

Om Frøernes Hud- og Lunge-Respiration.

Af

Chr. Bohr.

(Meddelt i Mødet den 10de Marts 1899.)

I.

De nyere Undersøgelser over Lungens Funktion have vist, at Luftsiftet i dette Organ er betinget ikke alene af Beskaffenheden af Blodet og den respirerede Luft, men tillige af Cellernes ejendommelige Arbejde. En særlig Interesse faar herved Studiet af Respirationsprocessen hos Dyr, der som Frøerne foruden Lungen have endnu et Organ, hvorigennem Luftsiftet kan finde Sted i betydelig Udstrækning, nemlig Huden. Undersøgelser over den Rolle, der ved den saaledes blandede Respiration er tildelt Lungen, navnlig hvorvidt det Luftsifte, som foregaar der, er kvalitativt forskelligt fra Luftsiftet gennem Huden, maa kunne blive vejledende for en nærmere Forstaaelse af Lungens særlige Funktioner.

Om Frøernes Respiration foreligger der en temmelig stor Række Afhandlinger; i det langt overvejende Flertal af disse er Respirationen imidlertid kun ufuldstændigt bestemt, idet alene den udskilte Kulsyre, ikke tillige den optagne Ilt's Mængde er maalt. De kunne saaledes kun benyttes til Oplysning om Stofskiftets omtrentlige Størrelse; men til Bestemmelse heraf findes der til Gengæld en betydelig Mængde Forsøg paa forskellige

Individer. Man kan derigennem konstatere, at Stofskiftets Størrelse hos disse Dyr er overordentlig foranderligt. Tildels, men ogsaa kun tildels, kunne Svingningerne henføres til Forskellighed i kendte ydre Forhold; herhen høre i første Række Forandringer af den ydre Temperatur (Moleschott¹), Schulz²), idet her som overalt hos koldblodige Dyr en stigende Temperatur medfører en forøget Kulsyreudskilning. Nogen Indflydelse, om end en langt ringere end Temperaturens, synes at maatte tilskrives Lyset (Moleschott³); rimeligvis har ogsaa Dyrenes Alder (Pott⁴) og deres Køn (Moleschott⁵) noget at sige for Stofskiftets Størrelse. Men selv om man har anstillet Forsøgene med voxne Frøer af samme Køn, og selv om de ydre Forhold under Forsøget ere søgt holdte ens, træffer man paa Variationer i Kulsyreudskilningen paa c. 50—450 Cbc. pr. Time og Kilo Dyr, og i flere Tilfælde blive endogsaa disse Grænser overskredne til begge Sider. Til Forklaring heraf har man, som naturligt er, været tilbøjelig til at tillægge Fodringsstilstanden en særlig Vægt, hvad der for saa vidt i visse Tilfælde er rigtigt, som Frøer gaa ned til at have et minimalt Stofskifte, naar man unddrager dem Føde i længere Tid, medens de ere udenfor Dvaletilstanden (Marchand⁶). Men i Almindelighed er Fodringsstilstanden ikke det bestemmende Moment for Stofskiftets Størrelse, thi dette behøver ingenlunde at være højt, fordi Dyrene faa megen Føde; man kan indfange Frøer med Mave og Tarm fulde af Indhold, de ere i Begreb med at fordøje, og som have et temmelig lavt Stofskifte. Der synes ved Siden af de ovennævnte Momenter at findes en anden for Stofskiftets Størrelse endnu væsentligere Faktor, og denne er vistnok at søge i den Forandring af Frøernes

¹) Untersuchungen II. 1857. S. 315.

²) Pflügers Archiv XIV. 1877. S. 78.

³) Wiener medic. Wochenschrift 1855.

⁴) Landw. Versuchstationen XVIII. 1875. S. 106 ff.

⁵) Untersuchungen I. 1857. S. 1.

⁶) Journ. f. prakt. Chemie XXXV u. XXXVII. 1844—1846.

Organisation, som de vekslede Aarstider medføre; hertil ville vi komme tilbage under Omtalen af vore egne Forsøg.

Hvad de enkelte Respirationsorganers (Hudens og Lungens) Andel i det samlede Stofskifte angaar, foreligger der talrige Forsøg, der vise, at Frøer kunne friste Livet i lang Tid ved Hjælp af Hudrespirationen alene. Ved disse Forsøg har man dels exstirperet Lungerne, dels udelukket Brugen af dem ved Neddykning af Frøerne under Vand; i sidste Tilfælde maa Vandet jævnlig fornyes, eller der maa paa anden Maade sørges for, at den Ilt, der er absorberet deri, ikke bruges op. Disse Fakta vise naturligvis klart, at Hudrespirationen under Omstændigheder er af en særdeles stor Nytte for Frøerne; men hvor stort det respiratoriske Stofskifte gennem Huden er, kan ikke paa denne Maade blot tilnærmelsesvis afgøres, thi som bekendt kunne Frøer leve længe med et overordentlig ringe Stofskifte; den Omstændighed, at Hudrespirationen alene er tilstrækkelig til at opretholde Livet hos disse Dyr i længere Tid, behøver derfor ingenlunde at betyde, at den kvantitativt set er af stor Udstrækning. For at man kan danne sig en Mening om dens Andel i det samlede Stofskifte, er derfor direkte Bestemmelse af den udskilte Kulsyre og den optagne Ilt nødvendig under saadanne Omstændigheder, hvor Huden er det eneste funktionerende Respirationsorgan.

