blijkt uit de mogelijkheid van een contractieverhooging door kou en uit het optreden van plastischen weerstand gedurende elke decremente.

Aan den contractietop kan de bewegingsomkeer soms gemaskeerd zijn: de contractietop verloopt dan horizontaal, terwijl een extra belasting op verschillende punten van het horizontale traject bij vergelijkbare contractiekrommen aantoont, dat toch de verkortingsspanning door spontane verlapping geleidelijk wegvalt. Hier uit zich de plastische weerstand, welke gedurende de contractie optreedt, als typische wrijvingsweerstand: hij neemt toe, voordat hij overwonnen wordt, draagt zoo gedurende het horizontale traject een steeds grooter deel van de belastingsspanning, en heft zoo (tijdelijk) de evenredigheid tusschen spanningsverandering en lengteverandering op (smoorweerstand).

Verhooging van den last heeft een grooten invloed op het heele contractieverloop (kleinere contractiehoogte, langzamer vormverandering).

Na het heffen van een grooten last biedt de spier meer plastischen weerstand gedurende de decrescente dan na het heffen van een lagen.

Ook wanneer de hooge last slechts gedurende een deel van de crescente wordt gedragen, is de decrescente minder steil.

Extra belasting na den contractietop geeft echter een steilere decrescente.

Gedurende de crescente verandert de last dus den toestand van de spier: hij verlaagt den structuurgraad.

Wanneer de verkorting van de spier bij de contractie vrijwel verhinderd wordt (isometrische registratie) is de plastische weerstand gedurende de decrescente zeer klein, wat blijkt uit het optreden van een aanzienlijke spontane verslapping. Dit maakt het waarschijnlijk, dat de deeltjesverplaatsing gedurende de contractie, passief is. In dat geval is deze dus slechts een gevolg van de contractie, en hebben wij hier geen contractie door actieve deeltjesverplaatsing („tonische contractie" J o r d a n) voor ons.

Voor deze typische vasthoudspier is de deeltjesverschuiving, die haar vormverandering begeleidt, van biologisch belang:

1. Door de optredende stuwung wordt de spier beschermd tegen overmatige rekking.
2. Door den plastischen weerstand gedurende de decrescente is de spier in staat een verkortingstoestand te handhaven met weinig energie.
3. Dit is ook nog het geval na samentrekken tegen een grooteren weerstand in: hoe grooter de last gedurende de crescente, des te grooter de weerstand gedurende de decrescente.

LIJST VAN GEBRUIKTE TERMEN.

	Blz.		Blz.
„Äußere Unterstützung” ...	114	Recovery	22, 23
Contractie van het langzame stelsel	122	Rekking... ..	39
Contractie van het snelle stelsel	122	„Reiztonuseffekt”... ..	99
Contractie, tonische	118	Relaxatie	22
Contractuur... ..	122	Remfactor	22
Decrescente... ..	38	„Rückfederung”... ..	22
Decrescente, gemengde	104	Schijnstructuur	66
„Deeltjes”	17	Slipfactor	22
Demping... ..	22	Smoorweerstand	51
„Dilatancy”	106	Sneeuwploeffect... ..	36
Dynamische component	121	Snelle stelsel, contractie van het	122
Elastisch	18	Spontane verslapping... ..	38
Elastische elementen... ..	21	Statische component... ..	121
Elastische nawerking... ..	23	Steun	115
Elementen	21	Strekking	39
Gemengde decrescente	104	Structuurgraad	57
Herhalingskromme	120	Stuwing... ..	31
Hysteresis	111	Summatie	116
Krimpeffect... ..	111	„Supercontraction”	109
Langzame stelsel, contractie van het... ..	122	Thixotropie	107
Massa, plastische	21	Tonische contractie	118
Micellen... ..	21	Tonische voet	104
Paradox van de crescente ...	76	Tonus	127
Paradox van de decrescente ...	97	Trap-verschijnsel... ..	114, 116
Plasticiteit	18	„Unterstützung, äussere”	114
Plastisch... ..	18	„Verfestigung”	111
Plastische massa	21	Verslapping, spontane	38
		Viscositeit	18
		Vloeigrens	18

LITTERATUUR.

