

## OM FOSTERETS VARMEPRODUKTION OG STOFSKIFTE

AF

CHR. BOHR OG K. A. HASSELBALCH

(MEDDELT I MØDET D. 3. APRIL 1903)

I en Række af Afhandlinger fra de senere Aar er det lykkedes os at paavise, at Fostrene af varmblodige Dyr har et meget intenst Stofskifte, og at Udviklingsprocessen saaledes er ledsaget af en betydelig Energiomsætning. Før end vi, hvad der er nærværende Afhandlings Opgave, gaar over til at undersøge Anvendelsen af den i Foetallivet frigjorte Energi, vil det være rettest at se, hvad Grundene har været til, at Intensiteten af de varmblodige Dyrs Fostres Stofskifte tidligere var ganske overset, ja at det endogsaa i Reglen betragtedes som fastslaaet, at deres Stofskifte var meget ringe.

Det maa da bemærkes, at de Undersøgelser, der forelaa angaaende Pattedyrfostrene, ikke tillod nogen berettiget Slutning om deres Stofskiftes Størrelse, og at man derfor var henvist til de Bestemmelser, der i denne Retning var udførte med Hønseæg; at disse havde en ikke ringe Kulsyreproduktion, var vel fundet — paalidelige Bestemmelser af den forbrugte Ilt var ikke foretagne — men nogen Sammenhæng imellem Hønsefosterets Vækst og Kulsyreproduktionen var ikke paavist. Man havde tværtimod fundet, at Kulsyreudskilningen var ret betydelig ogsaa paa de første Ruggedage, hvor Fosteret har en ganske ringe, næppe bestemmelig Vægt, ja at endog det ube-

frugtede Æg havde en Kulsyreproduktion, som ikke stod tilbage for den, der for en Del af Rugeperioden fandtes i befrugtede Æg, hvori en Fosterudvikling foregik. Herved maatte man da nødvendigvis føres til at anse Kulsyreproduktionen som knyttet til Processer, der foregik i det hele Æg og ikke specielt stod i Forhold til Fosterets Vækst.

Man beregnede derfor ogsaa Kulsyreproduktionen pr. Kilo Æg, ikke pr. Kilo af Fosterets Vægt, hvorved man yderligere fik det Indtryk, at Intensiteten af Stofskiftet kun var ringe.

Den rette Opfattelse af disse Forhold blev først vunden, da det lykkedes os<sup>1</sup> at paavise, at den forholdsvis betydelige Kulsyreudskilning i de første Ruggedage og hos det ubefrugtede Æg skyldtes en Omstændighed, der havde været overset af de tidligere Undersøgere, nemlig Æggets Indhold af dissociable Kulsyreforbindelser; idet Ægget for Undersøgelsens Skyld bragtes over i  $CO_2$  — fri Luft, maatte der fra Skal og Indhold afgives en ikke ringe Mængde Kulsyre. Saafremt man paa den i den citerede Afhandling nærmere angivne Maade (l. c. p. 154—158) undgik denne Fejlkilde, faldt Kulsyreudskilningen fra det ubefrugtede Æg og paa de første Ruggedage næsten fuldstændig bort, og ved nu at anstille en kontinuerlig Undersøgelse af samme Æg fra Udviklingens Begyndelse til dens Slutning paavistes det, at Kulsyreproduktionen fra Dag til Dag steg efter en regelmæssig Kurve. Ved at sammenligne denne Kurve for Kulsyreproduktionen med Vækstkurven for Høsefosteret, fandt man, at der pr. Time og pr. Kilo af Fosterets Vægt for den største Del af Udviklingstiden var en nogenlunde konstant Kulsyreproduktion, og at denne omtrentlig svarede til den analoge Størrelse for Moderdyrets Vedkommende (l. c. p. 170—171). Kun i den første Del af Rugeperioden var Fosterets Stofskifte i betydelig Grad mere intenst end Moderdyrets. Herefter maatte Kulsyreproduktionen under

<sup>1</sup> Chr. Bohr u. K. Hasselbalch: Skand. Archiv für Physiologie. X. 1900. P. 149.

Udviklingen anses for nøje knyttet til Fosterets Vækst, og der kunde ikke være nogen Tvivl om, at der under denne — i Modsætning til de tidligere Anskuelse — foregik en betydelig Energiomsætning. At denne Iagttagelse er af megen Betydning for den nærmere Indsigt i Vækstprocessens Fysiologi, er en Selvfølge, om man end efter det da foreliggende kun kunde opstille Formodninger om Energiens Mængde og dens Anvendelse i Fosterlivet (l. c. Pag. 172). Det første videre Skridt maatte blive en nærmere Undersøgelse af *Mængden* af den udviklede Energi; denne lader sig — som bekendt — ikke fastsætte alene af Kulsyreproduktionens Størrelse, men det er dertil nødvendigt tillige at kende de kemiske Processer, der har givet Anledning til Kulsyreproduktionen (l. c. p. 172). Herpaa var den følgende Afhandling fra Laboratoriet rettet<sup>1</sup>.

I denne undersøgte, foruden Hønsefosterets Kulsyreproduktion, tillige Iltoptagningen. Det viste sig herved, at den respiratoriske Kvotient paa det nærmeste svarede til den, der findes ved Fedtforbrændingen; og den Mængde Fedt, ca. 2,3 Gram, der maatte antages at være omsat for at frembringe det under hele Fosterudviklingen fundne respiratoriske Stofskifte, svarede omtrentlig til den Mængde, som LIEBERMANN<sup>2</sup> tidligere ved Sammenligning af Ætherekstrakt af urugede og fuldt udviklede Æg havde fundet, at der forsvandt under Udviklingen.

Herefter maatte det betragtes som fastslaaet, at der under hele Fosterudviklingen blev omsat en Mængde kemisk Energi, der svarede til Forbrændingsvarmen af mellem to og tre Gram Fedt; tillige fremgik det af samtlige Forsøg, at Omsætningen i Energi var betydelig større i Forhold til Fosterets Vægt i den første Uge af Udviklingen end i den øvrige Tid.

Det var herefter i højeste Grad sandsynligt, at ogsaa Pattedyrfosteret maatte være i Besiddelse af et intenst Stofskifte.

<sup>1</sup> K. A. Hasselbalch: Skand. Archiv für Physiologie. X. 1900. p. 353.

<sup>2</sup> Pflügers Archiv. XLIII. 1888. P. 105.

Imidlertid maatte den direkte Paaavisning heraf være særdeles ønskelig, og det lykkedes ogsaa at gennemføre en saadan ved Sammenligning imellem det respiratoriske Stofskifte hos Moderdyret før og efter Afbrydelsen af Fostrenes umbilicale Kredsløb<sup>1</sup>. Ogsaa her fandtes Fosterets respiratoriske Stofskifte pr. Kilo omtrentlig af samme Størrelse som Moderdyrets, dog gennemgaaende noget højere, især i den første Udviklingstid.

De forskellige Muligheder, der kunde tænkes for Anvendelsen af den i Fosterlivet saaledes omsatte kemiske Energi, er omtalt i de ovenfornævnte Afhandlinger, til hvilke der her maa henvises, men hvad enten Energien fra Fosterets Stofskifte nu helt eller delvis anvendes til Produktionsomkostningerne under Udviklingen — og da enten igen forlader Ægget som Varme eller overføres paa de nydannede Væv — eller den repræsenterer de allerede færdig dannede Vævs Stofskifte og saaledes kun sekundært er knyttet til Udviklingen<sup>2</sup>, saa maa den første Retning, i hvilken Undersøgelserne føres videre, være en eksperimental Bestemmelse af Varmeproduktionen ved Fosterets Udvikling og denne Varmemængdes Sammenligning med den ved Stofskiftet frigjorte Energi; dette er, som allerede ovenfor nævnt, de i denne Afhandling foreliggende Undersøgelsers Opgave, og Spørgsmaalet er, som det vil fremgaa af det følgende, løst gennem en kalorimetrisk Bestemmelse af den under Æggets Udvikling afgivne Varme, sammenholdt med det altid samtidig bestemte respiratoriske Stofskifte.

Efter at disse Bestemmelser var begyndte, er der udkommet en Afhandling af TANGEL<sup>3</sup>, hvori Forbrændingsvarmen er bestemt, dels af urugede Æg og dels af Æg med mer eller mindre udviklede Fostre. Vi vil i det følgende komme til nærmere at omtale flere af de smukke Bestemmelser i dette

<sup>1</sup> Chr. Bohr: Skand. Archiv für Physiol. X. 1900. P. 413.

<sup>2</sup> I. c. P. 423.

<sup>3</sup> F. Tangl: Pflügers Archiv. 1903. P. 327.

Arbejde, og her skal foreløbig kun omhandles, hvorvidt Bestemmelser af Æggenes Forbrændingsvarme kan bruges til Oplysning om, hvad der paa Undersøgelsernes nuværende Standpunkt maa betragtes som Kærnepunktet i det foreliggende Spørgsmaal, nemlig Forholdet mellem Varmeproduktionen og Stofskiftet hos Fosteret.

Det maa da først bemærkes, at Bestemmelser af Æggets Forbrændingsvarme selvfølgelig ikke kan udføres paa samme Æg til forskellige Tider, og at man, for ad denne Vej at bestemme den under Udviklingen omsatte Energi, derfor er henvist til at søge Middeltal dels af urugede, dels af udviklede Ægs Forbrændingsvarme og sammenligne disse. Differenserne, der skulde udtrykke den under Udviklingen bortgaaede Energi, kan derfor kun findes omtrentlige.

Der er endda ved Tangl's Bestemmelser, som Forfatteren selv bemærker<sup>1</sup>, ikke benyttet Æg fra samme Høne, saaledes som det dog efter Hasselbalchs Undersøgelser<sup>2</sup> maa anses for nødvendigt, for saa vidt som man vil sikre sig et nogenlunde ensartet Materiale. Det kan derfor ikke undre, at Tangl for den under hele Udviklingsperioden bortgaaede Varme kommer til saa varierende Tal som 13,5 og 20,1 Cal.<sup>3</sup>; mellem hvilke der findes en Differens paa ca. 33 pCt. af det højeste Tals Værdi. Men et Middeltal fremgaaet af saa stærkt varierende Værdier og af ialt 3 Bestemmelser kan naturligvis kun have meget begrænset Værdi, hvor det drejer sig om Sammenligning mellem Varmeproduktionen og Stofskiftet.

Det ses heller ikke, paa hvilken Maade det skulde være muligt at finde Tal for Stofskiftet, der just skulde kunne sammenlignes med de paa denne Maade af Forbrændingsvarmerne fundne Middelværdier for Energiomsætningen; thi Størrelsen af Æggets Stofskifte er i ikke ringe Grad individuelt

<sup>1</sup> l. c. P. 345.