Imidlertid ere de kvantitative Undersøgelser, der foreligge over Hud- og Lungerespirationen hos Frøer, meget faa, formentlig kun tre; og i de to af disse er endda kun den udskilte Kulsyre, ikke tillige den optagne Ilt bestemt.

Man er ved disse Forsøg gaaet to forskellige Veje, idet Klug har forsøgt hos et enkelt Individ samtidig at bestemme baade Lunge- og Hudrespirationens Størrelse særskilt, medens Regnault & Reiset og senere W. Berg have bestemt, hvor stort et Stofskifte der kan præsteres af Huden alene, efter at Lungerne ere exstirperede.

Som Klug med Rette fremhæver, er den samtidige Undersøgelse af begge Processer den Vej, der giver Udsigt til de fleste og vigtigste Oplysninger vedrørende Spørgsmaalet. Men saadanne Undersøgelser ere vanskelige at udføre paa en fuldt betryggende Maade, og selvfølgelig maa, for at man skal have fuld Nytte af dem, saavel Iltforbruget som Kulsyreudskilningen bestemmes. Kun den sidstnævnte Bestemmelse er udført af Klug¹⁾, hvis Methodes Princip væsentlig var følgende. En Kautschukmembran adskiller 2 Hulrum, og gennem hvert af disse for sig suges en Strøm af kulsyrefri Luft. Frøen anbringes saaledes, at Hovedet stikker gennem en snæver Spalte i Kautschukmembranen; Hovedet befinder sig da i det ene af de nys nævnte Rum, det øvrige Legeme i det andet. Idet den i Rummene udviklede Kulsyre bestemmes ved Optagning i Barytvand, faar man Oplysning om, hvor stor en Mængde Kulsyre der udskilles fra Legemets Hud i Sammenligning med den, der skriver sig fra Hovedets Hud og Lungen. Forfatteren kommer ved sine Forsøg til det Resultat, at Hudrespirationen er den langt overvejende. Formentlig svækkes imidlertid Bestemmelsernes Nøjagtighed i meget høj Grad ved en teknisk Mangel i Apparats Konstruktion; det er nemlig ikke muligt at holde Rum med forskellig Kulsyreholdighed adskilt ved en Kautschukmembran; thi gennem en saadan diffunderer Kulsyren altfor hurtigt.

Regnaults og Bergs Undersøgelser gaa som allerede omtalt ud paa at bestemme den samlede Respiration hos Frøer med og uden Lunge. Saadanne Forsøg ere af megen Betydning for Spørgsmaalet, da vi derigennem faa bestemt Størrelsen af det Stofskifte, som Huden alene for sig kan præstere, naar hele Respirationen paahviler dette Organ; men Forsøgene oplyse selvfølgelig intet om den naturligt stedfindende Fordeling af det respiratoriske Stofskifte mellem Hud og Lunger.

¹⁾ Archiv for Fysiologi 1884.

Regnault & Reiset's Forsøg findes i deres klassiske Afhandling: *Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes*¹⁾. Baade Ilooptagning og Kulsyreudskilning ere bestemte, og der er i alt foretaget 7 Forsøg, de 5 med normale Individier, de 2 med Frøer, hvor Cl. Bernard forud havde exstirperet Lungerne. Der findes ingen Angivelse om, at de til første og andet Slags Forsøg benyttede Frøer have været samme Individier, og dette har da vel ikke været Tilfældet. Nedenstaaende anføres samtlige Regnaults herhenhørende Forsøg. Tallene ere omregnede til at gælde Kubikcentimetre udskilt og optaget Luftart ved 0° og 760 Mm. pr. Time og Kilo Dyr.

Løbe- nummer i Afhand- ling.	Tp. ° C.	Cbc. pr. Time og Kilo.		$\frac{CO_2}{O_2}$	Forsøgets Varighed i Timer.	Anmærkninger.
		CO ₂	O ₂			
70	15	32,1	44,1	0,729	30	5 normale Frøer
71	17	43,5	62,3	0,698	9	5 — —
72	—	56,7	72,1	0,786	8	4 — —
73	19	55,1	73,5	0,750	14	2 — —
75	17	31,3	44,1	0,709	20	2 — —
74	17	25,2	32,9	0,765	20	2 Frøer uden Lunge
76	21	36,7	46,2	0,795	23	2 — —

De lungeløse Frøer have i ovenstaaende Forsøg haft et Stofskifte, der ikke afviger meget fra de normale. Regnault & Reiset slutter da ogsaa af Forsøgene, at Frørnes Respiration hovedsagelig sker gennem Huden; dog bemærke de, med Rette, at direkte Experimentier ville være nødvendige for den fuldt sikre Konstatering heraf.

W. Berg har gentaget Regnaults Forsøg, rigtignok kun for Kulsyreudskillelsens Vedkommende. Fremgangsmaaden er

¹⁾ Annal. de chimie et de physique. Série 3. T. XXVI pg. 298.

paa et enkelt Punkt forbedret, idet Undersøgelserne af Respirationen før og efter Lungeexstirpationen her udføres paa det samme Individ. Vi anføre i nedenstaaende Tabel hans Forsøg, omregnet til Cbc. (0° og 760 Mm.) af Luftarterne pr. Time og Kilo Dyr. Temperaturen er overalt 20° .

