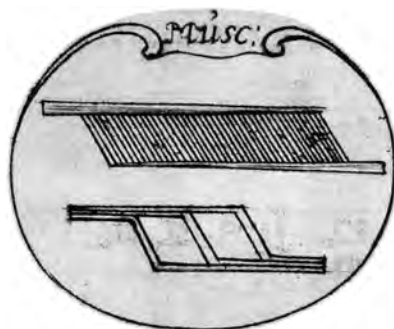


*Digitalt særtryk af*  
**FUND OG FORSKNING**  
I DET KONGELIGE BIBLIOTEKS  
SAMLINGER

Bind 51  
2012



*With summaries*

KØBENHAVN 2012  
UDGIVET AF DET KONGELIGE BIBLIOTEK

Om billedet på smudsomslaget se s. 57.

Det kronede monogram på kartonomslaget er tegnet af  
Erik Ellegaard Frederiksen efter et bind fra Frederik 3.s bibliotek

Om titelvignetten se s. 167.

© Forfatterne og Det Kongelige Bibliotek

Redaktion: John T. Lauridsen

Redaktionsråd:  
Ivan Boserup, Else Marie Kofod,  
Erland Kolding Nielsen, Anne Ørbæk Jensen,  
Stig T. Rasmussen, Marie Vest

*Fund og Forskning* er et peer-reviewed tidsskrift.

Papir: Scandia 2000 Smooth Ivory 115 gr.  
Dette papir overholder de i ISO 9706:1994  
fastsatte krav til langtidsholdbart papir.

Grafisk tilrettelæggelse: Jakob Kyril Meile

Tryk og indbinding: SpecialTrykkeriet, Viborg

ISSN 0060-9896  
ISBN 978-87-7023-093-3

## HVAD KAN VI LÆRE OM MUSKLER AF STENO?

AF

TROELS KARDEL

De fleste muskler er opbygget af fjerformede strukturer af fibre. Fibrenes sammentrækning fører til at musklen forkorter sig, men uden at dens rumfang ændrer sig. I det følgende beskrives i hvilken sammenhæng denne grundlæggende biologiske indsigt blev opnået og modtaget, samt hvilken status emnet har i dag.

### *Musculi systema novum – Den nye muskellære*

Niels Stensen, også kendt som Nicolaus Steno (1638-1686), observerede ved anatomiske undersøgelser, at skeletmuskulatur er opbygget af ensartede parallelle motoriske fibre lejret i lag som pennate, eller fjer-lignende, strukturer. Steno studerede ved universitetet i Leiden i Holland og forelagde fundet i et brev dateret 30. april 1663 til professor Thomas Bartholin i København med spørgsmålet, “om det, som jeg har iagttaget om musklerne, allerede skulle være bemærket af andre; i så fald vil din ubegrænsede belæsthed kunne sige mig det”. Bartholin roste eleven for hans beskrivelse af hjertet som en muskel, men svarede ikke på dennes spørgsmål. Bartholin publicerede brevet i 1667 under titlen *Nova musculorum & cordis fabrica*, se fig. 1.<sup>1</sup>

Den fjerformede, pennate struktur er det ene af to observations-baserede elementer i Stenos fremstilling af musklers bevægelse. Fra tiden som biskop i Hannover ca. 1677 foreligger et brev, hvori Steno fortæller Leibniz, hvordan han under opholdet i Holland fandt denne struktur og straks indså dens betydning: “Fik en eftermiddag lyst til at gøre en sammenligning mellem hjertets struktur og musklernes, om hvilken jeg holdt hr. Descartes’ system for ufejlbarligt, og i den hensigt

<sup>1</sup> Harriet M. Hansen (red.): *Niels Stensens korrespondance i dansk oversættelse*, (E), 1987, E 13.





Fig. 2: Titelbladet til *De musculis et glandulis observationum specimen* publiceret i København i 1664. Bemærk den nye muskelstruktur i vignetten mærket Musc., og af hjertefibrenes forløb i skitserne til siderne for titlen. Titelbladet er den eneste illustration i bogen. Det kom ikke med i de efterfølgende udgaver. KB 10,-188 4°

Udgivelsen i 1986 af en hidtil oversat engelsk oversættelse fra 1711 af muskeldelen af dette værk fra Yale Medical Library blev afsat til min undersøgelse af Stenos på den tid nedvurderede muskellære, fig. 3.<sup>3</sup>

*A Specimen of Observations upon the Muscles : Taken  
from that noble Anatomist Nicholas Steno.*

Muskelbeskrivelsen er kompakt og svær at forstå uden illustrationer, “a trial of the reader’s patience” var min egen kommentar i 1986. Muskels struktur omtales som parallelle rækker af fibre arrangeret i to planer tilsammen dannende et parallelepipedum. Samme geometriske figur havde Steno benyttet, da han ved vintertid d. 16. marts 1659 omtalte og tegnede snekrystaller i Chaos-manuskriptet.<sup>4</sup> Også temaet for andre af Stenos opdagelser<sup>5</sup> kan føres tilbage til disse notater nedfældet som studerende i København. Senere opdagelser er således ikke indført på en ubeskrevet tavle. De giver indtryk af kvalitet og mangesidighed af Niels Stensens skolelærdom i kombination med elevens evne til på rette tid og sted at kunne genkalde den tillærte viden.

*De musculis* indeholder i 1664 litteraturens formentlig første omtale af muskelfiber-kontraktion, her i den tidlige engelske oversættelse: “The Action of the Muscle consists in its Contraction, but thence it does not naturally follow, that the strait interjacent Part of the Muscle betwixt its Extremities should become shorter, but that *each of the Fibres* of the same Muscle, which lie betwixt the said two extreme Points, *should be shorten’d.*”<sup>6</sup>

Under opholdet hjemme i København opnåede Steno trods sine kvalifikationer ikke nogen stilling ved Københavns Universitet og var snart efter på farten igen. Fra opholdet i Paris 1664-66 kender vi bedst *Discours sur l’anatomie du cerveau*, en hjernediskurs, som har opnået de fleste genoptryk og oversættelser af alle Stenos værker. Også i Paris

<sup>3</sup> Troels Kardel: A specimen of observations upon the muscles; taken from that noble anatomist Nicholas Steno. Jacob E. Poulsen & Egill Snorrason (red.): *Nicolaus Steno, 1638-1686, a re-consideration by Danish scientists*, 1986, s. 97-134.

<sup>4</sup> August Ziggelaar: Chaos. Niels Stensen’s Chaos-manuscript Copenhagen, 1659. *Acta historica scientiarum naturalium et medicinalium*, 44, 1997, s. 49 og 455.

<sup>5</sup> Troels Kardel: Prompters of Steno’s geological principles: generation of stones in living beings, glossopetrae and molding. Gary A. Rosenberg (red.): *The Revolution in Geology from the Renaissance to the Enlightenment*, Geological Society of America, *Memoir* 203, 2009, s. 127-134.