<sup>2</sup> Hasselbalch: Skand. Archiv für Physiologie. X. 1900. P. 363.

<sup>3</sup> Tangl: l. c. P. 356.

varierende. Naar derfor Tangl (l. c. p. 367), hvor det drejer sig om en Sammenligning mellem den forbrugte Energi og det respiratoriske Stofskiftes Art og Størrelse, for den forbrugte Energis Vedkommende benytter de af ham ved Forsøg paa forskellige Æg fundne Middeltal, og paa den anden Side for Stofskiftets Vedkommende de af Hasselbalch paa et *enkelt* Æg bestemte respiratoriske Omsætninger, saa kan en saadan Sammenligning kun føre til usikre Resultater. Den nøjere Undersøgelse af Forholdet kan kun udføres, naar baade Stofskiftet og den frigjorte Energi maales gennem en længere Periode ved samtidige Bestemmelser paa samme Æg, saaledes som det er muligt ved Maaling af Æggets Varmeproduktion i et Kalorimeter, der tillige tjener til Respirationsapparat. Ad denne Vej kan formentlig det vigtige Spørgsmaal om Energiens Anvendelse under Fosterudviklingen bringes sin Løsning nærmere.

Men endnu en anden Side af Sagen maa tages i Betragtning; det kan paa Forhaand ikke anses for utænkeligt, at der ved selve den Proces, hvorunder levende Væv afgaar ved Døden, sker molekulære Omlejringer, der kunde være forbundne med Energiomsætning; man kan maaske anse det for meget lidt sandsynligt, at en saadan Energiomsætning finder Sted i hvert Fald i maalelig Mængde, men Spørgsmaalet fortjener paa Grund af sin store biologiske Interesse vel saa vidt muligt at drages med ind under Undersøgelsen. Nu vil imidlertid en mulig Energiomsætning af denne Art unddrage sig Undersøgelsen, saafremt denne bestaar i Bestemmelse af Forbrændingsvarmen af de allerede afdøde Substanser og altsaa involverer, at Fosteret maa *dræbes* først — ogsaa for dette Punkts Vedkommende føres man derfor til den allerede ved de tidligere Betragtninger nødvendiggjorte Anskuelse, at der ved Undersøgelse af den under Fosterudviklingen omsatte Energis Anvendelse bør benyttes en direkte

kalorimetrisk Bestemmelse og til Sammenligning en samtidig direkte Bestemmelse af Stofskiftet.

Det vil endvidere være det ønskeligste, at Bestemmelsen udføres med et enkelt Æg, for at ikke mulige Svingninger af individuel Natur i Forholdet mellem Varmeproduktion og Stofskifte til forskellige Tider af Udviklingsperioden skal udviskes derved, at flere Æg undersøges under eet. I Overensstemmelse med de her udviklede Synspunkter er nedenstaaende Forsøgsmetode indrettet.

### Forsøgsmetode.

Det var paa Forhaand givet, hvilke betydelige Vanskeligheder Hønsfosteret maatte frembyde som kalorimetrisk Objekt. For Midten af Fosterlivet lod det sig af den kendte Kulsyreproduktion og under Forudsætning af udelukkende og fuldstændig Fedtforbrænding beregne, at Varmeproduktionen maatte blive saa lille som ca. 30 Gramkalorier pr. Time, endda forudsat, at al den omsatte Energi forlod Ægget igen som Varme. Vilde man altsaa nøjes med at undersøge Varmeproduktionen af et enkelt Æg — og dette var ogsaa af den Grund at foretrække, at man da i det samtidige Respirationsforsøg havde en sikker Kontrol for, at Fosteret var levende under hele Forsøget — maatte man for at arbejde med en Nøjagtighed af 1 pCt. konstruere et Kalorimeter, som gav maaleligt Udslag for 0,3 Gramkalorier pr. h., som altsaa var mange Gange mere fintmærkende end noget hidtil i fysiologisk Øjemed anvendt Kalorimeter.

Med andre Forsøgsobjekter har man endvidere den Fordel, at Inspirationsluften kan være ganske fri for Vanddampe; Hønsfosteret lever kun en kort Tid i helt tør Luft, men taaler heller ikke i Længden dampmættet Luft; under Kalorimetriren maatte derfor Inspirationsluften have en passende Fugtighedsgrad, som maatte bestemmes for at erkende Æggets

Andel i Eksspirationsluftens Fugtighed. Endelig var det nødvendigt, at Kalorimetret under Varmemaalingen befandt sig ved ca.  $38^{\circ}$  og i en Thermostat, som reguleredes overmaade fint og nøjagtigt; dette følger dels af Æggets ringe Varmeproduktion, dels, som det senere skal vises, af Æggets relativt betydelige Masse.

Paa den anden Side kunde man med nogen Ret a priori formode, at Varmeproduktionen ligesom Stofskiftet steg overmaade jævnt fra Time til Time, og at den i Løbet af en enkelt Time ligesom dette var praktisk talt konstant. Det var endvidere muligt at gøre Strømmen af Ventilationsluft over Ægget saa langsom, at man ved passende Forvarmning af Inspirationsluften helt kunde undgaa noget Varmetab ved Ventilation.

Endelig frembød vort Forsøgsobjekt det selvindlysende og afgjorte Fortrin for voksne Dyr, at Individet uforstyrret er paa ensartet Ernæring, uden Varmetab til Opvarmning af Fødemidler og uden nævneværdige Uregelmæssigheder paa Grund af varierende Muskelvirksomhed.

*Thermostaten* er en kubisk Kasse med 1<sup>m</sup> Side, staaende paa Træfodder. Væggen er af 2 Lag Compoboard, adskilte ved et Luftrum; indvendig er den beklædt med Pladeasbest, udvendig med et 10<sup>cm</sup> tykt Lag Vat, dækket af hvidmalet Lærred. Paa Forsiden findes en polstret og godt sluttende Dør af samme Materialer.

Opvarmningen sker ved en elektrisk Strøm (se Skemaet Fig. 1) gennem ca. 70<sup>m</sup> Modstandstraad à 1,4 Ohm pr. M., der er opspændt paa Thermostatens to indvendige Sidevægge. Efter Stuens varierende Temperatur kan Strømstyrken forandres saavel før Strømmens Indtræden i Thermostaten ved Modstandsrullen *r* som ved Udskydning af flere eller færre Slynger af Modstandstraaden inde i Thermostaten (*RRRR*); denne Udskydning sker ved Hjælp af to Proppeheostater



udenfor Thermostaten, som ikke er antydede paa Skemaet.  $A$  er en Strømmaalder; Slyngerne  $r_1$  tjener til Opvarmning af

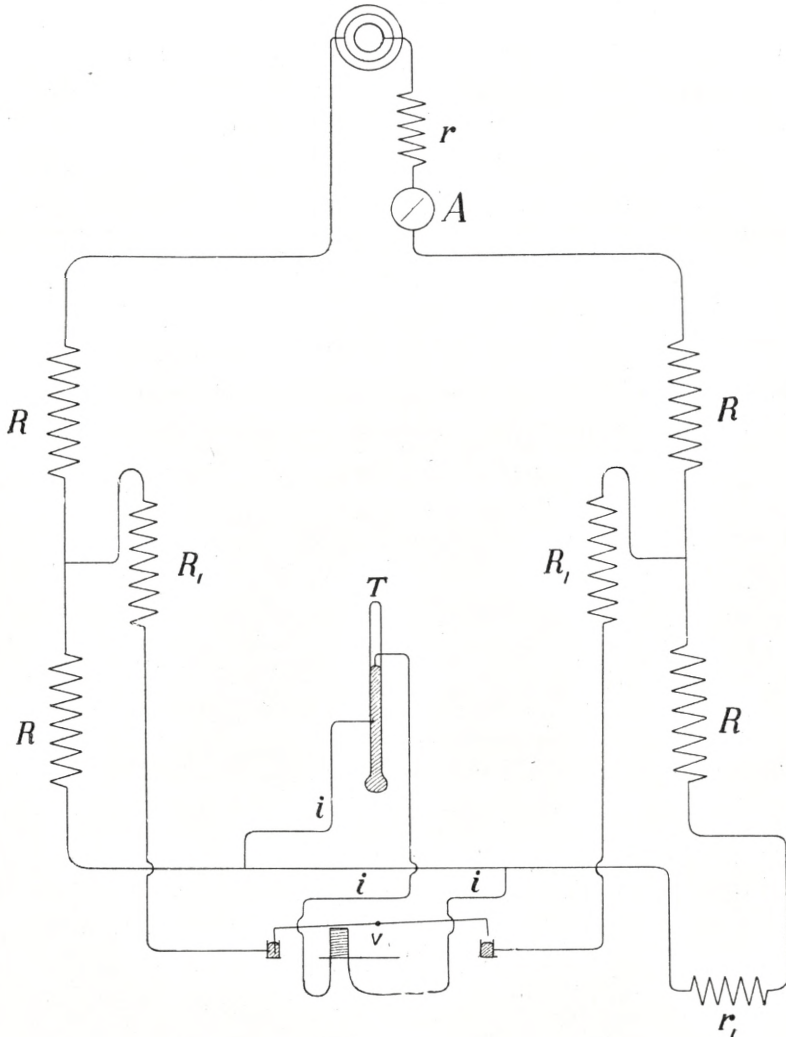


Fig. 1.

den mindre Varmekasse, der senere skal omtales, og hvis Hensigt bl. a. er Forvarmning af Inspirationsluften.

Den i det foregaaende omtalte Strøm skal for Kortheds

Skyld kaldes Hovedstrømmen. Dens Styrke afpasses — ved Forandring af Modstandene — saaledes at Thermostaten ved den alene holdes paa ca.  $36^{\circ}$ . Fra Hovedstrømmen afgaar den svagere Regulationsstrøm gennem Slyngerne  $R_1 R_1$  og den elektromagnetiske Vippe  $v$ . Hvis Vippen holdt denne Strøm sluttet til Stadighed, vilde Thermostaten opvarmes til ca.  $40^{\circ}$ . Endelig afgaar fra Hovedstrømmen den ganske svage Strøm *iii* gennem Thermoregulatoren og Vippens Elektromagneter. Naar Thermoregulatoren indstilles til at slutte denne Strøm ved en Temperatur paa  $38^{\circ}$ , vil Regulationsstrømmen udskydes, saa snart Temperaturen overskrider  $38^{\circ}$ , og slutes paany, naar den synker under  $38^{\circ}$ .