Forsøgs-Nr.	Varighed af hver Afdeling af Forsøgs-Nr.	Cbc. CO_2 pr. Kilo og Time	
		norm. Iudiv.	efter Exstirp. af Lungen.
1	6 ^h	225	149
2	6 ^h	225	139
3	6 ^h	139	99
4	12 ^h	109	-94
5	12 ^h	134	87
6	12 ^h	109	87

I Modsætning til Regnault finder Berg en ikke ringe Nedgang i Kulsyreproduktionen efter Lungernes Exstirpation.

Det kan bemærkes, at flere Undersøgere, hvorimellem Berg, have forsøgt at supplere de foreliggende Erfaringer over Lungeexstirpationens Virkning ved at sætte Huden ud af Funktion, saaledes at Dyrene alene vare henviste til at benytte Lunge-respirationen. Men disse Forsøg forbigaas her, da de ikke hidtil have ført til noget Resultat; det viste sig nemlig ikke muligt paa en fuldt betryggende Maade at udelukke Hudrespirationen uden at Indgrebene bleve for store.

Regnaults og Bergs Forsøg staa tilsyneladende i Modstrid med hinanden. Den sidstnævnte finder en ikke ringe Nedgang i det respiratoriske Stofskifte ved Lungens Exstirpation, medens Regnault i sine omhyggelige Forsøg, der omfattede baade

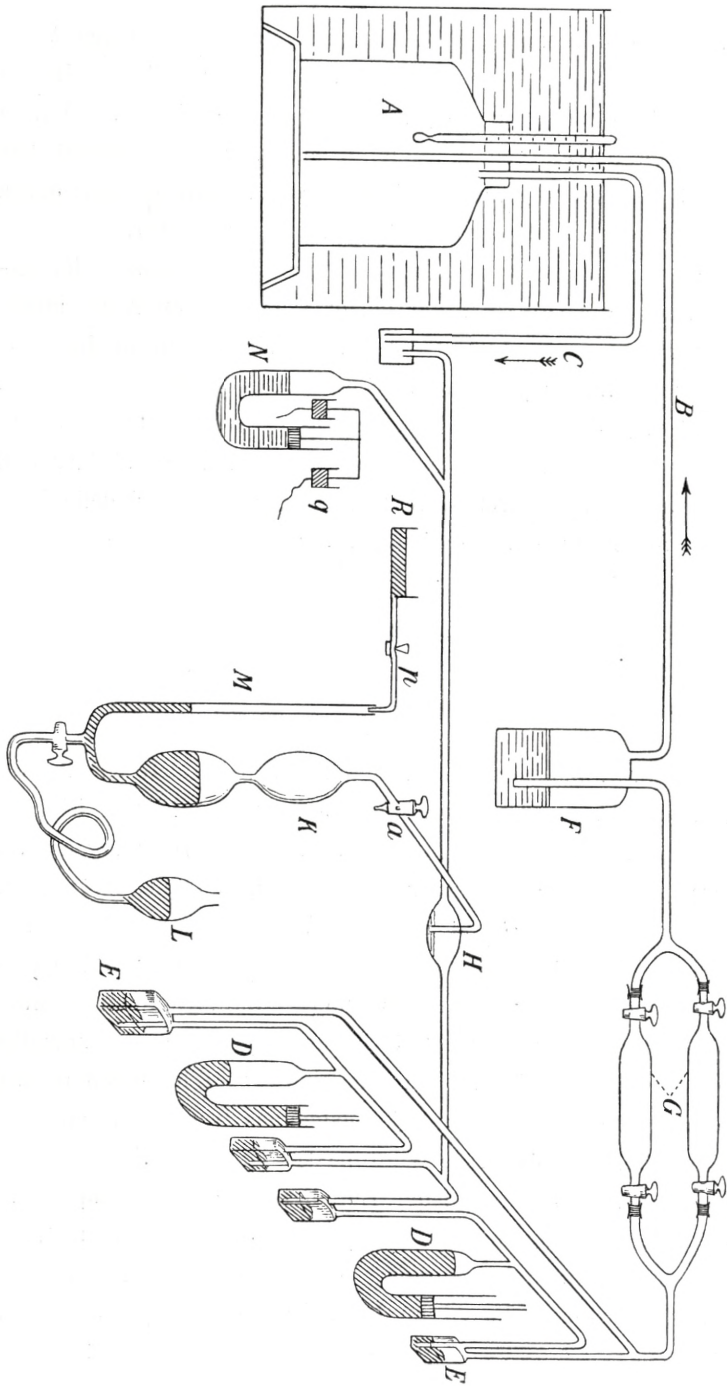
¹⁾ W. Berg. Untersuchungen über die Hautathmung des Frosches. Diss. Dorpat 1868.

Kulsyreudskilningens og Iltoptagningens Størrelse, ingen Virkning finder af det nævnte Indgreb, og derfor tilskriver Huden den langt overvejende Betydning for Respirationen. Denne Mening er bleven den almindeligt antagne; men sikkert begrundet kan den ingenlunde siges at være, saaledes som ogsaa Regnault selv, hvad ovenfor alt er nævnt, bemærker.

En væsentlig Opgave for vore egne Undersøgelser, der anføres i næste Afsnit, har det derfor været ved en noget modificeret Fremgangsmaade at bestemme Virkningen af Lungens Udelukkelse fra Respirationen. Som det af det følgende vil ses, har det vist sig, at baade Regnaults og Bergs Bestemmelser ere korrekte; Forskellen mellem deres Resultater skyldes den Omstændighed, at Dyrene i de to Forsøgsrækker oprindeligt have haft et Stofskifte af forskellig Størrelse.