<sup>6</sup> Kardel 1986, s. 111. Kursivering ved artiklens forfatter.



har han i lærde kredse demonstreret den fjerformede muskelstruktur. Herom har vi et vidnesbyrd. Lægen André Graindorge beskriver ud fra selvsyn i breve til Pierre-Daniel Huet Stenos anatomiske demonstrationer og roser dem i høje toner. Af særlig interesse i denne sammenhæng er et brev dateret 29. juli 1665, som er forsynet med en skitse af den nye muskelstruktur, fig. 4. Brevene er omtalt af Gustav Scherz.<sup>7</sup>

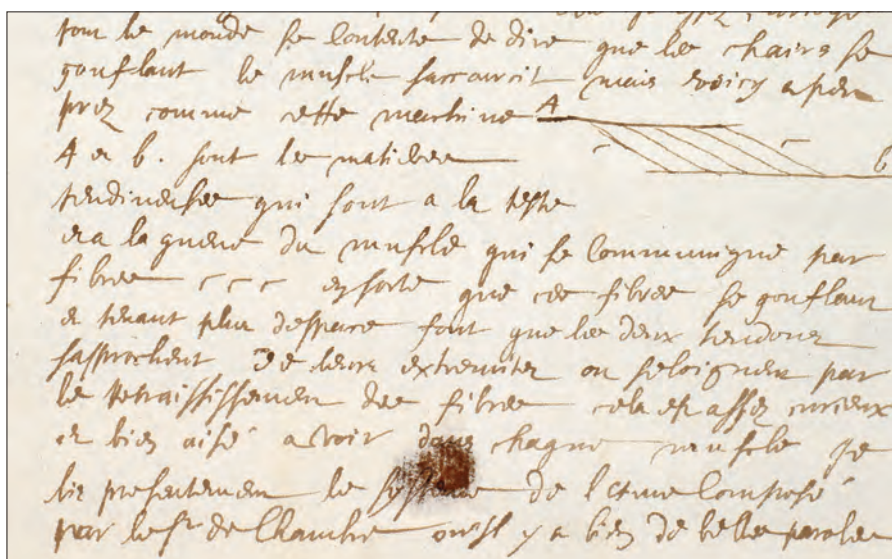


Fig. 4: Udsnit af en side af Graindorges brev med skitsen af den nye muskelstruktur, Ny kgl. Samling 4660, 4<sup>o</sup>

Der er i øvrigt grund til at se Stenos muskelforskning og hjerneforskning som tematisk sammenhængende undersøgelser af legemets evne til at bevæge sig. Den ene styrer og den anden udfører en kommando: “Vi ved med sikkerhed, at overalt i legemet, hvor der er tråde [*fibres*], har de altid et bestemt indbyrdes forløb, der er mere eller mindre sammensat efter de forskellige funktioner, de er bestemt til at udføre ... Vi beundrer det kunstfærdige forløb af trådene i musklerne, hvor meget mere bør vi da ikke beundre det i hjernen, hvor hver enkelt tråd udfører sin funktion uden forvirring og uden forstyrrelse, skønt de er indesluttet i så lille et rum?”<sup>8</sup>

<sup>7</sup> Gustav Scherz: Da Stensen var i Paris, *Fund og Forskning* 16, 1969, s. 43-52.

<sup>8</sup> Niels Stensen: *Foredrag om hjernens anatomi*, 1997, s. 11, oversat af Vilhelm Maar (1903).

Det fremgår af Stenos brev til Thomas Bartholin, at inspirationen stammer fra Descartes: "I disse dage er Descartes' *Tractatus de homine* udkommet med illustrationer af Florentius Schuyf. I bogen ser man figurer, som ikke er uelegante, og som sikkert er udgået fra en åndrig hjerne; men om man nogen sinde kan betragte noget lignende i en hjerne, betvivler jeg meget."<sup>9</sup> Brevet er dateret Leiden, 26. august 1662.

På rejsen gjorde Steno holdt i Montpellier i efteråret 1665. Her mødte han en gruppe af engelske videnskabsmænd fra det nyligt oprettede Royal Society of London, bl.a. William Croone, som året forinden havde udgivet en muskellære baseret på musklens opsvulmning. Flere notater viser, at også her blev Stenos muskellære diskuteret.<sup>10</sup>

Steno fortsatte muskelundersøgelsen i Firenze som videnskabsmand nu tilknyttet storhertug Ferdinand 2. til hvem bogen *Elementorum Myologiae Specimen* er tilegnet.<sup>11</sup>

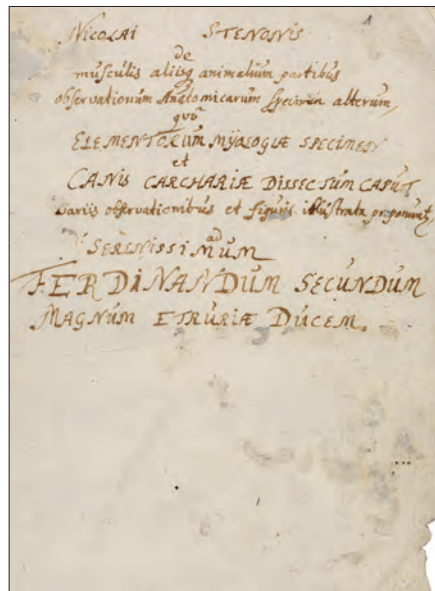
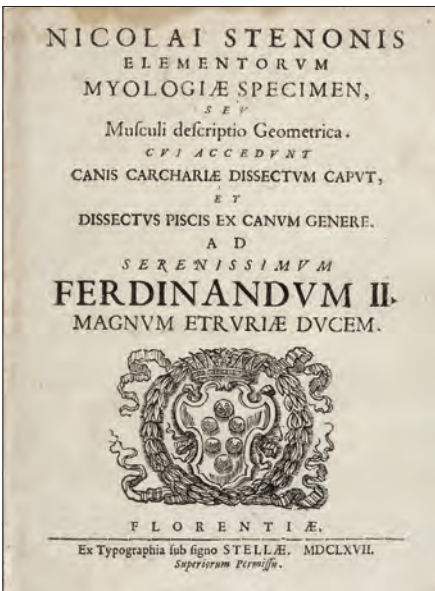


Fig. 5a og 5b, sidstnævnte fra Det Kongelige Bibliotek, Ny kgl. Samling (NKS) 4019 4<sup>o</sup>

<sup>9</sup> *Stensens korrespondance*, E 9, oversat af Karen Plovgaard.

<sup>10</sup> Troels Kardel (red.): Steno on muscles, *Transactions American Philosophical Society*, 1994, 84, Part 1, s. 25-27.

<sup>11</sup> *Steno on muscles* 1994, s. 76-228 indeholder facsimile af originaludgaven med anoteret engelsk oversættelse.



Tre plancher med træsnit viser opbygningen af muskelstrukturen baseret på fibre (fig. 6) og den fjerformede struktur af mange muskler hos mennesket og forskellige dyr. Desuden er der i bogen talrige geometriske skitser til understøttelse af den geometriske beskrivelse.