*Thermoregulatoren* er et Rørsystem af tyndt Messing, fyldt med Toluol, som ved sin Udvidelse og Sammentrækning hæver og sænker en Kviksølvoverflade, hvorved Strømmen *iii* slutes og brydes i en Brintatmosfære. Messingrørene med Toluol er gennem et Hul i Loftet stukket ned i Thermostatens Indre, medens Glasrøret med Kviksølv, Platinkontakter og Brintatmosfæren for Nemheds Skyld er anbragt udenfor. Glasset er forbundet med Metallet ved Lak og Sølvglødskit.

I Midten af Thermostatrummet (se Fig. 2) er Kalorimetret opstillet indeni en *indre Thermostatkasse*  $K$  af tyndt Kobber, der er blanktpoleret paa Ydersiden, matsort paa Indersiden. Denne Kasse hviler paa 4 Træfødder. Der opnaas ved dette Arrangement, som Erfaringen viste, en overordentlig Konstans af Lufttemperaturen umiddelbart om Kalorimetret. En Temperaturforskel i Luftlagene ved den ydre Thermostats Gulv og Loft — og en saadan Forskel er vanskelig helt at undgaa — vil nemlig ved det godt ledende Kobber udjævnes i Væggen af  $K$ , saa at Luften inde i  $K$  er ganske ens tempereret. Mod direkte Straaling fra Modstandstraadene beskyttes Kassen ved Skærme ( $SS$ ). Luften saavel i som udenfor  $K$  blandes til Stadighed ved Hjælp af en Motor med ca. 1000 Omdrejninger i Minuttet.

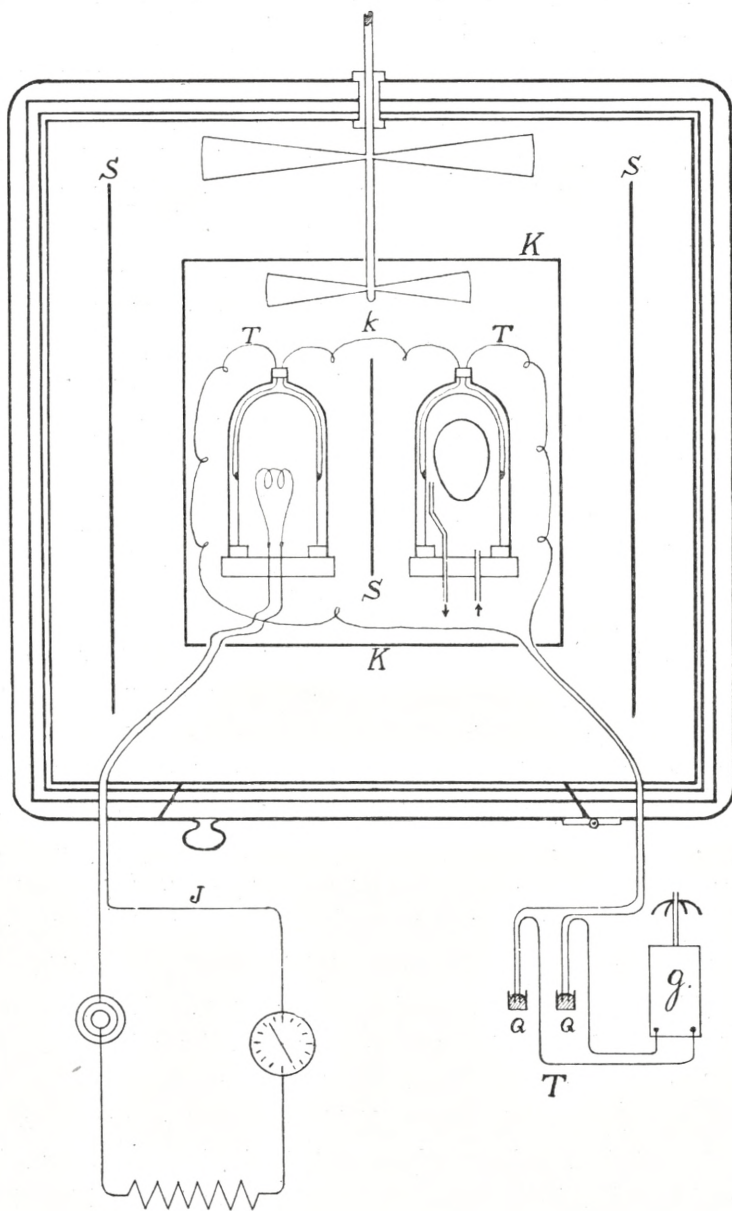


Fig. 2.

Denne Thermostat, der ved en ydre Temperatur paa omkring  $15^\circ$  tillader Indstilling paa Temperaturer mellem  $20^\circ$  og  $50^\circ$ , reguleres med en til Formaalet tilstrækkelig Nøjagtighed. I Dagens Løb vil Temperaturen i dens Indre som Regel svinge ca.  $0,1^\circ$ , men ved Pasning er det let at holde Temperaturen i det mindste 3 Timer igennem med en Nøjagtighed af  $0,01^\circ$ .

Det drejer sig væsentlig om ved Indstilling paa  $r$  (Fig. 1) at sikre sig, at Strømmen gaar ligesaa lang Tid ( $1/2$  Min.) gennem Hovedledningen alene som gennem denne og Regulationsledningen, altsaa at Regulatoren slutter og bryder ret nøje hvert halve Minut. Heraf kan maaske sluttes, at det vilde have været heldigere, om  $R_1 R_1$  var opspændt udenfor Thermostaten. En anden utvivlsom Forbedring af det beskrevne Arrangement vilde bestaa i at anbringe hele Thermo-regulatorens, ogsaa Glasdelen med Kviksølv, inde i Thermostatrummet.

*Kalorimetret* (se Fig. 2). Princippet — Kalorimetri ved Hjælp af Thermoelektricitet — er angivet af d'Arsonval<sup>1</sup>. Det af os anvendte enkelte Thermoelement er af Konstantan-Kobber. Anordningen ses let af Figuren. Kalorimetret bestaar af to ganske ens Cylindre af tyndt Kobber (Længde  $12\text{cm}$ ; Vidde  $8\text{cm}$ ; Vægtykkelse  $1/3\text{mm}$ ) forbundne ved Konstantantraad  $k$ , som er loddet til Midten af hver Cylinders Side. Fra den modsatte Side af Cylindrene fortsættes Ledningen med tyk overspunden Kobbertraad ( $TTT$ ) ud gennem Huller i Kobberkassen og Thermostaten til Galvanometret  $g$ . Paa Vejen er indskudt 2 Kviksølvnøgler  $QQ$ , hvor Enderne af Kobbertraadene er amalgamerede.

Naar det ene Konstantan-Kobber-Lodsted opvarmes ved en i Cylindren anbragt Varmekilde, vil der gaa Strøm i Ledningen fra Konstantan gennem det varme Lodsted til Kobber, og Galvanometret vil gøre Udslag.

<sup>1</sup> d'Arsonval: Journ. de l'Anatomie et de la physiologie. 1886. P. 156.

For nu at forstørre dette Udslag, der jo er en Funktion af Temperaturdifferensen mellem Lodstederne, er hver Cylinder omgivet af en lidt større, paa Udsiden blanktpoleret Kobbercylinder; de to samhørende Cylindre berøre intetsteds hinanden; den indre fastholdes i den ydre fortil ved en isolerende Skrue-ring. De Stykker Konstantan- og Kobbertraad, som forløber i Luftrummet mellem dem, er isolerede fra Cylindervæggene og føres ud gennem en Kautschukprop i den korte Tubus, hvori hver ydre Cylinder bagtil ender.

Fortil lukkes de Rum i Kalorimetret, hvor Forsøgsobjektet anbringes, ved lufttæt sluttende Ebonitlaag, som i den Kalorimeterhalvdel, hvor Ægget er anbragt, er gennemboret til Passage for 2 Glasrør, i den modsatte til Passage for en Slynge af tynd Modstandstraad. Naar der gennem denne Slynge, hvis Modstand er kendt, sendes en Strøm  $I$  Ampère, hvis Styrke aflæses paa en Strømmaalder, og som netop opvarmer det ene Lodsted lige saa meget som Ægget det andet, vil der aabenbart ingen Thermostrøm fremkomme, Galvanometret vil blive i Ro, og Æggets Varmeafgift er pr. Sek.  $0,239 I^2 r$ , naar  $r$  er Traadslingens Modstand i Ohm. Dette forudsætter dog, at de to Dobbeltcylindre reagere aldeles ens for lige store Varmekilder, altsaa at Ledningen gennem deres Vægge og Udstraalingen fra deres Overflader er lige store. Ved en Række indledende Forsøg viste dette sig for det anvendte Apparats Vedkommende at være Tilfældet; skulde ved et Apparat de to Cylindre ikke være fuldstændig ens, vil en Korrektion let kunne indføres i Beregningen.

Kalorimetret er opstillet i Midten af  $K$ . Hver Dobbeltcylinder hviler fortil paa en smal Ebonithalvring, bagtil fastholdes den af en korkbeklædt Klemme. Straaling fra den ene til den anden forhindres ved en matsort Skærm. Ogsaa Ventilatorens Vinge er sortmalet. Ægget hviler paa en lille Glasring og berører ikke Kalorimetrets Væg.

*Galvanometret*  $g$  var i de første Forsøg et Meissner's Spejl-

galvanometer. Udslaget aflæstes i Kikkert paa en Skala i 1,5 M.s Afstand. Hver Millimeter paa Skalaen svarede til en Varmeproduktion af 0,15 Gr. Kal. pr. h. — I de fleste Forsøg er der for at undgaa Indflydelsen af vagabonderende Strømme anvendt et Pansergalvanometer af du Bois fra Siemens & Halske. Med den Astativering, som er anvendt i Forsøgene, svarer til hver Millimeter paa Skalaen en Varmedvikling af ca. 0,54 Gr. Kal. pr. h., men da Udslag paa indtil 0,2<sup>mm</sup> med Sikkerhed kan bestemmes, i alt Fald som Middeltal af talrige Aflæsninger — ved hurtig Brydning og Slutning med een af Kviksølvnøglerne  $Q$  — er den mindste maalelige Varmedvikling ca. 0,1 Gr. Kal. pr. h.