II.

Respirationsbestemmelserne udførtes med et Regnaults Apparat, hvis Indretning fremgaar af hosstaaende Figur. Klokkerne *A*, hvori Forsøgsdyrene befinde sig, har et Rumfang af c. 1 Liter; gennem den passerer stadig en Luftstrøm, der træder ind gennem Røret *B*, ud gennem *C*. Klokkerne er anbragt i et Vandbad, hvis Temperatur kan holdes konstant ved Hjælp af en Thermoregulator og en Blander. Luftstrømmen gennem Klokkerne tilvejebringes ved 2 Kviksølvpumper (*D*), der nøjagtigt samtidigt og med lige store Udslag bevæges i hinanden modsat Retning. Luftstrømmens Vej bestemmes ved to foran hver Pumpe anbragte Müllerske Ventilflasker (*E*) med Kviksølv, der, som det ses af Figuren, leder Luften fra den ene Pumpe ind i Røret *B*, samtidig med at en lige saa stor Luftmængde fra *C* suges ind i den anden Pumpe. Ved rigtig Indstilling af Pumpene frembringes derved en Luftcirkulation i Apparatet uden



at Trykket svinger i nogen nævneværdig Grad. Paa Vejen til Klokken *A* gaar Luften gennem Flasken *F*, der indeholder Kalilud; foran denne Flaske er i Rørledningen sideordnet med hinanden indskudt 2 med Hane forsynede Recipienter (*G*); disse tjene til at tage Prøver af Luften i Apparatet, saavel ved Begyndelsen som ved Slutningen af Forsøget. Tilførsel af Ilt i Stedet for den forbrugte sker paa følgende Maade. Kuglen *H* paa Rør *C* indeholder lidt Vand, hvorunder Ilttilførselsrøret indmunder; dette, der ved *a* er forsynet med en **T**-Hane, fører over til Iltbeholderen *K*, hvis 2 Kuglers Rumfang nøjagtigt er udmaalt. Ved Hjælp af Kviksølvbeholderen *L* kan Kuglerne og det dermed kommuniserende opad til aabne Rør *M* fyldes med Kviksølv; ved at sænke Beholderen *L* kan der gennem Hanen *a* suges ren elektrolytisk fremstillet Ilt ind i Beholderen *K*, hvorpaa Temperatur og Barometertryk aflæses. For nøjagtig at kunne bestemme Temperaturen er Iltbeholderen anbragt i Vand (ikke angivet paa Figuren). Under selve Respirationsforsøget er **T**-Hanens (*a*) Stilling saaledes, at Iltbeholderen alene kommuniserer med Respirationsapparatet, og følgende Indretning er truffet for at iværksætte en stadig Tilførsel af Ilt, alt eftersom denne forbruges af Dyrene og Trykket i Apparatet derved synker, idet den dannede Kulsyre absorberes i Flasken *F*. Paa Røret *C* er Vandmanometret *N* anbragt, i hvis aabne Gren en Svømmer kan bevæge sig; saa snart Trykket i Apparatet synker, slutter Svømmeren en elektrisk Strøm, der ved Hjælp af en Elektromagnet aabner den Fjederklemme (*p*), der holder Slangen paa Kviksølvbeholderen *R* sammentrykket; gennem en fin Spids løber der da Kviksølv fra *R* ind i Røret *M* og Ilten trykkes fra Beholderen *K* ind i Respirationsapparatet, indtil det normale Tryk er naaet og Svømmeren idet den stiger atter bryder den elektriske Kontrakt. Denne Indretning af Ilttilførslen, der virker særdeles godt, er tidligere paa et lignende Apparat anvendt af V. Henriques. Paa Figuren er kun tegnet Kviksølvkontakten (*q*), der sluttet og brydes af Svømmeren, samt antydet Anbringelsen

af Fjederklemmen paa Slangen fra Beholderen *R*, hvorimod Elektromagneten og Strømledningen er udeladt. Forøvrigt kan bemærkes, at Rumfanget af Respirationsapparatets enkelte Dele var nøjagtigt bestemt.

Fremgangsmaaden ved Anstillelsen af et Forsøg er da følgende: Efterat Frøerne ere anbragte i Klokken, og hele Apparatet gennem en (paa Figuren ikke tegnet) passende anbragt *T*-Hane er fyldt med kulsyrefri atmosfærisk Luft, aflæses Barometerstanden og Temperaturen af Apparatets enkelte Dele; tillige aflukkes i den ene af Recipienterne *G* en Prøve af Luften. Forsøget fortsættes saalænge indtil Ilten i Beholderen *K* er opbrugt; nu lukkes Hanerne for den anden af Recipienterne *G* og Barometer samt Temperatur aflæses. En Prøve af Kaliluden, hvis oprindelige Kulsyreholdighed er kjendt, udpumpes med Syre og Kulsyren maales volumetrisk. Tillige analyseres i Pettersons Apparat Sammensætningen af de i Recipienterne *G* indeholdte Luftprøver fra Forsøgets Begyndelse og Slutning. Hermed ere de nødvendige Bestemmelser tilvejebragte, for at den i den observerede Tid udskilte Kulsyre og optagne Ilt kan beregnes.