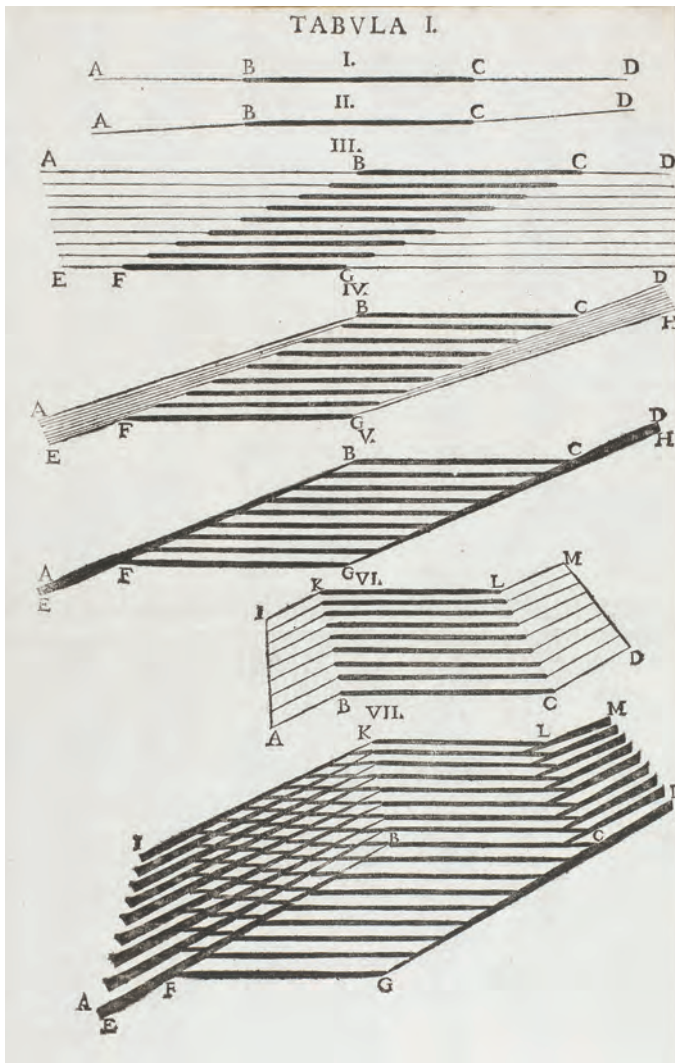


Fig. 6. Stenos nye muskelstruktur med ensartede kontraktile muskelfibre i midten. Fra oven en enkelt fiber, derefter opbygningen i to planer, *versus* og *ordo* i V og VI, og i VII den samlede fremstilling. Bemærk "pennationsvinklen" mellem muskelfibre og sener, samt at figurerne VI og VII er tegnet med perspektiv (Steno on muscles 1994, s. 200).

Myologi betyder muskellære, så titlen på dansk er “Prøve på elementerne af en muskellære”. Trykmanuskriptet fra Firenze 1667, fig. 7, er ligesom Graindorge-brevene doneret til Det Kongelige Bibliotek med støtte fra Nordisk Insulinlaboratorium.<sup>12</sup>

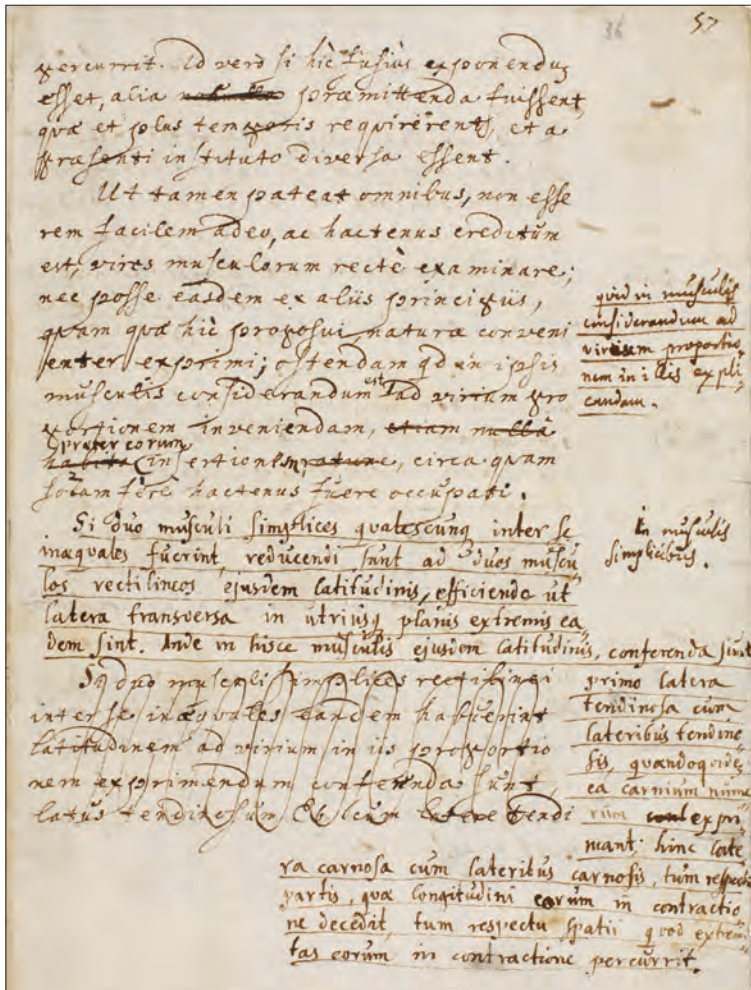


Fig. 7: Manuskriptside fra Stenos muskellære, Firenze 1667, Teksten er nedskrevet af en sekretær med rettelser og tilføjelser af Stensen. Disse er transkriberet af Harriet M. Hansen og August Ziggelaar (Steno on muscles 1994, s. 231-238). NKS 4019 4<sup>o</sup>.

<sup>12</sup> Gustav Scherz: Danmarks Stensen-Manuskript. *Fund og Forskning*, 5-6, 1958/1959, s. 19-33.