*Maalemetoden.* Da Galvanometerudslaget er proportionalt med Temperaturdifferensen, vilde man kunne anvende det som direkte Maal for Æggets Varmeproduktion. Grundene til, at den ovenfor beskrevne Maalemetode — ved kompenserende Varmestrøm i den anden Cylinder — er foretrukken, er to. For det første bliver man derved uafhængig af mindre Forandringer i Galvanometrets Følsomhed. For det andet er, som Henriques<sup>1</sup> har gjort opmærksom paa, Kalorimetrets Temperatur, naar Varmekilden er anbragt deri, afhængig af den Hurtighed, hvormed Luftlagene i dets umiddelbare Nærhed fornyes, altsaa af Ventilationshastigheden. Naar som i vore Forsøg begge Cylindre under Maalingen holdes lige varme, bliver man aabenbart uafhængig af denne Faktor. Disse Fejlkilder kan under Omstændigheder være af megen Betydning, og en Nulmetode, som den anvendte, er derfor altid at foretrække; saaledes som Forholdene var i vore Forsøg, var de nævnte Fejlkilders Indflydelse forøvrigt kun ringe, idet Forskellen mellem Varmeproduktionen bestemt dels ved det iagttagne Udslag og dels ved Størrelsen af den kompenserende Varmestrøm næsten altid har været rent ubetydelig.

Foruden den til Kalorimetret af Ægget i et Tidsrum af-

<sup>1</sup> V. Henriques: Centralblatt für Physiologie. XVI. 1902. P. 262.

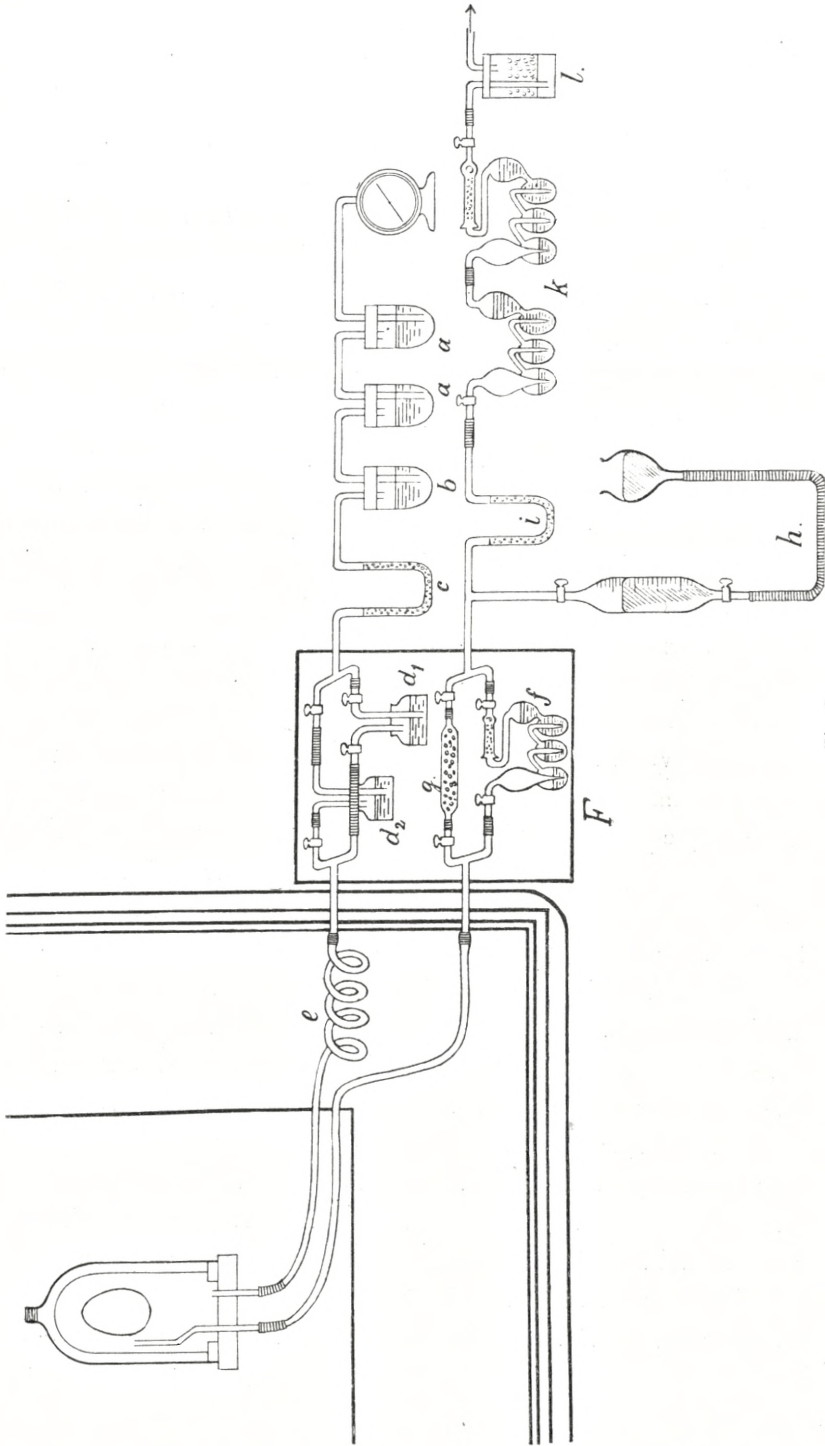


Fig. 3.

givne Varme bliver at bestemme den Varmemængde, som samtidig afgives til Fordampning af Vand fra Ægindholdet. Vandets Fordampningsvarme er regnet til 0,60 Gr. Kal. pr. Mgr. (Ang. Bestemmelsen af Vandmængden s. n.).

Paa Grund af Forvarmningen af Inspirationsluften (s. n.) og den langsomme Ventilation af Ægget tabes ingen Varme ad denne Vej, saaledes som en Række Forsøg overbeviste os om.

*Respirationsforsøget* (se Fig. 3) bestaar for de første 8 Dage som Regel udelukkende i en Kulsyre- og Vandbestemmelse, for senere Stadier desuden i Bestemmelse af Respirationskvotienten i en Prøve af Eksspirationsluften. Gennem et Gasur, som er anbragt i Vandbad, suges atmosfærisk Luft ved Draabeaspirator gennem Vadskeflasker med Kalilud (*aa*), gennem Svovlsyreflasken *b* og Fosforsyrerøret *c*; den er nu kulsyrefri og tør. I Vandflasken *d*<sub>1</sub> (henh. *d*<sub>2</sub>, s. n.) forsynes den med en passende Fugtighed, opvarmes i Blyrørspiralen *e* til Thermostatens Temperatur, passerer hen over Ægget, befries for Vand i Svovlsyre-Fosforsyreapparatet *f* (henholdsvis Chlorkalciumrøret *g*), passerer atter et Fosforsyrerør *i*, afgiver sin Kulsyre i Kalilud-Fosforsyreapparaterne *k* og passerer endelig et Chlorkalciumrør *l*. Mellem *f* og *i* er indskudt en Recipient *h*, fra Begyndelsen fyldt med Kviksølv, hvori kan tages en kontinuerlig Prøve af Eksspirationsluften til Bestemmelse af baade Kulsyreproduktion og Iltforbrug. Hastigheden af Luftstrømmen over Ægget afpasses saaledes, at Eksspirationsluften indeholder ca. 0,5 pCt.  $CO_2$ . Den i *h* opsamlede lille Kulsyremængde maa naturligvis adderes til den, der findes ved Vejning af *k*.

Bestemmelsen af det fra Ægget fordampede Vand foregaar paa følgende Maade: *F* er en lille Thermostat, hvis Væg støder umiddelbart op til den store Thermostat; den opvarmes ved den paa Fig. 1 antydede Traadslyng *r*<sub>1</sub> og holdes paa en Temperatur af fra 25° til 32° (under Forsøg med Nøjag-



tighed af  $0,5^\circ$ ). Naar Inspirationsluften er bleven fuldstændig tørret ved at passere  $b$  og  $c$ , optager den ved under Forsøget at gaa igennem  $d_1$  ( $d_2$  er afspærret) Vand, hvis Mængde maales ved  $d_1$ s Vægttab. Alt Eksspirationsluftens Vand opsamles i  $f$  ( $g$  er lukket); *Æggets Vandfordampning er da Differensen mellem Vægtforøgelsen i  $f$  og Vægttabet i  $d_1$* . Naar Forsøget afsluttes, aabnes  $d_2$  og  $g$  ( $f$  og  $d_1$  er lukkede), og man sørger for, at Luftstrømmen over Ægget bibeholder samme Hastighed som før, for at Blyrørspiralen og Kalorimeterrummet altid kan indeholde samme Mængde Vanddampe ved Slutningen og Begyndelsen af et Forsøg.

*Forsøgsdetaller og Nøjagtigheder.* Af de foreløbige Forsøg, som blev foretagne for at undersøge, hvorvidt de to Kalorimetercylindre reagerede ens paa lige store Varmekilder, skal her anføres et, som tillige viser, hvor lang Tid der hængaar, før Kalorimetret kommer i Ligevægt, d. e. før Varmeafgiften er bleven lig Varmetilførslen. Prøven foretoges med elektrisk Opvarmning af begge Cylindre.

Først opvarmedes den i højre Cylinder anbragte Modstand. Varmeudviklingen var 11,59 Gr. Kal. pr. h. Galvanometrets Udslag til forskellig Tid efter Opvarmningens Begyndelse var som følger.

Tid i Minutter.	Galvanometer. MM.
0	0
5	14
10	16
20	17,5
25	18
30	18,3
35	18,5
40	18,6
63	18,7

Praktisk talt er det fulde Udslag naaet efter 40' Forløb. Medens Opvarmningen af højre Cylinder vedvarende fortsattes uforandret, opvarmedes nu tillige en i venstre Cylinder anbragt

Modstand, saaledes at Varmeudviklingen blev lige saa stor som i højre Cylinder (11,59 Gr. Kal. pr. h.). Galvanometrets Udslag i Millimeter blev da som følger. Tiderne er beregnede fra Begyndelsen af Opvarmningen af venstre Cylinder.

Tid i Minutter.	Galvanometer. MM.
25	+ 0,3
32	0
40	0
50	0

Altsaa fandtes en nøjagtig Kompensation ved lige store Varmekilder i de to Cylinder.

Naar en Forsøgsrække begyndes, og et Æg — koldt eller i Forvejen opvarmet til 38° — indlægges i Kalorimetret, vil der hengaa nogle Timer, inden Apparatets og navnlig Æggets Temperatur er bleven konstant; for en Sikkerheds Skyld er ingen Kalorimetri af Ægget foretagen, før dette i mindst 24<sup>h</sup> — for urugede Æg 48<sup>h</sup> — har opholdt sig i Kalorimetret.