Kvælstofmængden findes ligesom ved Regnaults i forrige Afsnit omtalte Forsøg kun lidt svingende; Forandringerne i denne Luftarts Mængde ere i samtlige Tilfælde ubetydelige, og faa, selv om de skrive sig fra Fejl, ingen nævneværdig Indflydelse paa de Tal, der anføres i det følgende.

Som Middel til at udelukke Lungerespirationen har vi i enkelte Tilfælde anvendt Exstirpation af Lungen; som Regel er imidlertid Lungeaandingen forhindret ved at begge Næseborer ere stoppede med faste fugtige Vattamponer, medens Munden er holdt lukket, hvad der simplest kan ske ved en Sutur. Denne Fremgangsmaade frembyder flere Fordele i Sammenligning med Exstirpationen; dels er Indgrebet meget ringere, dels er det muligt ved Bortfjernelse af Tamponer og Sutur atter at hidføre normale Respirationsbetingelser; herved mulig-

gøres tilbagegaaende Kontrolforsøg. I et enkelt Forsøg er Respirationen bestemt medens Frøerne vare neddykkede under Vand; den hertil anvendte Fremgangsmaade beskrives nærmere i det følgende. Alle Forsøg ere anstillede paa et større Antal Frøer ad Gangen og give saaledes Middelbestemmelser. Til Forsøgene med udelukket Lungerespiration er stedse anvendt Individuer, hvis normale Respiration i Forvejen var bestemt.

III.

I vore Forsøg genfindes den ovenfor omtalte store Variation i Stofskiftes Størrelse hos de forskellige undersøgte Individuer; da dette Forhold, saaledes som det vil fremgaa af det følgende, har en væsentlig Betydning for den Virkning, som Lungerespirationens Udelukkelse har til Følge, ville vi først nærmere betragte, indenfor hvilke Grænser og under hvilke Betingelser vi have fundet Variationer i den udskilte Kulsyres og optagne Ilt's Mængde.

Nedenstaaende findes samtlige paa normale Frøer udførte Respirationforsøg sammenstillede i en Tabel, hvor Bestemmelserne med *R. esculenta* og *R. temporaria* ere opførte hver for sig. Betydningen af de forskellige Kolonner er betegnet paa selve Tabellen, og her behøver derfor kun at bemærkes, at Forsøgets Varighed er udtrykt i Timer, medens Ilt- og Kulsyremængde overalt ere Cbc. ved 0° og 760 Mm.; alle Forsøg, der ere udførte med de samme Individuer, ere mærkede med samme Romertal.

Med *R. esculenta* er i Marts Maaned udført 2 Forsøg (I og II), saaledes at Dyrene ere optagne fra et stort Akvarium, hvor de havde tilbragt Vinteren, og anbragte ved c. 20° C. Akvariets Temperatur havde i Vinterens Løb, gennemgaaende været omkring 4°; selvfølgelig havde Frøerne ingen Føde indtaget siden

Rana esculenta.

Nr.	Dato.	Frøernes		Forsøgets		pr. Kilo og Time.		$\frac{CO_2}{O_2}$	Anmærkninger.
		Antal.	Vægt.	Varighed i Timer.	Temperatur.	O_2	CO_2		
I	8/3	5	92	4 ^{1/2}	18,0	117,4	91,6	0,78	Optagne fra Vinterdvale Dagen forud.
	11/3	5	90	4 ^{1/2}	20,0	119,3	102,6	0,86	Ved 20° i 4 Dage.
	13/3	5	84	7 ^{1/4}	19,0	92,4	71,1	0,77	Ved 20° i 6 Dage.
	21/3	5	82	7 ^{3/4}	19,0	70,4	51,7	0,73	I Kulde 8 Dage, ved 20° i 2 Timer.
	23/3	5	82	7 ^{1/2}	18,9	84,6	64,5	0,76	Ved 20° i 2 Dage.
II	25/3	10	240	2	19,0	116,7	95,1	0,82	Optagne fra Vinterdvale 1 Time forud.
	26/3	10	240	1	19,1	233,0	209,0	0,90	Ved 20° i 1 Dag.
	28/3	10	235	1	18,9	286,9	260,2	0,91	Ved 15–20° i 3 Dage.
III	23/5	8	287	1	20,4	353,5	324,8	0,92	Indfangede Dagen forud. Ved 20° i 1 ^{1/2} Time før Forsøget.
IV	6/6	11	201	2 ^{1/4}	20,5	141,1	95,9	0,61	Indfangede Dagen forud.
V	23/6	5	130	2 ^{1/2}	17,4	137,3	87,5	0,64	Indfangede 3 Timer forud.
	24/6	5	130	5 ^{3/4}	17,6	63,6	43,7	0,69	Ved c. 18° i 1 Dag.
	24/6	5	130	3	25,5	120,4	91,3	0,76	Forsøget foretaget 1 Time efter foregaaende.
VI	1/7	2	49	1 ^{1/4}	16,4	77,0	59,0	0,77	Indfangede 3 Timer forud.