Steno sammenfattede struktur og funktion ved hjælp af euklidisk geometri i, hvad han betegnede som en “ny myologi”. Det var et udtrykkeligt formål at demonstrere med en model, *mensura* (engelsk *measure*), udformet med disse to elementer, at en bevægelse af muskelmodellen fra hvile til sammentrækning i henhold til geometriens grundsætninger ikke medfører en forøgelse af musklens volumen på trods af en svulmen af musklen. Det er i denne afhandling, at den klarste formulering af fiberkontraktion står: “Når musklen kontraheres, forkortes dens enkelte fibre”.<sup>13</sup>

Der er fire trin i Stenos geometriske argumentation. Den fjerformede muskelstruktur observeret anatomisk, fig. 6, er fastlagt i modellens 43 *definitioner*. I den første definition benævnes muskelfiberen som det sande organ for dyrs bevægelse og ikke musklen, idet musklen ikke bevæger sig uden at dens fibre agerer.<sup>14</sup>

Dernæst beskrives modellens rumlige struktur illustreret som en skrå kasse med parallelle modstående flader, et såkaldt parallelepipedum, fig. 7.<sup>15</sup>

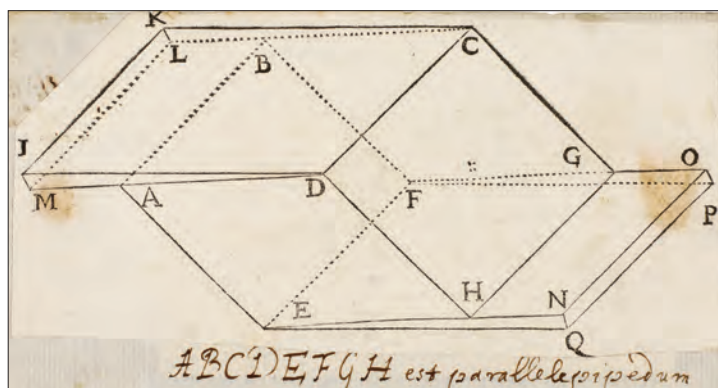


Fig. 8. NKS 4019 4°.

Kassen er udfyldt af ensartede muskelfibre, som alle er parallelle med kanten AE. I hver ende går muskelfibrene over i to med hverandre parallelle senepåder (benævnt *expansio tendinis*). Disse danner en vinkel med muskelfibrene (nu benævnt pennationsvinklen) som det ses i fig. 6.

<sup>13</sup> *Cum musculus contrahitur, singulae in eo fibrae motrices fiunt breviores, Steno on muscles 1994, s. 200.*

<sup>14</sup> *Steno on muscles 1994, s. 97.*

<sup>15</sup> *Steno on muscles 1994, s. 94.*



til punktets projektion på modstående side af musklen, CS, er større end i hvile, CR, som det ses i fig. 10.<sup>20</sup>

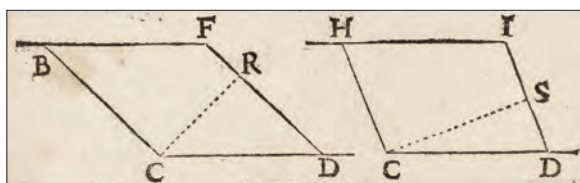


Fig. 10. NKS 4019 4°.

Som antydnet i titlen indgår i modellen en prøve på myologiens elementer. Teksten røber, at Steno var sig bevidst, at dette var en afgrænsning af et undersøgelsesområde: “Jeg vil ikke foreslå, at alle elementer i myologien indgår, men kun angive dem, der er tilstrækkelige til at opnå en klar forståelse af musklens struktur”.

I det til *Elementorum Myologiæ Specimen* tilføjede takkebrev til M. Thévenot,<sup>21</sup> Stenos velynder under opholdet i Paris, gennemgår Steno forskellige indvendinger rejst mod ham og muskelteorien. Tonen i forhold til modstanderne er barsk. Han nævner desuden kemiske og anatomiske metoder, som kunne tilføje elementer til muskelbeskrivelsen, herunder også forskydninger i musklens væske.

Hvordan blev Stenos muskellære modtaget?

### *Musculi systema antiquum – Den gamle muskellære*



Fig. 11. Antikkens forestilling af musklens struktur illustreret af Steno. En muskels ydre form kan som på denne tegning være tenformet, men fibrene går ikke bueformet igennem fra den ene ende til den anden. De ligger pakket på skrå fra den ene side af musklen til den anden, se fig. 13.<sup>22</sup> NKS 4019 4°.

<sup>20</sup> *Steno on muscles* 1994, s. 138.

<sup>21</sup> *Steno on muscles* 1994, s. 185ff. Excerpt i dansk oversættelse, E 20.

<sup>22</sup> *Steno on muscles* 1994, s. 92.



Fiberforkortning var oppe imod det, som Steno benævnte *Musculi systema antiquum*, fig. 11. Denne har oprindelse i Erasistratos, Aristoteles og Galens muskellære. Musklers kontraktion blev anset for at være forårsaget af derivater af åndedrættet kaldet pneuma eller den vitale spiritus, livsånde, som blæste en tenformet muskelbug op og fik den til at trække sig sammen. To årtusinder senere betragtede man fortsat musklers sammentrækning som tilvejebragt gennem en oppustning af en substans tilført gennem hule nerver fra hjernens koglekirtel, corpus pineale. Denne opfattelse havde René Descartes. Noget lignede havde Steno lært hos professor Thomas Bartholin og dette genlød med modifikationer fra samtidige forfattere William Croone, Thomas Willis, John Mayow, og Giovanni Alphonso Borelli.<sup>23</sup> Sidstnævnte omtalte Stenos geometriske argumenter som “beroende på hin forslidte euklidiske sætning, at prizmer mellem parallel er lige store”. Borelli konkluderede, at sådanne simple muskler findes ikke i naturen, og muskler arbejder ikke på den måde som de berømte forfattere beskriver. Ved “de berømte forfattere” kan Borelli ikke have ment nogen andre i den videnskabelige verden end Steno, som var i Firenze for bl.a. at lære matematik og diskutere muskelteori med Borelli. Bemærk, at Borelli som citeret her fra *De motu animalium*<sup>24</sup> publiceret 1680 kort efter hans død undsiger det geometriske, det strukturelle og det funktionelle grundlag for Stenos model. Steno var i mellemtiden kaldet som biskop i Hannover. Steno tog ikke til genmæle.

Eftersom Steno opstillede sin nye muskellære til erstatning af den gamle, og eftersom Steno og Borelli repræsenterer modsætningerne i denne debat, har jeg med citater skitseret en diskurs mellem dem om de to muskelsystemer.<sup>25</sup> Den kategoriske afvisning af Stenos muskellære skyldtes, at dens modstandere byggede erkendelse af bevægelse på et aristotelisk aksiom, som udelukker selvbevægelse og tiltrækningskræfter selvsagt med en undtagelse for magnetisme: “Alt, hvad der bevæger sig, bevæges [gennem kontakt] af noget andet”.<sup>26</sup> Men fibre der forkortes er

<sup>23</sup> Steno on Muscles 1994, 23ff. Specielt om Borelli: s. 33-37. Specielt om Willis: Troels Kardel: Willis and Steno on Muscles. Rediscovery of a 17th-century biological theory. *Journal of History Neurosciences*, 5, 1996, s. 100-107.

<sup>24</sup> Giovanni A. Borelli: *On the movement of animals*, oversat af Paul Maquet, 1989.

<sup>25</sup> Troels Kardel: Function and Structure in Early Modern Biomechanics: Four Episodes and a Dialogue between Stensen and Borelli on Two Chief Muscular Systems. *Acta Anatomica* (Basel) 159, 1997a, s. 61-70.