En saa stor Forsigtighed søger sin Forklaring i de paa-faldende, men ganske konstante Resultater, som Bestemmelsen af Æggets kalorimetriske Forhold i de 3 første Ruggedage giver; det viser sig nemlig her, at Ægget altid er *koldere* end sine Omgivelser. Dette skyldes, som det senere skal paavises, ikke at Ægget efter saa lang Tids Forløb ikke er blevet gennemvarmet, men har sin Grund i varmemeforbrugende Processer i Ægget i den første Tid af Udviklingen.

Imidlertid maa der selvfølgelig ved den kalorimetriske Bestemmelse tages Hensyn til, at Ægget paa Grund af sin relativt betydelige Masse ikke straks antager den omgivende Lufts Temperatur. Dette faar praktisk talt især Betydning, naar Thermostatens Temperatur forandres, idet Ægget da i nogen Tid kan holde sig koldere eller varmere end Omgivelserne. Hvis f. Eks. Thermostatens Temperatur i en Timestid umiddelbart før Kalorimetrien har været 0,05° højere end under denne, hvor den holdes ganske konstant, vil det vise

sig, at Galvanometrets Udslag fra Begyndelsen er for stort og under Observationer tagne med f. Eks. 5 Minutters Mellemlangsomt, men tydeligt, aftager, indtil det kommer i Ro i Løbet af ca. 2 Timer. Omvendt, hvis Temperaturen i Forvejen var lavere. Dette betyder aabenbart, at Æggets Temperatur svinger med Omgivelsernes, men meget langsommere, som rimeligt er. Ingen kalorimetrisk Bestemmelse er derfor fuldt paalidelig, med mindre *baade* Thermostatens Temperatur og Galvanometrets Udslag er *konstante* gennem et længere Tidsrum, f. Ex. ca. 1 Time.

Som ovenfor nævnt foregaar Varmemaalingen ved Bestemmelse af den kompenserende Strøm, d. e. den Strøm, der fører Galvanometrets Udslag tilbage til 0. Denne Strøms Styrke reguleres ved en Rheostat og bestemmes ved Hjælp af et Milliampèremeter (prøvet af den tyske Rigsanstalt).

Den passende Strømstyrke findes mest praktisk paa følgende Maade. Viser den sig i Løbet af de første 40 Min. at være for lille, saa at Galvanometrets Nulpunkt ikke helt er naaet, beregnes den nøjagtige Varmeproduktion let ved Addition af den kendte kaloriske Værdi af det manglende Antal Millimetre paa Skalaen. Resultatet prøves derefter ved en Strømstyrke, der er lidt for stor, og endelig ved den rigtige Strømstyrke. Alle 3 Bestemmelser skal give samme Resultat. Hvor nøjagtigt dette Maal er naaet, derom giver følgende Forsøg en Forestilling:

Æg paa 12te Ruggedag anbragt i højre Cylinder.

Opvarmningsstrømmen i venstre Cylinder svarer til 22,70 Gr. Kal. pr. h. og gør et Galvanometerudslag af + 2,5 Millimeter; da hver Millimeter svarer til 0,54 Gr. Kal. pr. h., kan den af Ægget udviklede Varme beregnes til  $22,70 + 1,35 = 24,05$  Gr. Kal.

Der prøves dernæst med en Opvarmning af venstre Cylinder svarende til 25,30 Gr. Kal. pr. h.; Galvanometrets Udslag er nu  $\div 2,5^{\text{mm}}$ ; heraf beregnes den udviklede Varmemængde til  $25,30 \div 1,35 = 23,95$  Gr. Cal.

Endelig prøves med en Varmeudvikling i venstre Cylinder paa 23,98 Gr. Kal. pr. h., der intet Udslag giver paa Galvanometret.

De tre fundne Værdier er da: 24,05, 23,95, 23,98, hvoraf Middeltallet benyttes.

Ved meget langvarige Forsøg er Galvanometrets Udslag observeret i 3 Perioder à  $\frac{1}{2}$ —1<sup>h</sup> i Begyndelsen, Midten og Slutningen af Respirationsforsøget.

Som ovenfor nævnt absorberer Ægget i de første Ruge-dage Varme; for at kende den absorberede Varmemængde pr. h. var det nødvendigt at bestemme, hvor stor en *Varmeabsorption* pr. h. der svarede til 1<sup>mm</sup> Udslag paa Galvanometret. Denne kunde jo nemlig ingenlunde uden videre sættes lig med Mængden af den Varme pr. h., der under en *Varmeproduktion* svarede til nævnte Udslag paa Galvanometret. Til Oplysning om dette Forhold anbragtes et konstant varmeabsorberende Legeme, hvis Varmeabsorption kunde bestemmes, i den Kalorimetercylinder, der senere hen under det fysiologiske Forsøg tjente til at optage Ægget; herved benyttede man sig af det „Peltier'ske Fænomen“, den Afkøling, som kan fremkomme, naar en elektrisk Strøm sendes gennem et Lodsted af termoelektrisk forskellige Metaller.

Varmemængden ( $q$ ) beregnes herved som bekendt efter Formlen  $q = 0,239 i^2 r - Bi$ , hvor  $i$  er Strømstyrken,  $r$  Modstanden og  $B$  en Konstant, der findes ved foreløbige Forsøg, i hvilke den Strømstyrke bestemmes, der gør  $q = 0$ .

Det ene Lodsted af en Konstantan-Kobberledning med ringe Modstand anbragtes da i den ene Kalorimetercylinder, det andet Lodsted i Thermostaten. Man valgte en Strømstyrke, der gav Varmeabsorption af omtrentlig samme Størrelse som den, der bevirkedes af Ægget i de første Ruge-dage, og fandt da, at et Udslag af en Millimeter paa Galvanometret svarede til en Absorption af 0,74 Gr. Kal. pr. h., hvilken Størrelse i det følgende er benyttet til Beregning af Æggets Varmeabsorption.

Hvad angaar *Respirationsforsøgets Nøjagtighed*, afhænger den af Gasurets, Vejningens, Luftanalysens og Vandbestemmelsens Nøjagtigheder. Gasuret blev før Anvendelsen kalibreret og viste en Nøjagtighed af 0,25 pCt. Ved Vejningen af Kaliapparatet maa der paaregnes absolute Fejl paa 0,5<sup>mgr</sup>, hvad der i de fleste Forsøg bliver betydningsløst. Luftanalysen er foretaget paa 50<sup>ccm</sup> Luft i et PETERSON'SK Apparat med pyrogallussurt Kali. Nøjagtigheden er meget stor, ca. 0,1 pCt. af den hele Værdi. Fejlgrænsen for Vandbestemmelsen viste sig i 3 Kontrollforsøg at være  $\pm 0,5^{\text{mgr}}$ , altsaa for Kalorieberegningen pr. h. ligeledes ganske betydningsløs.

### Forsøgsresultater.

Nedenstaaende Tabel giver en Oversigt over de enkelte Forsøgsresultater, idet 1ste Kolonne indeholder det undersøgte Ægs Nr., 2den Kolonne Rugningsdagen, 3die og 4de Kolonne Temperaturen henholdsvis af Forvarmningsrummet og af selve Thermostaten; dernæst kommer i de følgende Kolonner:

den respiratoriske Kvotient;

Afgiften af Vand fra Ægget i Milligram pr. h. (negativt Fortegn betyder Optagelse af Vand);

den udskilte Kulsyre i Kubikcentimeter pr. h.;

den iagttagne producerede Varmemængde i Gr. Kal., ligeledes pr. h. I Tabellen er specialiseret, hvor meget af den producerede Varme der er afgivet til Kalorimetret, og hvor meget der repræsenteres af Vandets Fordampnings-, resp. Fortætningsvarme. (Negativt Fortegn betyder Varmeabsorption).

I næstsidste Kolonne angives den Energimængde i Gr. Kal. pr. h., der af Stofskiftet kan beregnes at være omsat under Forsøget; hvorledes denne Beregning foretages vil nærmere blive angivet i det følgende.

Endelig indeholder sidste Kolonne den procentiske Forskel mellem den iagttagne og saaledes beregnede Varmeproduktion.

Tabel I.

Æg Nr.	Dag	Forvarmingsr. ° C.	Thermostaten ° C.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Mgr. Vand pr. h.	Cc. $CO_2$ pr. h.	Iagtt. Kal. pr. h.			Beregn. Kal. pr. h.	Forskel i pCt. af Beregn. Kal.
							afgivne til		Sum		
							Kalorim.	Vand			
I	2	24	38,75	....	0,08	....	÷ 1,23	0,05	÷ 1,18		
I	3	24	38,75	....	1,41	....	÷ 1,71	0,85	÷ 0,86		
I	4	25	38,75	....	5,37	0,98	÷ 0,78	3,22	2,44	2,52	
I	5	24	38,6	0,890	5,00	0,43	0,40	3,00	3,40	2,84	
II	13	31	38,65	0,712	0	5,20	39,20	0	39,20	34,21	14,59
II	14	32,5	38,70	0,675	0	6,74	43,97	0	43,97	44,39	÷ 0,95
II	15	32,0	38,70	....	0	7,53	52,51	0	52,51	49,60	5,87
II	16	31,0	38,50	0,679	1,82	8,64	56,42	1,09	57,51	56,87	1,13
III	2	30,0	38,8	....	0,43	....	÷ 0,70	0,26	÷ 0,44		
IV	8	31,5	38,0	....	0	1,23	5,21	0	5,21	8,10	÷ 35,68
IV	9	30,0	38,15	0,733	0	1,49	4,29	0	4,29	9,81	÷ 56,26
IV	10	30,0	37,9	0,747	0	1,78	9,58	0	9,58	11,72	÷ 18,26
IV	11	28,0	37,8	....	4,22	2,59	16,02	2,53	18,55	17,05	8,80
IV	12	32,0	37,9	0,751	÷ 1,76	3,65	21,66	÷ 1,06	20,60	24,03	÷ 14,27
IV	13	32,5	37,9	0,646	4,95	4,42	29,62	2,97	32,59	29,10	11,99
IV	14	33,0	37,95	0,705	0	6,31	39,28	0	39,28	41,55	÷ 5,46
IV	15	30,0	38,1	0,681	0,33	8,64	50,57	0,20	50,77	56,89	÷ 10,76
IV	16	31,0	38,1	0,735	3,00	9,43	60,98	1,80	62,78	62,09	1,11
IV	17	33,0	38,0	0,708	11,38	11,11	79,21	6,81	86,02	73,18	17,55
IV	18	32,5	38,3	0,718	11,18	12,37	80,35	6,71	87,06	81,45	6,89
IV	19	31,0	38,35	0,693	5,58	13,63	86,72	3,35	90,07	89,75	0,35
V	6	31,0	38,15	....	6,67	0,57	÷ 1,37	4,00	2,63	3,75	÷ 29,87
V	7	31,0	38,15	....	7,93	0,90	÷ 0,59	4,76	4,17	5,93	÷ 29,68
V	8	30,0	38,4	0,655	5,00	0,78	0,26	3,00	3,26	5,14	÷ 36,61
V	9	31,0	38,4	0,689	11,27	1,07	0,91	6,76	7,67	7,05	8,80
V	10	30,0	38,05	0,703	2,16	1,02	1,66	1,36	3,02	6,72	÷ 55,09
VI	2	32,0	38,1	....	÷ 1,00	....	÷ 0,52	÷ 0,60	÷ 1,12		
VI	3	27,0	38,2	....	÷ 1,35	....	÷ 1,53	÷ 0,81	÷ 2,34		
VII	2	31,0	38,1	....	÷ 0,30	0,39	÷ 0,16	÷ 0,18	÷ 0,34		
VII	3	32,0	38,2	....	÷ 0,72	0,22	÷ 0,79	÷ 0,43	÷ 1,22		
VII	4	30,5	38,3	....	÷ 0,30	0,23	÷ 1,48	÷ 0,18	÷ 1,66		
VIII	7	31	37,7	....	÷ 0,75	0,88	6,50	÷ 0,45	6,05	5,79	4,49
VIII	9	32	37,8	....	0,44	1,34	9,25	0,26	9,51	8,82	7,82
VIII	10	32,5	37,85	....	0,18	1,85	12,55	0,11	12,66	12,18	3,94
VIII	11	30,5	38,0	....	÷ 0,44	2,81	16,26	÷ 0,26	16,00	18,50	÷ 13,51
VIII	12	30,0	38,15	....	1,11	3,90	24,00	0,67	24,67	25,68	÷ 3,93
VIII	13	35,0	38,1	....	0,56	5,31	34,02	0,34	34,36	34,96	÷ 1,72