Rana temporaria. ♂

Nr.	Dato.	Frøernes		Forsøgets		pr. Kilo og Time.		$\frac{CO_2}{O_2}$	Anmærkninger.
		Antal.	Vægt.	Varighed i Timer.	Temperatur.	O_2	CO_2		
VII	19/4	8	333	3/4	19,4	281,5	267,9	0,95	Indfangede 4 Dage forud. Ved 20° 1 Dag før Forsøget.
VIII	20/4	8	303	3/4	19,0	250,9	198,5	0,79	Indfangede 5 Dage forud. Ved 20° 3 Timer før Forsøget.
IX	27/4	8	317	2 ^{3/4}	19,2	68,6	56,1	0,82	Indfangede 12 Dage forud. Ved 20° 1 Dag før Forsøget.
X	3/5	8	318	1/2	19,6	446,3	389,6	0,87	Indfangning ikke noteret. Ved 20° 1 Time før Forsøget.

foregaaende Efteraar. Stofskiftet er i begge Tilfælde kortere Tid efter at Dyrene ere anbragte ved 20° temmelig ens, idet de har optaget c. 117 Cb. Ilt og udskilt c. 95 Cb. Kulsyre; i Løbet af de første Dage stiger Stofskiftet ret betydeligt, medens Dyrene stadig opholde sig ved c. 20° uden at optage Føde; heraf ses, at under disse Omstændigheder ikke alene Temperaturgraden, hvorved Forsøget anstilles, men ogsaa den Tid, Dyrene tilbringe ved højere Temperatur, har Indflydelse paa Stofskiftet og bringer det til at stige i Førstningen. I Forsøg II naar endda paa 3dje Dag Luftsiftet en meget betydelig Størrelse; Kulsyren er her næsten tre Gange saa stor som den var, da Forsøget anstilledes paa 1ste Dag. Paa 6te Dag er i Forsøg I Stofskiftet faldende; for at undersøge, om dets Stigning ved Ophævelsen af Vinterdvalen alene skyldes Overgangen fra den lavere til den højere Temperatur, anbragtes Frøerne igjen i Akvariet ved 4° i 8 Dage og henstilledes derpaa ved 20°. Herved kunde imidlertid, som de to sidste Forsøgsnumre i I vise, ingen Stigning af Stofskiftet bevirkes; Stofskiftets Stigning ved Optagelsen fra Vinterdvalen maa da rimeligvis betinges af Tilstedeværelsen af et til Energiudviklingen disponibelt Reservestof, der efterhaanden opbruges. Denne Antagelse er saa meget mere sandsynlig, som det fra Cl. Bernard's¹⁾ Undersøgelser vides, at der om Efteraaret foregaar en Opsamling af Glycogen i Frøernes Lever; under Vinterdvalen vil vel noget deraf opbruges til Vedligeholdelse af det Stofskifte, der, om end kun i meget ringe Udstrækning, foregaar i denne Periode. Men en Del Reservestof maa antages at være disponibelt ved Opvaagningen om Foraaret, og rimeligvis under naturlige Forhold mere end ved vore Forsøg, hvor Betingelserne herfor for saa vidt vare mindre gunstige, som vore Frøers Vinterdvale i Akvariet ikke havde været uden tilfældige Forstyrrelser.

Forsøg III—IV angaa Frøer, der ere frisk indfangede kor-

¹⁾ Cl. Bernard, Phénomènes de la vie II pg. 101. H. Haubner, Leipzig.

tere Tid før Respirationen blev undersøgt. De i Maj indfangede Frøer (III) have haft et betydeligt Stofskifte, medens dette hos de Dyr, der ere tagne i Juni og Juli er ikke saa lidt ringere. Da Forsøgene ere anstillede med flere Frøer ad Gangen og saaledes Middelbestemmelser for en Del Individuer, er der Grund til at antage, at Stofskiftet hos Frøerne virkelig gennemgaaende er ringere længere hen paa Sommeren end i Parringstiden; men selv om man finder individuelle Variationer i dette Forhold i større Udstrækning, end det fremgaar af vore Forsøg, give disse os dog Oplysninger om et Hovedmoment i Spørgsmaalet, nemlig om hvor vidt Indtagelse af rigelig Føde, der fordøjes, er bestemmende for Stofskiftets Størrelse eller ikke. Det ligger meget nær at antage, at Stofskiftet er højt, naar der fordøjes megen Føde, og de stærke Variationer i Frøernes Stofskifte ved de forskellige Forfatteres Forsøg have bragt Zuntz¹⁾ til at stille det Spørgsmaal, om disse Variationer muligvis skulde bero paa den forskellige Mængde af optaget Næringsstof. Det viser sig nu afgjort i vore Forsøg, at der ingen Parallelisme er mellem Næringsoptagelsen og Størrelsen af det respiratoriske Stofskifte; thi de om Efteraaret indfangede Frøer havde Mave og Tarm fulde af halvfordøjet Føde, og dog var Stofskiftet temmelig ringe. Det ligger i saadanne Tilfælde nær at antage, at det lave respiratoriske Stofskifte staar i Sammenhæng med den i Eftersommeren stedfindende Aflejring af Reservestoffer for Vinterdvalen og det følgende Foraar.

Forsøgene med *R. temporaria* ere alle anstillede paa Individuer indfangede i Parringstiden og vise gennemgaaende et højt Stofskifte; heller ikke her finde vi nogen simpel Sammenhæng mellem Næringsoptagelse og Stofskifte; thi i Forsøg VII og VIII have vi et højt Stofskifte, medens Maven var tom hos alle de indfangede *R. temporaria*. Forsøgene VII, VIII og IX ere anstillede paa Individuer alle indfangede samme Dag og hen-

¹⁾ Zuntz, Hermanns Handbuch IV₂ pg. 147.

satte i Akvariet; efter 5 Dages Forløb er Stofskiftet endnu betydeligt, efter 12 Dages Forløb meget ringe. Betingelserne for Forsøg X med det særdeles høje Stofskifte ere ikke noterede.