1. **Astbury, W. T.** in: **H. Mark — H. Philipp:** Die Struktur der Proteine im Lichte der Röntgenstrahlen.
Die Naturwiss. **25**, 119 (1937).
2. **Astbury, W. T. — S. Dickinson:** $\alpha\beta$ Intramolecular transformation of myosin.
Nature (London) **135**, 95 (1935).
3. — —. $\alpha\beta$ Transformation of muscle protein in situ.
Ibidem, 765.
4. **Bozler, E.:** Untersuchungen zur Physiologie der Tonusmuskeln.
Zs. vergl. Physiol. **12**, 579 (1930).
5. — Die mechanischen Eigenschaften des ruhenden Muskels, ihre experimentelle Beeinflussung und physiologische Bedeutung.
Zs. vergl. Physiol. **14**, 429 (1931).
6. — An analysis of the properties of smooth muscle.
Cold Spring Harbor Symposia on Quant. Biol. **4** (1936).
7. **Colla, S.:** Die Kontraktile Zelle der Pflanzen.
Protoplasma Monographien **10**, Berlin (1937).
8. **Dillewijn, C. van — E. 's Jacob:** Temperatur und Erregbarkeit bei *Helix pomatia*.
Arch. ges. Physiol. **205**, 188 (1924).
9. **Ebbecke, U. — H. Remberg:** Ueber elastischen Eigenschaften des Kautschuks in ihrer Beziehung zum Muskel.
Pflügers Arch. **240**, 137 (1938).
10. **Ebbecke, U.:** Isotonische und isometrische Kontraktionen des Kautschukfadens unter dem Einfluss der Vordehnung.
Pflügers Arch. **240**, 155 (1938).
11. **Freundlich, H. — A. D. Jones:** Sedimentation volume, dilatancy, thixotropic and plastic properties of concentrated suspension.
Journ. Physical Chemistry **40**, 1217 (1936).
12. **Freundlich, H. — H. L. Röder:** Dilatancy and its relation to thixotropy.
Trans. Faraday Soc. **34,2**, 308 (1938).
13. **Fokker, A. D.:** Over de structuren van vezelstoffen.
Arch. du Musée Teyler **III**, 8 (1937).
14. **Gasser, H. S. — A. V. Hill:** The dynamics of muscular contraction.
Proc. Roy. Soc. B **96**, 398 (1924).
15. **Hall, D. M. — C. F. A. Pantin:** The nerve net of the Actinozoa V.
Temperature and facilitation in *Metridium senile*.
Journ. Exp. Biol. **14**, 71 (1936).
16. **Hartree, W. — A. V. Hill:** The energy liberated by an isolated muscle during the performance of work.
Proc. Roy. Soc. B **104**, 1 (1929).

- 16a. **Herter, K.:** Untersuchungen über den Muskeltonus des Schneckenfusses.
Zs. vergl. Physiol. **13**, 709 (1931).
17. **Jordan, H. J.:** Ueber reflexarme Tiere II. Die Physiologie des Nervenmuskelsystems von *Actinoloba dianthus* Ellis.
Zs. allg. Physiol. **8**, 222 (1908).
18. — Ueber reflexarme Tiere IV. Die Holothurien 1.
Zoöl. Jb. Allg. Zoöl. **34**, 365 (1914).
19. — Der Tonus glatter Muskeln bei wirbellosen (hohlorganartigen) Tieren.
Arch. néerl. d. Physiol. **7**, 314 (1922).
20. — Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus.
Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amst. **33**, 788 (1930).
21. — Die Funktion der glatten Muskeln bei Schnecken, verglichen mit den Funktionen des Protoplasma's bei Sarcodinen.
Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. **III**, 2, 128 (1931).
22. — Viskosoïder Tonus und Erregungsresiduum („Reiztonuseffekt“) in den Muskeln von *Aplysia*.
Acta brevia neerl. **3**, 40 (1933).
23. — Die Muskulatur der Aktinie *Metridium dianthus*, ihr Tonus und ihre Kontraktion.
Arch. néerl. de Zoöl. **1**, 1 (1935).
24. — Tonische Verkürzung und tonisches Festhalten der Verkürzung bei den Muskeln von *Aplysia limacina* unter Einfluss wechselnder Temperatur.
Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amst. **38**, 358 (1935).
25. — Die Eigenschaften glatter Tonusmuskeln verglichen mit den Eigenschaften von unvulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk.
Ibidem **39**, 796 (1936).
26. — Untersuchungen über Reaktionsverzögerung in Schneckenmuskeln und ihre Bedeutung für die Wechselwirkung zwischen Kontraktion und viskösem Tonus.
Ibidem **39**, 1040 (1936).
27. — Die Physiologie des Tonus der Hohlmuskeln, vornehmlich der Bewegungsmuskulatur „hohlorganartiger“ wirbelloser Tiere.
Ergebn. d. Physiol. **40**, 437 (1938).
28. **Langelaan, J. W.:** Roosterstructuren.
Ned. Tijdschr. v. Geneesk. **81**, 5523 (1937).
29. **Maas, J. A.:** Die visco-elastischen Eigenschaften von Kautschuk und glatten Muskeln, kontrolliert am Stoffwechsel des *Helix*fusses.
Arch. néerl. d. Physiol. **23**, 1 (1938).
30. **Marees van Swinderen, J. W. de:** De regeling van den tonus in de spieren van *Helix pomatia* L.
Diss. Utrecht (1927).
31. **Mark, H.:** Die Elastizität langkettiger Substanzen als statistischer Effekt.
Oesterr. Chemiker Zeitung **13**, (1937).
32. **Nothmann, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Acetylcholinkontraktur.
Pflüg. Arch. **229**, 588 (1932).
33. **Ornstein, L. S. — J. G. Eimers, J. Wouda:** Thermodynamics of caoutchouc I, II.
Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amst. **32**, 1235 (1929), **33**, 273 (1930).