<sup>26</sup> Jacqueline Hamesse: *Les autorités Aristotelis*, 1974, s. 155.

ikke bevæget af noget andet. Bevægelsen stammer indefra. I den aristoteliske fysik blev selv-bevægelse pure afvist og blev følgelig anset for at være uvidenskabelig. Derfor blev fiberforkortning kategorisk afvist. Og netop dette aristoteliske aksiom skulle blive et problem at overvinde for Newton, da han formulerede lovmæssigheden om tyngdekraften, en tiltrækningskraft mellem adskilte legemer førende til en slags selvbevægelse.<sup>27</sup>

Mig bekendt har den vedholdende støtte langt ind i 1700 tallet af at muskelfibrenes sammentrækning skyldes opblæsning, det gælder for såvel hjerte- som skeletmuskulatur, hidtil været upåagtet.<sup>28</sup>

### *Fik Steno ingen støtte til den nye muskellære?*

I Thomas Willis' førnævnte muskellære indgår en tegning af en muskel fra en okse.<sup>29</sup> Antageligt er den tegnet af Christopher Wren. Den fremstiller en typisk unipennat, fjerformet muskel. Willis citerer Steno syv gange som den eneste forfatter. Det til trods beskriver Willis muskelkontraktionen som forårsaget af en svulmen indefra som en eksplosion.

Stenos medstuderende i Leiden Jan Swammerdam undersøgte muskelkontraktion i frømuskler indesluttet i en glascylinder.<sup>30</sup> Han fandt ingen tegn på, at musklens rumfang tiltog. Swammerdams undersøgelser omfattede ikke musklernes struktur og hans resultater, hvor Steno hyppigt er omtalt, blev først publiceret 1737.<sup>31</sup> Der er ingen tvivl om at samarbejdet var til gavn for dem begge. Steno nævner Swammerdam to gange i *Elementorum myologiæ specimen* og betegner ham som *amicus meus*.<sup>32</sup>

Det er ikke lykkedes mig at finde værker, som bygger videre på Stenos muskellære, således ikke af Th. Bartholin<sup>33</sup> eller dennes søn, en af Stenos få elever, Caspar Bartholin.<sup>34</sup>

<sup>27</sup> Kardel 1997a, s. 66.

<sup>28</sup> Se kommentar i Acta Eruditorum 1721 med referat af Bernoullis og samtidige forfatters meninger herom, Troels Kardel 1997b: Introduction to two dissertations by Johann Bernoulli. *Transactions of the American Philosophical Society*, 87 (Part 3), s. 27-32.

<sup>29</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 16.

<sup>30</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 16-17.

<sup>31</sup> Johann (Jan) Swammerdam: Versuche, die besondere Bewegung der Fleischstränge am Frosche betreffend, ... aus Bibel der Natur. *Opuscula selecta Neerlandicorum de Arte Medica*, 1, 1907, s. 83-135.

<sup>32</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 207.

<sup>33</sup> Thomæ Bartholini: *Anatome quartum renovata*, 1677, kap. V, s. 32-46.

<sup>34</sup> Caspari Bartholini Thom. F.: *Exercitationum anatomicarum de partium structura et usu* ..., 1698, De musculis in genere.

*Eftertidens vurdering*

Et godt stykke ind i det 18. århundrede var teorien om musklernes opblæsning den gældende forklaring på skeletmuskulatur og hjertemusklers ageren. Den schweiziske matematiker Johann Bernoulli anvendte i 1694 i en disputats om muskelbevægelser differentialregning til at beregne mængden af *spiritus animalis* forbrugt, når en muskel løfter en byrde. Han baserer beregningen på krumningen af muskler under opblæsning af nogle såkaldte *machinulae rhomboidales*, imaginære strukturer kopieret fra Borelli. Bernoulli omtaler Stenos forslag om fibersammentrækning som *ridicula*, latterlig.<sup>35</sup> Sønnen Daniel Bernoulli fortsatte i samme spor med matematisk at bearbejde en cylindrisk muskelmodel, som under forkortning bliver tøndeformet, fig. 12.

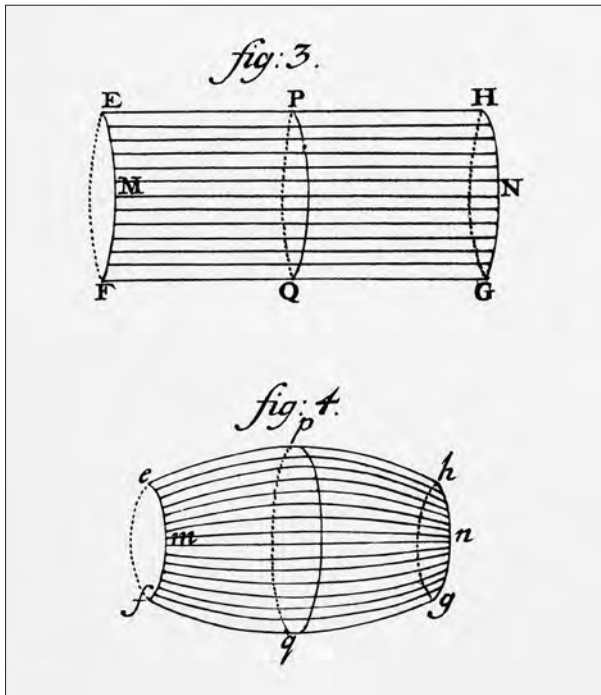


Fig. 12.

<sup>35</sup> Kardel 1997b, s. 21ff.; J.B. brevveksling i 1711 med Leibniz, note 38; om Daniel B., s. 25-26. Troels Kardel: Nicolaus Steno's New Myology 1667: Rather than muscle, the motor fibre should be called animal's organ of movement. *Nuncius*, Journal of the History of Science, 23, 2008, s. 37-64, særligt s. 57.

Hen imod midten af det 18. århundrede blev muskelfibrenes forkortning visualiseret ved mikroskopi af Albrecht von Haller. Hermed var opblæsningsteorien ikke længere holdbar, og den forsvandt lige så stille fra litteraturen sammen med de aldrig fundne *machinulae rhomboidales*. Stenos oprindelige forslag om fiberforkortning som årsag til muskelforkortning blev ikke nævnt. De enkelte muskelfibres mekaniske, biokemiske og elektrofysiologiske egenskaber blev nu hovedemnet, som helt kom til at overskygge betydningen af makrostrukturen under udforskningen af musklernes funktion. Dette er et paradoks, når man betænker, at netop makrostrukturen kan observeres med det blotte øje under udskæring af kød i køkkenet og ikke sjældent endog ved serveringen på middagsbordet – Steno nævnte dette.