Betragte vi samtlige paa normale Frøer anstillede Forsøg, se vi da, at Stofskiftet har været højt i Parringstiden; senere hen paa Sommeren, træffe vi trods en betydelig Næringsoptagelse et temmelig lavt Stofskifte, der endog er ringere, end der kan findes hos Frøer i den første Tid efter at de ere optagne fra Vinterdvalen og have Fordøjelseskanalen tom.

Idet vi vende os til Beskrivelse af de Undersøgelser over Stofskiftet efter Bortfald af Lungefunktionen, der have været vort Arbejdes Hovedformaal, hensætte vi først nedestaaende Tabel over de anstillede Forsøg. Betegnelserne ere som i foregaaende Tabel. Der findes Forsøg paa Frøer baade efter Exstirpation af Lungerne og efter Tillukning af Næsebor og Mund paa den Maade, der er beskrevet ovenfor. Hvor andet ikke udtrykkelig er bemærket i Tabellens Anmærkninger er Tillukningen af Næsebor og Mund ophævet umiddelbart efter vedkommende Forsøgsnummers Afslutning.

Virkningen af Lungerespirationens Udelukkelse viser sig i de ovenstaaende Forsøg afhængig af Stofskiftets Størrelse før Indgrebet. Er Stofskiftet oprindeligt højt (XI, XII, XIV, XV), falder det betydeligt; er det oprindeligt lavt (XIII, XI₄), holder det sig omtrent uforandret. Dette forklarer os, hvorledes de modstridende Resultater hos tidligere Undersøgere ere fremkomne; i Regnault's Forsøg (se ovenfor Side 173) var Stofskiftet særdeles lavt hos alle de undersøgte Frøer; derfor finder han ingen Virkning af Lungeexstirpationen. Hos Berg (se ovenfor Side 174) var Stofskiftet oprindeligt middelhøjt, og i Overensstemmelse hermed finder han et Fald i Kulsyreproduktionen ved Udelukkelse af Lungen.

Forsøg paa Frøer med lukkede Næsebor og Mund.
(XI, XII, XIII R. tempor., XIV R. esculenta.)

Forsøg.	Nr.	Frørernes		Forsøgets		pr. Kilo og Time.		$\frac{CO_2}{O_2}$	Anmærkninger.
		Antal.	Vægt.	Varighed i Timer.	Temperatur.	O_2	CO_2		
XI	1	8	318	$\frac{1}{2}$	19,6	446,3	389,6	0,87	Normal.
	2	8	318	$\frac{3}{4}$	19,6	78,1	103,9	1,33	Næsebor og Mund lukkede.
	3	7	279	2	19,5	93,0	38,1	0,41	do. do. aabnede $\frac{1}{2}$ Time før Forsøg.
	4	7	263	$\frac{1}{4}$	19,2	—	83,1	—	Ved 20° i 4 Dage forud. Normal.
	5	7	263	$\frac{1}{4}$	18,6	—	131,2	—	Næsebor og Mund lukkede
	6	7	263	1	19,1	—	68,4	—	do. do. aabnede $\frac{1}{2}$ Time før Forsøg.
XII	1	8	333	$\frac{3}{4}$	19,4	281,5	267,9	0,95	Normal.
	2	8	333	2	19,0	71,3	111,0	1,56	Næsebor og Mund lukkede.
	3	8	307	$\frac{2}{4}$	18,9	71,5	59,8	0,84	do. do. vedvarende lukkede i 24 h.
XIII	1	8	317	$\frac{2}{4}$	19,2	68,6	56,1	0,82	Normal.
	2	8	317	2	19,0	76,7	121,2	1,58	Næsebor og Mund lukkede under Forsøget.
	3	7	254	$\frac{2}{4}$	20,1	112,7	97,8	0,86	Normal (samme Frøer 19 Dage senere).
	4	7	254	$\frac{3}{4}$	19,9	93,9	119,3	1,27	Næsebor og Mund lukkede.
	5	7	254	$\frac{3}{4}$	20,0	106,2	66,9	0,63	do. do. aabnede $\frac{1}{2}$ Time før Forsøget.
XIV	1	8	287	1	20,4	353,5	324,8	0,92	Normal.
	2	7	274	$\frac{3}{4}$	20,6	75,4	87,6	1,16	Næsebor og Mund lukkede.
	3	7	274	$\frac{2}{4}$	20,6	69,3	62,4	0,90	do. do. holdte lukkede i $\frac{5}{4}$ Time.
	4	3	130	3	19,8	135,0	61,1	0,45	do. do. holdte lukkede i 22 Timer, aabnede 1 Time før Forsøget.

Forsøg paa Frøer med exstirperet Lunge. (Ran. temporaria.)

XV	1	8	303	$\frac{3}{4}$	19,0	250,9	198,5	0,79	Normal.
	2	8	303	$\frac{2}{2}$	19,3	65,7	99,2	1,51	Lungerne exstirperede 1 Time før Forsøg.
	3	4	140	$\frac{4}{4}$	19,2	80,3	64,5	0,80	Frørerne henstode 6 Dage køligt, 2 h ved 20°.