34. **Pantin, C. F. A.:** The nerve net of the Actinozoa IV. Facilitation and the „staircase”.
Journ. Exp. Biol. **12**, 389 (1935).
35. **Postma, N.:** Onderzoekingen, betreffende het herstel van de tonus bij de slakkevoet (*Helix pomatia* L.) door prikkeling en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop.
Diss. Utrecht (1935).
36. **Rossem, A. van:** Plastische en elastische verschijnselen bij rubber.
De Ingenieur **38**, 42 (1934).
37. **Rossem, A. van — H. van der Meyden:** Plasticity and elasticity of rubber.
India-Rubber Journ. (Sept. 1928).
38. **Sommerkamp, H.:** Das Substrat der Dauerverkürzung am Froschmuskel. Physiologische und pharmakologische Sonderstellung bestimmter Muskelfasern.
Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. **128**, 99 (1928).
39. **Wachholder, K.:** Untersuchungen über „tonische“ und „nichttonische“ Wirbeltiermuskeln II. Acetylcholin - und Tiegelsche Contractur in ihren Beziehungen zu einander und zur tetanischen Kontraktionsform. Die Plastizität der beiden Muskelarten.
Pflügers Arch. **226**, 225 (1931).
40. —, III. Verschiedenes Verhalten bei ermüdender Reizung.
Ibidem **226**, 274 (1931).
41. — Unterschiede in der Fähigkeit „tonischer“ und „nicht tonischer“ Muskeln zur Superposition der Einzelzuckungen bei tetanischer Reizung.
Ibidem **229**, 143 (1932).
42. — Untersuchungen über den Mechanismus der Superposition bei den tetanischen Muskelkontraktion.
Ibidem **233**, 683 (1934).
43. **Wachholder, K. — J. von Ledebur:** Untersuchungen über „tonische“ und „nicht-tonische“ Wirbeltiermuskeln I. Die Umklammerungshaltung der Frosches und die Schutzhaltung der Schildkröte; ihre Spezifische Nachahmung durch muskuläre Acetylcholinwirkung.
Ibidem **225**, 627 (1930).
44. —, — Acetylcholininkontraktoren der Muskeln normaler erwachsener Säugetiere.
Ibidem **229**, 657 (1932).
45. —, — Jahreszeitliche Schwankungen in der Acetylcholinreaktion der Muskeln normaler Säugetiere.
Ibidem **231**, 114 (1933).
46. **Wachholder, K. — E. Nothmann:** Jahreszeitliches Schwanken zwischen „tonischem“ und „nicht tonischem“ Verhalten von Wirbeltiermuskeln.
Ibidem **229**, 120 (1932).
47. **Worschitz, F.:** Zur Feinstruktur der Myofibrillen.
Fortsch. a. d. Gebiete d. Röntgenstrahlen. **50**, 174 (1934).

INHOUD.

	Blz.
VOORWOORD	
INLEIDING.	1
DE DIEREN	3
De huisvesting	3
De anatomie	3
Het praepareeren	4
DE TECHNIEK	7
Algemeen schema	7
De spierhouder	7
Oude opstelling	7
Nieuwe opstelling	8
De isotonische schrijver	9
De hefboomschrijver	10
De ontwikkeling van den ordinaatschrijver	10
De nieuwe ordinaatschrijver	11
De opstelling met isometrischen schrijver	14
De rem	15
De ventilatie	15
De registratietrommel	15
Het tijdsein	15
De prikkeling	15
Het gewicht	16
De gewichtaanhanger	16
HET ONDERZOEK	17
De gedachtengang	17
De variabiliteit	19
DE NIET GEPRIKKELDE SPIER	20
De rekking	20
De fijnere bouw van de spier; recovery en relaxatie	21
De recovery	23
De slipfactor	25
De remfactor	27
De stuwing	31
DE SPIERCONTRACTIE	37
<i>De decrescente</i>	38
De rempauze	39
De ontlastingspauze	44
<i>De deeltjesverschuiving bij de contractie</i>	48
De ineenschuiving der plastische massa	48
De horizontale top; de smoorweerstand	50