Som det fremgaar af Tabel I, er det lykkedes at udstrække de kalorimetriske Forsøg og Stofskiftebestemmelserne for samme Æg over en sammenhængende Række af Dage. Herved har Ægget opholdt sig i Kalorimetret uafbrudt under hele Forsøgstiden.

Naar Hensyn tages til de ikke faa Vanskeligheder, som Bestemmelserne frembyder, og til den store Chance, der derfor er, for at der kan indtræffe Omstændigheder, der umuliggør den kontinuerlige Fortsættelse af Maalingerne, maa det regnes for et gunstigt Resultat, at det er lykkedes for det enkelte Æg i Reglen at faa samtlige Bestemmelser udførte i flere Dage, for Æg IV endog kontinuerlig i 12 Dage.

For øvrigt supplerer Forsøgene med de forskellige Æg hverandre, saaledes at der foreligger Bestemmelser for de enkelte Dage i hele Rugetiden; en Vanskelighed har det været, at Fostrenes Dødelighed ikke har været ringe, saaledes som Tilfældet ikke sjældent er med Vinteræg. Herved har en Del Forsøg maattet afbrydes; der er i saa Fald kun benyttet Bestemmelser, hvor det baade ved det respiratoriske Stofskifte og ved Udviklingsstadiet er godtgjort, at Fosteret mindst har levet en Dag længere.

Ved Æg V blev Forsøget afbrudt paa 10de Rugningsdag paa Grund af det Fald, der indtraadte i det respiratoriske Stofskifte. Det viste sig ved Aabningen af Ægget, at Fosteret var atrofisk og misdannet, idet h. Øje var rudimentært, h. Hjernehalvdel hypertroferet. Af dette Æg er derfor kun de to første Forsøgsdage, hvor Stofskiftet var af normal Størrelse, benyttede.

Det er allerede bemærket, at de kalorimetriske Bestemmelser hver Gang er udstrakte over saa lang Tid, at Fejl paa Grund af Æggets relativt langsomme Varmeudjævning er undgaaede (s. P. 330), og de enkelte Bestemmelser har derfor som Regel strakt sig over flere Timer og er hyppig kontrollede ved flere Iagttagelser paa samme Dag.

Det respiratoriske Stofskifte er bestemt samtidig med den kalorimetriske Iagttagelse; for den første Udviklingstid, hvor Stofskiftet kun er meget ringe, er Kulsyren bestemt kontinuert for hele Dagen.

Det vil af Tabel I ses, at Ægget som Regel har afgivet Vand, dog findes ikke faa Tilfælde, hvor tværtimod en Optagning af Vand har fundet Sted; dette afhænger naturligvis for en Del af Vanddampstensionen i den gennemledede Luft, altsaa af Temperaturen i Forvarmningsrummet; men dog viser en Sammenligning mellem Forvarmningstemperaturen og Vandoptagningen, at ogsaa andre Forhold herved spiller en Rolle. Da en saadan til Tider stedfindende Optagning af Vand saa vidt vides ikke hidtil er konstateret, maa det bemærkes, at Vandbestemmelsesforsøgene for de første Ruggedage for at undgaa Tilfældigheder er udstrakte over et længere Tidsrum, nemlig fra 11 til 19 Timer i Døgnet; da Forsøgsfejlene under saadanne Forhold kun er meget ringe, maa Bestemmelserne anses for fuldt paalidelige.

*Beregning af den ved Stofskiftet omsatte Energi.* De i Tabellen opførte kaloriske Værdier for Stofskiftet er beregnede af den fundne Kulsyreproduktion, idet denne er antaget at skrive sig fra en Forbrænding af Fedt.

Denne Antagelse er i en tidligere Afhandling fremsat af den ene af os<sup>1</sup>, idet den respiratoriske Kvotient  $\left(\frac{CO_2}{O_2}\right)$  for Fosterets Stofskifte fandtes varierende mellem 0,61 og 0,73 med Middeltal af 0,68; en saadan lav Kvotient maatte nødvendigvis lede til den Formodning, at det væsentlig var Fedt, som blev dekomponeret ved Stofskiftet — en Formodning, der støttedes af de foreliggende kemiske Undersøgelser af Æggets Sammensætning til forskellige Tider af Udviklingsperioden.

I de her foreliggende Forsøg findes nu den respiratoriske Kvotient svingende omtrent indenfor samme Grænser, som

<sup>1</sup> Hasselbalch: skand. Archiv für Physiol. X. 1900. P. 391.



fundet ved de just citerede Undersøgelser — saaledes findes i Forsøg II Kvotienten fra 0,68 til 0,71, i Forsøg V fra 0,66 til 0,70 og i Forsøg IV fra 0,65 til 0,75; men de her foreliggende Forsøg har paa et væsentligt Punkt et Fortrin for de tidligere anstillede; medens der ved disse sidste til Bestemmelser paa de enkelte Dage var anvendt forskellige Æg, findes der her for det samme Æg (Forsøg IV) en Række kontinuerlige daglige Bestemmelser af den respiratoriske Kvotient for et længere Tidsrum (9de—19de Dag). Beregnes Middeltallet for samtlige Kvotienter i hele denne Periode, findes det at være 0,71, altsaa *fuldstændig svarende til Kvotienten ved en Fedtforbrænding*. Men denne Forsøgsrække giver tillige den væsentlige Oplysning, at den fuldstændige Fedtdekomposition ikke føres til Ende i eet Tempo, men sker gennem successive Omdannelser; saaledes maa nemlig Kvotientsvingningerne tydes, der ved de her anvendte nøjagtige Metoder for Luftanalyse ikke kan tilskrives Forsøgsfejl. Der optages altsaa til Tider i Forhold til den udskilte Kulsyre mer eller mindre Ilt, og den fuldstændige Fedtdekomposition føres først til Ende i Løbet af en forholdsvis længere Tid. Dette er i god Overensstemmelse med Liebermanns<sup>1</sup> Iagttagelse af den stadige Afspaltning af Fedtsyre fra Neutralfedtet i Ægget, som rigtignok af ham kun er undersøgt for ubefrugtede Ægs Vedkommende, hvorved Dekompositionen efter al Rimelighed er fundet større end Tilfældet vilde være under den normale Udvikling, hvor Spaltningensprodukterne jo maa antages stadig delvis at forbrændes og derfor ikke kan ophobes i samme Grad som i det ubefrugtede Æg.

Middeltallet af samtlige Kvotienter i Forsøg IV stemmer som sagt nøje overens med Kvotienten for Fedtforbrænding; men ogsaa ved Sammenfatning af kortere Perioder af samme Forsøgsrække faas meget nærliggende Værdier; skal en saadan Gruppeinddeling foretages, maa Kvotientbestemmelserne selv-

<sup>1</sup> l. c. P. 86.

følgelig ingen Huller frembyde, og da i Forsøg IV 11te Dag mangler, kan kun Værdierne fra 12te til 19de Dag benyttes. Ved at inddele dette Tidsrum i 3 Perioder (12—14 Dag, 15—17 Dag, 18—19 Dag) faar man for Kvotienterne følgende Værdier: 0,701 — 0,708 — 0,706, medens Middeltallet for 12te—19de Dag er 0,705. Naturligvis maa man for at kunne foretage en saadan Gruppeinddeling have en kontinuerlig *længere* Række af Bestemmelser. Hvor der kun findes faa Bestemmelser, som Tilfældet er i Forsøg II og V, eller hvor Bestemmelserne som i de tidligere Forsøg er udførte med forskellige Æg, vil man kun kunne faa omtrentlige Værdier for Middeltallet af den respiratoriske Kvotient.

Den respiratoriske Kvotient ved Fosterets Stofskifte har altsaa Værdien 0,71, og denne nøjagtige Overensstemmelse med Kvotienten ved Fedtforbrænding tillader næppe nogen anden Opfattelse end, at Stofskiftet virkelig har bestaaet i en Fedtdekomposition; thi der kendes ingen andre Stoffer end Fedt, der er tilstede i tilstrækkelig Mængde i Ægget, og som alene eller sammen med andre kunde give en saadan Værdi for Kvotienten. Men endvidere støttes denne Anskuelse ogsaa meget væsentlig af andre Iagttagelser; saaledes finder Liebermann<sup>1</sup>, at Fedtmængden i Ægget under Udviklingen aftager med næsten Halvdelen. Nogen nøjagtig Bestemmelse af Fedtsvindets Størrelse kan selvfølgelig ikke ventes ved Liebermanns Forsøg, da det jo ligger i Sagens Natur, at der maa benyttes forskellige Æg til de kemiske Undersøgelser paa forskellige Tidspunkter af Udviklingsperioden, men en omtrentlig Bestemmelse af Svindet vil dog kunne vindes, og giver en Værdi, der falder mellem 2 og 3 Gram, og altsaa omtrentlig har samme Størrelse som den Mængde Fedt, der vilde svare til den under hele Rugningsperioden udskilte Kulsyremængde<sup>2</sup>.