Betragte vi nærmere i vore ovenstaaende Forsøg Optagelsen af Ilt gennem Huden, finde vi, at den i intet Tilfælde har været større end 94 Cbc., i Reglen kun 70—80 Cbc. pr. Kilo og Time, medens Iltoptagelten hos normale Frøer har naaet indtil 450 Cbc. pr. Kilo og Time; kun en ringe Del af det samlede Iltforbrug har Huden i saadanne Tilfælde formaaet at erstatte.

Et for vore Undersøgelser væsentligt Spørgsmaal er, hvorvidt Huden efter Udelukkelse af Lungerespirationen i lige Grad har været i Stand til at vedligeholde Iltoptagning og Kulsyreudskilning; i modsat Fald vil den respiratoriske Kvotient eller Forholdet mellem udskilt Kulsyre og optaget Ilt ($\frac{CO_2}{O_2}$ i ovenstaaende Tabel) forandres ved Indgrebet, og specielt saaledes, at den stiger, saafremt Kulsyren udskilles gennem Huden lettere end Ilten optages. Dette er nu ganske konstant og i betydelig Grad Tilfældet ved alle vore Forsøg; den derved paaviste relativ lettere Kulsyreudskilning gennem Huden træder maaske mest anskuelig frem, hvor Stofskiftet i Forvejen er lavt; der stiger Kulsyreudskilningen betydeligt efter Standsning af Lungerespirationen (XI₅, XIII₂, XIII₄), endog til over det dobbelte af den oprindelige Værdi (XIII₂). I Overensstemmelse hermed falder Kvotienten, naar Lungerespirationen atter gives fri, saaledes som det f. Ex. ses i XIV₁, XI₃ og meget smukt i XIII₃₋₅, der ere udførte umiddelbart efter hinanden; ved den fornyede Indtrædelse af Lungerespirationen stiger Iltoptagningen her omtrent til sin oprindelige Højde, medens Kulsyren falder betydeligt. I de nys omtalte Forsøg varede Tillukningen af Næsebor og Mund kun saa længe som selve Respirationsforsøget; udstrækkes Lungens Afspærring længere Tid, falder Kulsyreudskillelsen efterhaanden, og man faar da atter omtrentlig den oprindelige respiratoriske Kvotient (XIV₃, XV₃). Derfor har Regnault i sine Forsøg paa Frøer med exstirperede Lunger, der varede c. 20 Timer, ingen særlig høje Kvotienter. Det ved længere varende Forsøg iagttagne Fald i Kulsyreudskilningen

skyldes formodentlig den utilstrækkelige Iltoptagning; at en saadan finder Sted under disse Omstændigheder ses af Undersøgelsen over Respirationen efter Ophævelse af en langvarig Lungespærring; saaledes stiger Iltoptagningen i Forsøg XIV₄ efter Ophævelse af en 22 Timer varende Lungespærring betydeligt, medens Kulsyren holdt sig uforandret.

Frørnes Hud og Lunge adskiller sig som Respirationorganer saaledes ikke alene derved, at Lungen formaar at vedligeholde et betydeligt større Stofskifte; men de nævnte Organer frembyde ogsaa i deres Funktion væsentlige kvalitative Forskelligheder.

En Undersøgelse af Hudrespirationen ikke alene (som i ovenstaaende Forsøg) som erstattende Lungerespirationen, men saaledes som den under normale Forhold virker sammen med sidstnævnte, vilde derfor være af ikke ringe Interesse. En saadan Undersøgelse haabe vi senere at faa Lejlighed til at anstille.

Til Slutning skal endnu omtales et enkelt Forsøg, hvor Frørnes Respiration blev undersøgt, medens de vare neddykkede under Vand; det anstilledes for at prøve, om Huden muligvis fungerede bedre som Respirationorgan i Vand end i Luft. Methoden var væsentligt den samme som ovenfor beskrevet, kun var Klokken *A* delvis fyldt med Vand, hvori Frørerne vare anbragte; et Net forhindrede dem i at naa den frie Overflade. Foruden de sædvanlige Analyser, der ere nødvendige ved Udførelsen af et Forsøg med det Regnault'ske Apparat, blev her tillige Luftarternes Mængde i Vandet før og efter Forsøget bestemt ved Udpumpning.

Der udførtes først et Forsøg, medens Frørerne vare omgivne af atmosfærisk Luft; dernæst et, medens Dyrene vare under Vand.

R. esculenta.

Forsøg.	Nr.	Frøernes		Forsøgets		pr. Kilo og Time.		$\frac{CO_2}{O_2}$	Anmærkninger.
		Antal.	Vægt.	Varighed i Timer.	Temperatur.	O_2	CO_2		
XVI	1	11	201	2 ¹ / ₄	20,5	141,1	95,9	0,61	Frøerne i Luft.
	2	11	201	1 ³ / ₄	20,7	134,4	128,6	0,96	Frøerne under Vand.

Som man ser, holder Stofskiftet sig for Iltens Vedkommende saa godt som uforandret efter Neddykningen under Vand, medens Kulsyrens Udskilning er ikke saa lidt større end oprindeligt. Denne Omstændighed, sammenholdt med at vi aldrig i Luften har opnaaet et saa højt Tal for Iltoptagelse gennem Huden som 134 Cbc. pr. Kilo og Time, tyder paa, at denne fungerer bedre i Vand end i Luft. Dette Spørgsmaal kræver imidlertid til sin endelige Løsning flere Forsøg under varierede Betingelser.

Samtlige Forsøg i denne Afhandling ere udførte i Forening med Hr. stud. mag. Aug. Krogh.