1700 tallet bød på negative kommentarer til Stenos muskellære fra medicinens og anatomiens store kompilatorer Hermann Boerhaave og Albrecht von Haller.<sup>36</sup> De følgende godt 100 år var Stenos muskellære hyldet i tavshed, som blev brudt med en analyse af hele Stenos videnskabelige forfatterskab af C.C.A. Gosch, zoologuddannet dansk diplomat fast stationeret i London.<sup>37</sup>

Gosch anerkender Stenos muskellære, som et metodegennembrud, og han jorder Borelli, Bernoulli og Boerhaaves fejlvurderinger. Men Gosch afviser med følgende citat det strukturelle element i Stenos muskellære og dermed udgangspunktet for dennes geometriske model: “Den rigtige indvending er den, som Haller også fremhæver, at musklerne i virkeligheden ikke efter deres bygning kunne reduceres til en sådan normalfigur. Dette blev uomtvisteligt, så snart den på Stenos tid næppe påbegyndte mikroskopiske undersøgelser af vævene var skredet videre frem, og skønt Stenos anskuelser fra først af vakte megen opmærksomhed og antoges af mange, så fristede den kun et kort liv i videnskaben. Han havde forelsket sig i en ingeniørs ide, hvis rigtighed han ikke havde midler til tilstrækkelig at verificere”.<sup>38</sup> Først 100 år senere stod det klart, at Gosch tog afgørende fejl: Man kan ikke med et mikroskop modbevise en for det blotte øje synlig anatomisk struktur. Og Goschs indvending skulle blive gentaget.

<sup>36</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 40-41, Kardel 2008, s. 58.

<sup>37</sup> C.C.A. Gosch: *Udsigt over Danmarks zoologiske Litteratur*, 2. afd. I, 1873, s.149ff., især s. 199ff.

<sup>38</sup> Gosch 1873, s. 203.

Vilhelm Maar, som i 1910 udgav Stenos videnskabelige værker,<sup>39</sup> gentog Goschs strukturelle indvending. Maar tilføjede at muskellæren “nu måske regnes blandt forfatterens svageste”. Samlingen omfatter 33 videnskabelige arbejder. Maars vurdering havde vægt, var skrevet på et velformuleret engelsk og stod som indledning til værkerne. Dertil var Maar faglig troværdig som nybagt dr.med. på en fysiologisk afhandling og få år senere professor i medicinsk historie ved Københavns Universitet.

Ejvind Bastholm forsvarede i 1950 disputatsen “The History of Muscle Physiology”.<sup>40</sup> Det er et ofte citeret kompilationsværk, som holder sig inden for Goschs og Maars analyse af Stenos muskelmodel.

Erik Andreasen benyttede Stenos illustrationer til at vise de lægestuderende musklernes pennate struktur i en yderst populær lærebog “Bevægeapparatets Anatomi”, som indgik i mit studiepensum i 1958.<sup>41</sup> Hans fagkollega og ligeledes min lærer Harald Moe var mere forbeholden: “[Stenos] udgangspunkt, at betragte muskeltrådene som formet i et parallelepipedum, har senere vist sig ikke at være korrekt”.<sup>42</sup> I den engelske udgave seks år senere er denne sætning dog erstattet: “Recently researchers in America and Holland have documented that both Steno’s starting-point and his thesis were correct, and nowadays his muscle model has become part of computer trials and analyses in modern research on muscles”.<sup>43</sup>

Kirsti Andersen har undersøgt Stenos muskellære og fundet, at Stenos analyse er baseret på traditionel geometri. Modellens strukturelle baggrund og anvendelighed lå uden for undersøgelsens domæne.<sup>44</sup>

Steno-forskeren Gustav Scherz har i sin store biografi karakteriseret muskellæren som “das vielleicht am meisten umstrittene Werk Stensens”,<sup>45</sup> og det har Scherz nok ret i.

<sup>39</sup> *Nicolai Stenonis Opera Philosophica*, I, s. xviii.

<sup>40</sup> Ejvind Bastholm: *The History of Muscle Physiology*, *Acta historica scientiarum naturalium et medicinalium*, 7, 1950, s. 142ff.

<sup>41</sup> Erik Andreasen: *Bevægeapparatets Anatomi*, 1951, s. 326.

<sup>42</sup> Harald Moe: *Niels Stensen – En billedbiografi*, 1988, s. 100.

<sup>43</sup> Harald Moe: *Nicolaus Steno – An illustrated biography*, 1994, s. 100.

<sup>44</sup> Kirsti Andersen: *An impression of mathematics in Denmark in the period 1600-1800*. *Centaurus* 24, 1980, s. 316-334.

<sup>45</sup> Gustav Scherz: *Niels Stensen – eine Biographie*, 1987, I, s. 169.



## Ny forskning

Indtil 1981 var musklernes fjerformede struktur kun sjældent omtalt i videnskab og i videnskabshistoriske værker, og når det skete var det uden større konsekvenser. Amerikanske ortopædkirurger, som studerede anatomi for at forbedre resultaterne af senetransplantation, viste nu, at musklernes morfologi er ganske som beskrevet af Steno, fig. 13.

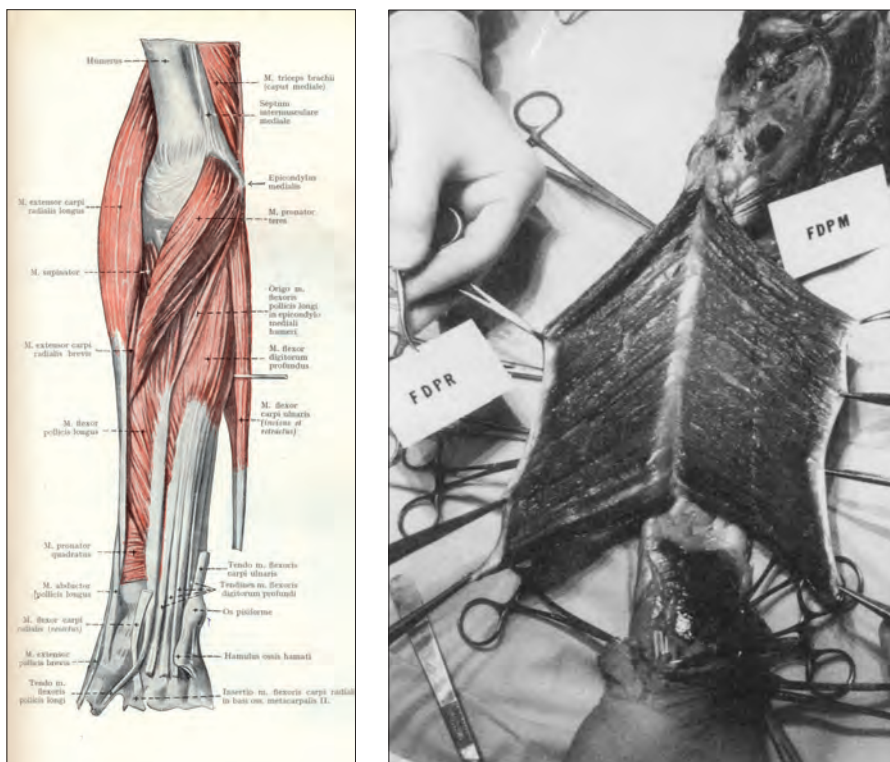


Fig. 13: Venstre figur er fra Spalteholz' anatomiske atlas (Werner Spalteholz: *Handatlas der Anatomie des Menschen*, 1953, I, fig. 401). Her ligner den humane underarmsmuskel musculus flexor digitorum profundus (FDPM) set udefra en tenformet muskel karakteristisk for hvad Stensen betegnede som antikkens muskelstruktur. Men indeni gemmer der sig en typisk fjerformet "pennat" lejring af muskelfibre, som først bliver synlig for det blotte øje, når der lægges et snit på langs af musklen som vist af Brand et al., 1981. Foto fra denne. An et al. beskrev i samme år noget lignende for muskler ved albuen (Paul W. Brand, Robert W. Beach, David E. Thompson: *Journal of Hand Surgery* 6, 1981, s. 209-19. Kai-Nan An, F.C. Hui, Bernard F. Morrey, Ronald L. Linscheid, Edmund Y. Chao: *Journal of Biomechanics* 14. 1981, s. 659-669).