Hertil kommer nu, som et meget vigtigt Moment, de Under-

<sup>1</sup> l. c. P. 109.

<sup>2</sup> Hasselbalch: l. c. P. 391.

søgelse som TANGl har anstillet over Æggets Forbrændingsvarme og dets Indhold af Tørstof til forskellige Tider af Udviklingen.

Ved at sammenholde disse Tal med de tilsvarende for *urugede* Æg faar man en omtrentlig Værdi for den kemiske Energi, der indeholdes i et Gram af det under Udviklingen brugte Tørstof<sup>1</sup>. Forbrændingsvarmen af 1 Gram af den forbrugte Tørsubstans viser sig nu i 8 saadanne Forsøg at variere mellem 8350 og 10910 Kal. og er i Middeltal 9926 Kal.

Sættes Fedtets Forbrændingsvarme til 9423 (Rubner), finder man altsaa, at det under Udviklingen forbrugte Tørstof efter Tangl's Bestemmelser gennemsnitlig har en Forbrændingsvarme, der kun differerer 4,5 pCt. fra denne Værdi, og derfor kan antages udelukkende at have bestaaet af Fedt, thi ved disse Forsøg, hvor det er nødvendigt at sammenligne forskellige Æg, vil der ikke kunne tillægges en Afvigelse som den nævnte Størrelse (4,5 pCt.) nogen Betydning.

Saaledes taler alt, saavel Størrelsen af den respiratoriske Kvotient som Liebermanns Fedtbestemmelse og Tangls Maalinger af det forbrugte Stofs specifikke Energiindhold med Bestemthed for, at *Stofskiftet under Hønsfosterets Udvikling saa overvejende bestaar i en Dekomposition af Fedt*, at vi ved Beregning af den kalorimetriske Værdi kan se bort fra andre muligvis i ringe Mængde stedfindende Energiomsætninger.

Der findes saavidt ses kun en enkelt Iagttagelse, der kunde tale for, at andre Stoffer end Fedtet i nævneværdig Grad blev omsat under Udviklingen. Liebermann mener nemlig ved Sammenligning af Æg fra forskellige Tider af Rugningsperioden at have paavist et ikke ringe Svind af Albuminstofferne; imidlertid er Liebermanns Undersøgelse ingenlunde overbevisende paa dette Punkt. Da Spørgsmaalet jo er af en ikke ringe Betydning, anføres i nedenstaaende Tabel Liebermanns<sup>2</sup> Bestem-

<sup>1</sup> Tangl: l. c. P. 365.

<sup>2</sup> l. c. P. 105.

melser af samlet kvælstofholdig Substans i det hele Æg til forskellige Tidspunkter af Udviklingsperioden:

	Embryos Vægt	Kvælstofholdig Substans
Uruget Ægindhold . . . . .		5,62
Embryo 12—13 Dage . . . . .	1,99	6,06
	3,32	6,26
	4,76	4,81
Embryo ca. 14 Dage . . . . .	5,02	5,29
	5,09	6,03
	5,84	4,91
Embryo 17—18 Dage . . . . .	5,99	5,20
	6,38	6,06
Kylling . . . . .	7,54	4,29

Af denne Tabel fremgaar det ikke, at der bruges kvælstofholdig Substans under største Delen af Udviklingstiden. Kun for Kyllingens Vedkommende synes der at være et betydeligere Tab, men dette skyldes maaske kun, at albuminholdige Substansdele (Æghinder) er efterladte i Ægget, hvorfra Kyllingen er kommet. (Det fortjener maaske her udtrykkeligt at bemærkes, at en saadan Efterladt af Rester i Ægget ikke vil faa nogen Indflydelse paa de ovenfor benyttede Fedtstofbestemmelser). Naar undtages Værdien for Kyllingens Vedkommende, viser de øvrige Tal i Tabellen kun en svingende Uregelmæssighed, nogen Aftagen af de kvælstofholdige Substanser kan ingenlunde udledes deraf.

Liebermann mener nu vel, at kun visse Æg, nemlig de, der er ens i Størrelse, bør sammenlignes, og danner derfor en tabellarisk Sammenstilling, hvor kun følgende 3 Bestemmelser optages<sup>1</sup>, og hvor Værdierne reduceres til at gælde et Æg paa 50 Gr.

	Aske	Kvælstofholdig Substans
Uruget Æg . . . . .	0,451	5,65
Embryo 14 Dage . . . . .	0,514	5,35
Kylling . . . . .	0,523	4,32

<sup>1</sup> l. c. P. 108.

Ogsaa her er det kun Kyllingen, der viser et betydeligere Kvælstoftab, idet Kvælstoftabet for Embryo paa 14 Dage kun er 0,3 Gram. En saadan Størrelse kan der ikke tillægges nogen reel Værdi, da der selv ved disse Æg, skønt de af Liebermann er udvalgte som særlig gode til Sammenligning, findes saa store Variationer i Askeindholdet. Det af Liebermann formentlig iagttagne betydelige Kvælstoftab skyldes derfor rimeligvis kun Tab i Æggehvite, naar Kyllingen forlader Ægget. Spørgsmaalet kunde forøvrigt paa dette Punkt vel fortjene en fornyet Undersøgelse; men at maalelige Mængder af Albuminstoffer ikke er omsatte ved det respiratoriske Stofskifte under Rugningsperioden, det viser utvivlsomt Værdien af den respiratoriske Kvant, og for en saadan Omsetning findes der heller ikke i Liebermanns Forsøg noget der taler.

For ved Hjælp af den producerede Kulsyre at bestemme den omsatte Mængde Fedt, er det naturligvis nødvendigt at kende Ægfedtets procentiske Kulstofholdighed; vi har derfor efter Kjeldahls Metode analyseret to Prøver af lecithinfrit udekomponeret Ægfedt og fundet henholdsvis 76,78 pCt. og 77,05 pCt. C. eller i Gennemsnit 76,91 pCt. Efter Liebermann<sup>1</sup> er Sættningen af Æggeoliens Fedtsyrer: 40 pCt. Oliesyre, 38 pCt. Palmitinsyre, 15,2 pCt. Stearinsyre; efter Krrr<sup>2</sup> derimod 81,8 pCt. Oliesyre, 9,6 pCt. Palmitinsyre, 0,6 pCt. Stearinsyre, 6,4 pCt. Oxyfedtsyre, alle som Triglycerider, samt 1,6 pCt. Cholestearin. I begge Tilfælde bliver det procentiske Kulstofindhold kun ubetydelig afvigende fra det af os fundne Tal, 76,9. Da der i det af os analyserede Ægfedt fandtes en ringe Mængde af det relativt kulstofrige Cholestearin, har vi i vore Beregninger benyttet Tallet 76,7, der er det omtrentlige Gennemsnitstal for det almindelige dyriske Fedts Kulstofprocent. Benyttelse af det direkte fundne Tal 76,9 vilde jo iøvrigt kun

<sup>1</sup> l. c. P. 91.

<sup>2</sup> Chem.-Zeit. 1897. P. 303.

forskyde Resultaterne med knapt 0,3 pCt. af Værdien. — Æg-fedtet synes altsaa i alle Henseender at være sammensat som almindeligt dyrisk Fedt. I Modsætning hertil angiver Liebermann<sup>1</sup> den overraskende lave Kulstofprocent 71,67. Om Aarsagen til denne Uoverensstemmelse kan vi ikke med Sikkerhed udtale os, men Sandsynligheden taler for, at Ætheren i L.'s Ægfedt ikke har været fuldstændig fjærnet, da Liebermann ikke har tørret i Vakuum. Efter vor Erfaring er det nødvendigt at tørre i Vakuum ved 50° i mindst 2 Døgn for at fjærne al Ætheren af Ekstraktet.

Foruden Kulstofholdigheden af Fedtet maa til Beregning af den omsatte Energi endvidere Fedtets Forbrændingsvarme benyttes. Da vi finder Æg-fedtet af samme Sammensætning som almindeligt dyrisk Fedt, har vi anvendt det af Rubner angivne Tal, nemlig 9,423 Kal. for 1 Gr. Fedt. Berettigelsen hertil er yderligere godtgjort ved TANGL'S Undersøgelser, hvorefter 1 Gr. Ægfedt giver den nærliggende Værdi 9,476 Kal.<sup>2</sup>

De i Tabellen opførte Værdier for den ved Stofskiftet omsatte Energi er altsaa beregnede af den producerede Kulsyremængde under Forudsætning af, at denne skriver sig fra Fedt med 76,7 pCt. C. og en Forbrændingsvarme af 9,423 Kal.

For Oversigtens Skyld er de iagttagne og beregnede Kalorimængder sammenstillede i nedenstaaende Tabel II. For Æg V med det misdannede Foster er af de tidligere nævnte Grunde her kun de to første Forsøgsdage medtagne, ellers er samtlige Bestemmelser anførte; i en særlig Kolonne gives tillige Middeltallet af de for hver enkelt Rugningsdag udførte Forsøg.

Det vil være indlysende, at de fyldigste Oplysninger om Forholdet mellem iagttagne og beregnede Kalorier bedst vindes, hvor Bestemmelserne er udførte kontinuerligt fra Dag til Dag paa *samme Æg i et længere Tidsrum*. Det vil allerede

<sup>1</sup> l. c. P. 87.

<sup>2</sup> Tangl: l. c. P. 366.

Tabel II.

Dag	Æg Nr. I		Æg Nr. II		Æg Nr. IV		Æg Nr. V		Æg Nr. VI		Æg Nr. VII		Æg Nr. VIII		Gennemsnit	
	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.	lagtl.	Beregn.
2	÷ 1,18	...	...	...	...	...	...	...	÷ 1,12	...	...	...	...	...	÷ 1,15	...
3	÷ 0,86	...	...	...	...	...	...	...	÷ 2,34	...	...	...	...	...	÷ 1,47	...
4	2,44	2,52	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
5	3,40	2,84	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
6	...	...	...	...	...	...	2,63	3,75	...	...	...	...	...	...	3,40	2,84
7	...	...	...	...	...	...	4,17	5,98	...	...	...	...	...	...	2,63	3,75
8	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	5,11	5,86
9	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	5,21	8,10
10	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	6,90	9,32
11	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	11,12	12,95
12	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	17,28	17,78
13	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	22,64	24,86
14	...	...	...	...	...	...	39,20	34,21	...	...	...	...	...	...	35,38	32,76
15	...	...	...	...	...	...	43,97	44,39	...	...	...	...	...	...	41,63	42,97
16	...	...	...	...	...	...	52,51	49,60	...	...	...	...	...	...	51,64	53,25
17	...	...	...	...	...	...	57,51	56,87	...	...	...	...	...	...	60,15	59,48
18	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	86,02	73,18
19	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	87,06	81,45
	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	90,07	89,75

være fremgaaet af de ovenfor (S. 337) anførte Betragtninger over Svingningerne i Respirationskvotienten.