	Blz.
<i>Contractie en structuur</i>	53
Het hooge en lage contractietype	53
Contractietype en structuurgraad	55
Structuurgraad en deeltjesverschuiving	57
Elastische elementen en plastische massa.	58
De invloed van de lage temperatuur op de contractie	59
<i>De paradoxale invloed van de kou</i>	65
Schijnstructuur en plastische remming	65
De paradoxale invloed van de temperatuursverlaging op geplasticeerde rubber	67
Het ontbreken van een temperatuur-optimum	69
De invloed van hooge temperatuur op de contractie.	69
<i>Last en structuurgraad</i>	72
De invloed van den last op het contractieverloop	72
De paradox van de crescente; de invloed van den last op den structuurgraad	75
De extra belasting gedurende een deel van de crescente	77
De invloed van den last op hooge en lage contracties	80
Hefvermogen en draagvermogen van de Metridiumspier	81
Structuurgraad en contractieniveau; vergelijking met de voetspier van Helix	81
<i>De vergelijking van rekkingskromme en contractie-decrescente bij isometrische registratie</i>	85
PASSIEVE EN ACTIEVE INEENSCHUIVING DER PLASTISCHE MASSA	91
HET VERBAND MET HET WERK VAN ANDERE ONDERZOEKERS	94
<i>Vergelijkbare resultaten uit andere onderzoekingen</i>	94
Remfactor	94
Slipfactor	95
Stuwring	96
Recovery	97
Decrescente	98
Crescente.	100
De contractie als geheel	101
De verandering van den structuurgraad gedurende de contractie	103
<i>Natuurkundige gegevens aangaande den fijneren bouw van de spier</i>	106
De „Verfestigung”	110
Plastische massa en contractiebasis; de „steunfunctie”	113
Contractiehoogte en summatie	116
De contractie door deeltjesverschuiving („tonische contractie”)	118
De regeling van den plastischen weerstand door het organisme	125
De regeling door het zenuwstelsel	125
De regeling langs chemischen weg	126
De „tonus”: de factoren, die den weerstand van de spier tegen verlenging bepalen.	127
DE BIJZONDERE EIGENSCHAPPEN VAN DE METRIDIUMSPIER	130
SAMENVATTING	133
LIJST VAN GEBRUIKTE TERMEN	136
LITTERATUUR	137

STELLINGEN.

I.

Noch *Jordan*, noch *Maas* geven een volledige verklaring van het horizontale traject in de rekkingskromme van rubber en gladde spier na gedeeltelijke ontlasting.

Zoowel de stuwingsweerstand (*Jordan*) als de omslag van verkorting in verlenging (*Maas*) spelen een rol, doch naast deze beide factoren tevens nog de smoorweerstand.

H. J. *Jordan*: *Ergebn. d. Physiol.* **40**, 499 (1938).

J. A. *Maas*: *Arch. néerl. d. Physiol.* **23**, 158 (1938).

II.

Tegen het onderzoek van *H. Soest* omtrent het leervermogen van *Ciliata* en *Turbellaria* valt op te merken, dat de methode juist, doch de doelstelling onvruchtbaar is.

H. *Soest*: *Zs. f. vergl. Physiol.* **24**, 720 (1937).

III.

Het door *E. Haeckel* ingevoerde begrip „coeloom” is essentieel verschillend van het tegenwoordig gangbare.

E. Haeckel: *Die Kalkschwämme I*, 467 (Berlin 1872).

— *Jen. Zs. f. Naturwiss.* **8**, 22 (1874).

IV.

De „limospheer” bij de spermatogenese van het mos *Polytrichum* en de „acroblast” bij de spermatogenese van verschillende insecten zijn homologe *Golgi*-lichamen.

Vgl. *G. C. Hirsch*: *Form- und Stoffwechsel der Golgikörper (Protoplasma Monographien 18)*, 255 e.v. (1939).

V.

Het is *Hämmerling* niet gelukt te bewijzen, dat de kern van *Acetabularia* „Formbildungsstoffe” afscheidt en dat deze stoffen het product zijn van genen.

J. *Hämmerling*: *Roux' Arch. f. Entw. Mech.* **131**, 1 (1934); **132**, 424 (1935).

VI.

M. Palágyi's onderscheiding van de levensprocessen in „mechanistische”, „vitalistische” en „geistige” is een zeer gelukkige.

M. Palágyi: *Wahrnehmungslehre* (Leipzig 1925).

VII.

De grond van de wetenschap is irrationeel.