På få år var den gennemsnitlige fiberlængde og pennationsvinkel udmålt og tabelleret for en lang række muskler hos mennesket og et antal dyrearter af forskere i flere lande. Ny regneteknologi kom til i denne periode. Det muliggjorde sammenligninger af resultater af muskelundersøgelser og modelberegninger visende overensstemmelse, hvorefter modellen kunne benyttes deduktivt, fig. 14.

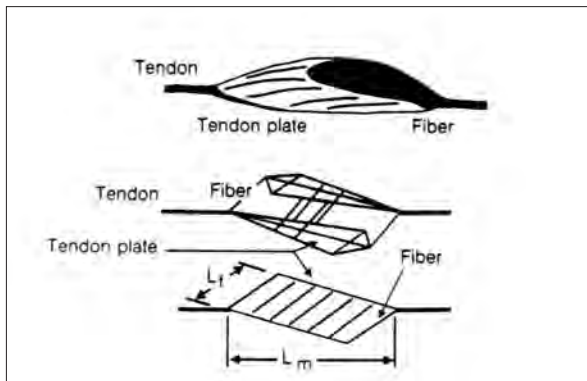


Fig. 14: Skitse af muskelanatomie og muskelmodel, Woittiez et al., 1984 (Reinout D. Woittiez, Peter A. Huijing, Herman B.K. Boom, Riens H. Rozendal: *Journal of Morphology* 182, 1984, s. 95-113).

Mit forsøg på at udrede Stenos muskelteori foregik i denne epoke i et af centrene for biomekanisk forskning, Mayo Clinic i Rochester, Minnesota. Mit udgangspunkt var at forstå, hvori Steno havde fejlet. Min undersøgelse konkluderede, at Stenos muskellære er i overensstemmelse med vor tids opfattelse af musklernes struktur og funktion, og at samtidens modargumenter, flere af dem gentaget op til vor tid, var baseret på fejl og misforståelser.<sup>46</sup>

Stenos to elementer, muskelstruktur og fibrenes evne til at trække sig sammen, indgår i computermødelles, som anvendes til undersøgelser og animation af bevægelse, fig. 15. Hans værker om muskler citeres i moderne biomekaniske artikler.

I 1997 blev jeg opmærksom på, at Margaret A. Nayler i 1993 havde forsvaret en doktorafhandling i Melbourne, Australien om opfattelsen af muskelkontraktionen i anden halvdel af 1600-tallet. Jeg har haft lejlighed til at drøfte emnet med forfatteren ved to besøg og har kunnet

<sup>46</sup> Troels Kardel: Niels Stensen's geometrical theory of muscle contraction (1667): a reappraisal. *Journal of Biomechanics* 23, 1990, s. 953-965.

konstatere, at vi sideløbende er nået til omtrent samme resultater. Således skriver Nayler med henvisning til anmeldelsen af Stenos afhandling i *Philosophical Transactions of the Royal Society* 1667/68 følgende: "There seems to have been a reluctance or even inability to accept that shortening of the fibres could occur without their inflation."<sup>47</sup>

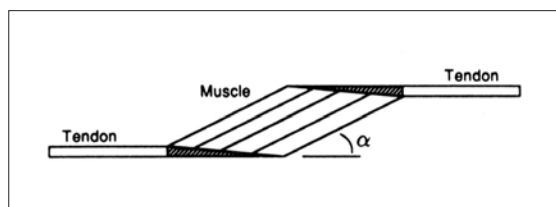


Fig. 15: Skematisk model til brug ved computersimulation af et menneskes bevægelser baseret på fiberforkortning af pennate muskler som denne, Høy et al. (Melissa G. Høy, Felix E. Zajac, M.E. Gordon: A musculoskeletal model of the human lower extremity. *Journal of Biomechanics* 23, 1990, s. 157-169). Sammenlign med figur IV og V i fig. 6.

Som tidligere nævnt tog Steno forbehold for, at ikke alle elementer indgik i hans muskelmodel. Afhængigt af formålet kan man lade flere elementer end to indgå i en model. Eksempler herpå kunne være variationer i spændingen og trykket inde i musklen under kontraktionen. Herved afrundes modellens kantede former i retning af naturens afrundede former. Til gengæld øges kravet til regnekapacitet.

#### *Var muskelteorien Stenos egen idé eller en videreudvikling af andres tanker?*

I 1658 havde Walter Charleton publiceret en modelskitse af biceps-muskels kontraktion som en forandring af et rektangel til et kvadrat med uændret areal forårsaget af "Animal Spirit" tilført musklen gennem nerverne.<sup>48</sup> Steno har en bemærkning som kan være en afvisning af Charleton: "Der er dem som siger, at bredden af musklen øges lige så meget som dens længde formindskes følgende det samme princip, som når et aflangt parallelogram ændres til et kvadrat. Men ... en for-

<sup>47</sup> Margaret A. Nayler: *The insoluble problem: Muscle in the mid to late seventeenth century*, University Library, Melbourne, Australien, 605 sider, 1973 upubliceret manuskript tilgængelig i Wellcome History of Medicine Library, London. Især s. 276. Kardel, 2008, s. 62.

<sup>48</sup> Engelsk udgave: Walter Charleton: *Of voluntary motion. Natural History*, 1659, s. 182ff.

klaring med rektangler stemmer ikke med naturen.”<sup>49</sup> Charletons modelskitse kan have sat Steno i gang med at udvikle en brugbar model i bedre overensstemmelse med naturen.

Steno beskriver den nye muskelstruktur som et brud med en bestående forestilling. Thomas Bartholin undlod at kommentere. Muskelarbejderne fik anmeldelser<sup>50</sup> og som anført ovenfor en række kritiske vurderinger fra andre forfattere, men ingen beskyldte Steno for at kopiere andres ideer.

### *Konklusion*

En ny muskellære blev konciperet af Steno i 1663 i Leiden. Det var udtrykkeligt som en reaktion på samtidens forestilling om, at musklers forkortning skyldes deres opsvulmning. Den nye teori blev fremlagt i bogform i København i 1664, blev diskuteret med lærde i Paris og Montpellier i 1665 og blev endelig formuleret i Firenze 1667. Den er baseret på forfatterens observation af et strukturelt element: den fjerformede muskelstruktur, og forfatterens antagelse af et funktionelt element: at musklers forkortning skyldes fiberforkortning. Disse to elementer blev knyttet sammen i en geometrisk model, hvis konsekvens var, at musklens volumen forbliver uændret. Modellen kunne således ikke understøtte en forestilling om, at svulmen var årsagen til musklernes sammentrækning.