Vi vil derfor først betragte Forsøgsresultatet for Æg IV, hvor Respirationskvotienten i Gennemsnit for hele Perioden (fra 8de til 19de Dag inklusive) var 0,71. Ved at addere dels de iagttagne, dels de beregnede Kalorier for samtlige Forsøgsdøgn finder vi her:

$$\begin{array}{r} \text{Summen af iagttagne Gr. Kal. pr. h.} = 506,80, \\ \text{— - beregnede - - - -} = 504,72. \end{array}$$

Ved Multiplikation af disse 2 Tal med 24 faas Summen af omsatte Kalorier i hele den undersøgte Periode:

$$\begin{array}{r} \text{Iagtt.: } 12,16 \text{ Ko. Kal.,} \\ \text{Beregn.: } 12,11 \text{ - -} \end{array}$$

Der findes altsaa en *saa godt som fuldstændig Overensstemmelse mellem den direkte iagttagne og den af Stofskiftet beregnede Energiomsætning for den hele Periode*, idet Afvigelsen kun er 0,4 pCt. af Værdien. Hvad angaar Forholdet for hver enkelt Forsøgsdags Vedkommende, vil disse lettest overses ved en grafisk Fremstilling, saaledes som nedenstaaende Fig. 4 viser.

I Fig. betegner Ordinaterne Gr. Kal. pr. h., Abscisserne de enkelte Forsøgsdage.

Den fuldt optrukne Linie svarer til de iagttagne, den punkterede Linie til de beregnede Kalorier.

Som det vil ses, foregaar der en stadig Krydsning af de to Kurver, saaledes at de to Slags Værdier, hvis Sum viser en saa fuldstændig Overensstemmelse, gennemgaaende differerer noget fra hinanden paa de enkelte Dage. Dette var, hvad der nødvendigvis maatte ventes efter Resultatet af Respirationsforsøgene. Disse viste, som ovenfor anført, at den stedfindende Fedtdekomposition skete suksessivt, idet Respirationskvotienten vel stemmede overens med Fedtets Forbrændingskvotient, naar



flere Dage summeredes sammen; men ikke altid paa de enkelte Dage. Selvfølgelig maa da Forholdet være det samme for den af Stofskiftet paa den angivne Maade beregnede Energiomsætning.

Med de i denne Forsøgsrække (Æg IV) vundne Resultater staar nu alle de øvrige Bestemmelser i den bedste Overens-

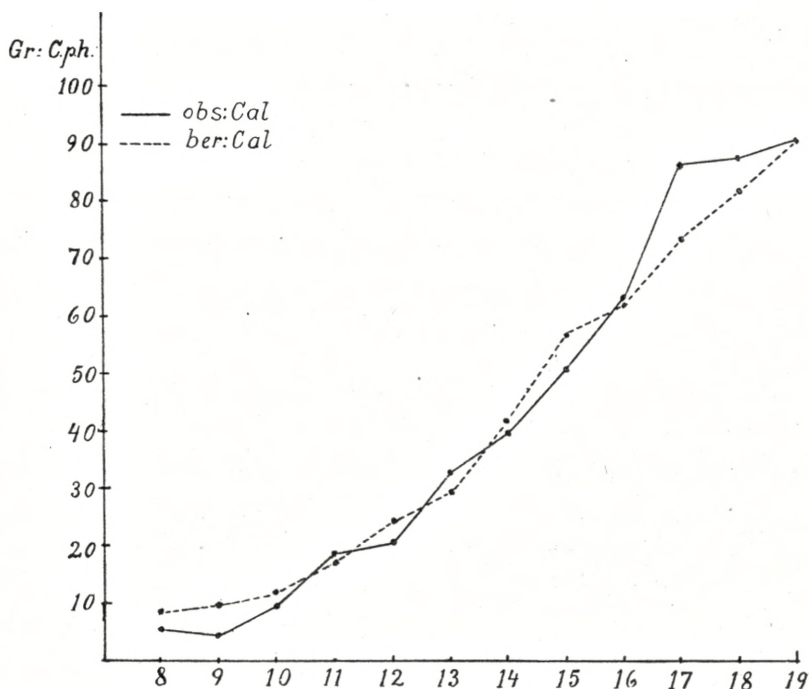


Fig. 4.

stemmelse. Ser vi saaledes paa de med Æg II anstillede Forsøg, der kun omfatter 13de til 16de Dag, findes her ligeledes Variationer i Forholdet mellem den iagttagne og beregnede Varmemængde paa de enkelte Dage, saaledes at den sidstnævnte Værdi snart ligger over snart under den iagttagne, og det samme er Tilfældet for Æg VIII's Vedkommende, hvor Undersøgelsen omfatter 6te til 12te Dag. Ser man imidlertid paa den hele Forsøgsperiode under et, nærmer de iagttagne

og beregnede Værdier sig til hinanden og det, som det var at vente efter Forsøg IV, desto bedre jo flere Dage Forsøget omfatter; saaledes findes for Æg II (4 Dage) Summen af de iagttagne Kal. pr. h. lig 193,2, af de beregnede lig 185,1. For Æg VIII (6 Dage) er Summen af de iagttagne Kal. 103,3, af de beregnede 105,1.

Forholdet mellem de to oftere nævnte Værdier for *samme Rugningsdag hos forskellige Æg* findes varierende, men hele Udviklingsprocessen forløber jo som bekendt ogsaa med ikke saa ringe individuel Variation for forskellige Fostre.

Betragter vi *Gennemsnitsværdierne for samtlige Forsøg* findes ogsaa her en saa godt som *fuldstændig Overensstemmelse* mellem Summen af de beregnede og iagttagne Værdier, og Overensstemmelsen vilde endnu forbedres lidt, saafremt man medtog de beregnede Værdier for 2den og 3die Dag, der paa Grund af deres ringe Størrelse og dermed følgende Usikkerhed er udeladte. Man finder nemlig for Gennemsnittet af samtlige Forsøg:

$$\begin{array}{r} \text{Summen af iagttagne Kal. pr. h.} = 524,01, \\ \text{— — beregnede — — —} = 520,82. \end{array}$$

Mellem disse Tal er Afgangen kun 0,6 pCt. af Værdien. Der findes altsaa saavel i det enkelte Forsøg, naar det strækker sig over en længere Række af Dage som i Gennemsnitsbestemmelsen paa samtlige Rugedage, *den nøjeste Overensstemmelse mellem den Varmemængde, der i det hele har forladt Ægget, og den Energiomsætning, der under de givne Forudsætninger beregnes af Stofskiftet.*

En særlig Omtale fortjener Resultaterne fra de *første Rugningsdage*. Her finder nemlig konstant en *Absorption af Varme* Sted.

Da Forsøgene først er anstillede, efter at Ægget har opholdt sig ca. 40 Timer i Kalorimetret, -- hvorfor Bestemmelserne for første Rugningsdag mangler — kan den fundne Varme-

absorption ikke forklares ved en mangelfuld Udjævning mellem Ægget og Kalorimetret; og fuldstændig umulig bliver en saadan Antagelse derved, at der paa 3die Rugningsdag gennemgaaende findes en betydelig større Varmeabsorption end paa 2den, trods det at Ægget ved alle Bestemmelserne befinder sig i Kalorimetret under hele Forsøgsperioden.

Der maa da antages paa dette Tidspunkt overvejende at foregaa saadanne kemiske Processer, der er forbundet med Varmebinding, en Antagelse, der yderligere belyses og støttes ved de Forsøg<sup>1</sup>, som den ene af os har anstillet, og hvorved det paavises, at der konstant foregaaer en Produktion af Ilt i den allerførste Periode af Rugningen. Det ligger vel nærmest at tyde begge disse Iagttagelser — Varmeabsorption og Iltproduktion, — som Resultat af syntetiske kemiske Processer; hvorvidt disse kun foregaaer i den første Tid eller stadig fortsættes, dækkede af den stærkere og stærkere Fedtforbrænding, maa staa hen.

I sidste Tilfælde kunde maaske Svingningerne i Respirationskvotient og Varmeproduktion delvis forklares herved, i saa Fald maatte imidlertid de til en Tid foregaaende syntetiske Processer kompenseres af de til andre Tider foregaaende Dekompositioner, da der for den hele Udviklingsperiode er Overensstemmelse mellem de beregnede og de iagttagne Varmemængder.

Der kunde i Forsøgene vel være Antydninger til et saadant Forhold, idet de iagttagne producerede Varmemængder i den første Halvdel af Udviklingsperioden gennemgaaende synes at være lavere end de beregnede, et Deficit, der kompenseres senere hen i Udviklingen.

Dette ses i Fig. 4, og betragtes Middeltallet af samtlige Bestemmelser, findes, at for 5te til 12te Dag 13,1 pCt. af den beregnede Varmeproduktion ikke genfindes i den iagttagne, hvorimod omvendt fra 13de til 19de Dag den iagttagne Varme-

<sup>1</sup> Hasselbalch: Skandin. Arch. f. Physiologie. XIII. 1902. p. 170.

produktion overskrider den beregnede med 4,4 pCt. af Værdien, hvorved Deficitet fra den første Ragningsperiode udlignes.

### Résumé.

Saa vel Værdien af den respiratoriske Kvotient som de foreliggende Undersøgelser af Æggets kemiske Bestanddele (Liebermann) og af Æggets Forbrændingsvarme (Tangl), fører til den Antagelse, at *det respiratoriske Stofskifte under Høsefostrets Udvikling, i hvert Fald saa godt som udelukkende, er Resultatet af en Fedtforbrænding.*

*Den under denne Forudsætning beregnede Energiomsætning svarer for den hele Fosterperiodes Vedkommende nøje til den samtidig direkte iagttagne Varmeproduktion.*

Da der ikke foreligger nogen Grund til at antage andre Energikilder under Høsefostrets Udvikling end Fedtforbrændingen, maa det anses for sikkert, at Intet af den under Fosterudviklingen i betydelige Mængder omsatte kemiske Energi overføres paa nydannede Væv, men at *den i sin Helhed forlader Ægget som Varme.*