Begge elementer i Stenos muskelbeskrivelse blev pure afvist på et fejlagtigt grundlag først og fremmest af Giovanni Alfonso Borelli publiceret i 1680 og siden af Johann Bernoulli i 1694. I midten af 1700 tallet blev fiberkontraktion visualiseret ved mikroskopi og er blevet en selvfølge. Først i 1980'erne blev den fjerformede muskelstruktur nyttiggjort i muskellæren ved hjælp af den ny regneteknologi.

Kommentarerne til Stenos muskellære har op til vor tid været delt mellem en stærk, til dels nedladende, kritik, overbærenhed og neglekt. Hertil er at sige, at Stenos muskelmodel baseret på to elementer med anvendelse af euklidisk geometri er tilstrækkelig til det af forfatteren beskrevne formål. Lignende modeller anvendes i nutidig biomekanisk forskning til gavn for behandling og forebyggelse af sygdomme i bevægeapparatet samt til optimering af sportsudøvelse og computeranimation af bevægelse.

<sup>49</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 123.

<sup>50</sup> *Steno on Muscles* 1994, s. 24-25.

## ZUSAMMENFASSUNG

TROELS KARDEL: *Was wir von Muskeln bei Niels Stensen lernen können*<sup>51</sup>

Wie kam man zu der grundlegenden Einsicht, dass die Bewegung von Muskeln in der Verkürzung ihren Fasern resultiert?

Niels Stensen erklärt in seiner *Elementorum Myologiae Specimen*, Florenz 1667, dass die Muskeln sich verkürzen, wenn ihre Fasern sich verkürzen. Jedoch war die Mikroskopie damals noch nicht so entwickelt, dass die Kontraktion der Faser visualisiert werden konnte. Was für uns heute eine Selbstverständlichkeit ist, war noch eine Hypothese.

Desweiteren entdeckte er, dass Skelettmuskeln beim Menschen und bei vielen Tieren einheitlich aus parallel motorischen Fasern als Pennaten, das heißt aus federförmig geschichteten Strukturen, bestehen.

Als sogenannte "Neue Myologie" erklärt Stensen die Kombination von Struktur und Funktion der Muskeln durch euklidische Geometrie. Hierzu entwickelte er ein Modell, *mensura*, mit dem er Faserverkürzung und Federstruktur demonstrieren und erklären konnte, nämlich dass die scheinbare Schwellung eines Muskels bei der Kontraktion keine Vermehrung des Volumens bedeutet. Der Text zeigt, dass Stensen bewusst war, dass sein Modell eine pragmatische Reduktion des Untersuchungsgebietes aus dem Ganzen war: "Ich werde nicht alle Elemente der Myologie vorschlagen, sondern nur auf diejenigen, die ausreichend für ein klares Verständnis der Muskulatur werden können."

Wie konnte diese "Neue Myologie" erhalten bleiben?

In der von Erasistratos, Aristoteles und Galen begründeten "Myologie der Antike" bestand die Vorstellung, dass die Muskelkontraktion durch Derivate des Atems, genannt *Pneuma* oder Lebensgeister, ausgelöst wurde. Zweitausend Jahre später war die Vorstellung über die Muskelkontraktion durch eine Art Aufblähen immer noch verbreitet, zum Beispiel durch René Descartes sowie auch durch Stensens Mentor Thomas Bartholin, außerdem durch seine zeitgenössischen Forscher William Croone, Thomas Willis, John Mayow in England sowie von Giovanni Borelli in Italien. Letzter befand: "Solche einfachen Muskel sind weder in der Natur jemals entdeckt worden, noch haben sie in einer Weise zu funktionieren, wie berühmte Autoren denken." Beachten Sie, dass Borelli hier zuerst die strukturellen und dann die funktionalen Elemente der Stensen-Myologie verurteilte. Die Ablehnung der "Neuen Myologie" durch Stensen-Gegner war durch ihr Festhalten an der Aristotelischen Axiom begründet: "Alles, was sich bewegt, wird durch etwas anderes [von außen] bewegt." Die Verkürzung der Fasern wird jedoch nicht durch andere Bewegung verursacht. Eine solche eigenständige Bewegung wird in der Aristotelischen Physik als unwissenschaftliche Vorstellung abgewiesen. Übrigens war dieses aristotelische Axiom kurze Zeit später Newtons Problem bei der Formulierung seiner Gesetzmäßigkeiten zur Gravitation.

<sup>51</sup> Ein Beitrag bei der Gedenkfeier zum 325. Todestag Niels Stensens am 25. und 26. November 2011 in Schwerin. Korrektur von Mabel Carlis Hansen. English summary, see Kardel 2008, note 37.



Doch nicht nur Stensens Zeitgenossen verstanden ihn nicht. Bis weit ins 18. Jahrhundert hinein prägte die Pneumatheorie den Blick der Forscher auf die Skelettmuskeln wie auch auf die Herzmuskulatur. Johannes Bernoulli, der Schweizer Mathematiker, hatte mit Hilfe der Differentialrechnung die Muskelfunktion durch Einblasen überprüft. Bernoulli bezeichnete Stensens Vorstellung der Faserkontraktion als *ridicula*, lächerlich.

Als es Mitte des 18. Jahrhunderts mithilfe der Mikroskopie möglich wurde, die Verkürzung der motorischen Fasern zu beobachten, war die Pneumatheorie nicht länger haltbar und verschwand einfach aus den Büchern. Eine Anerkennung seines Ansatzes erhielt Stensen jedoch nicht.

Der strukturelle Anspruch auf die Skelettmuskeln als federförmige Strukturen war schon von Borelli abgelehnt worden, ebenso von den Kommentatoren im 20. Jahrhundert einschließlich dem Herausgeber des umfassenden wissenschaftlichen Werkes Stensens, Vilhelm Maar in 1910. Der letzte Kommentar von Gustav Scherz zur Myologie war: „das vielleicht am meisten umstrittene Werk Stensens“.

Tatsächlich werden nur gelegentlich gefiederte Muskeln gezeigt, bis makroanatomische Studien 1981 ergaben, dass die Morphologie der meisten Skelettmuskeln der von Stensen beschriebenen ähnelt. Innerhalb weniger Jahre wurden bei einer großen Anzahl von Arten und Muskeln durchschnittliche Faserlängen und Fiederungswinkel vieler Muskeln zahlreicher Tierarten tabellarisch erfasst.

Stensens Erkenntnisse über die Muskeln werden mittlerweile in Computermodellen für Studienzwecke und Bewegungsanimationen regelmässig eingesetzt. Stensens Arbeiten zur Muskelfunktion werden zudem häufig bei modernen biomechanischen Untersuchungen zitiert.