

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **I**, 6.

---

VÆVENES FORSYNING MED ILT  
OG KAPILLÆRKREDSLØBETS  
REGULERING

AF

AUGUST KROGH.

MED 1 TAVLE OG 6 FIGURER I TEKSTEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1918

Pris: Kr. 1,00



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende 4 Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser.

Prisen for de enkelte Hefter er 35 Øre pr. Ark med et Tillæg af 35 Øre for hver Tavle eller 50 Øre for hver Dobbelttavle. Hele Bind sælges dog til en billigere Pris (ca. 25 Øre pr. Ark med Tillæg af Prisen for Tavlerne).

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel, København.

---



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **I**, 6.

---

VÆVENES FORSYNING MED ILT  
OG KAPILLÆRKREDSLØBETS  
REGULERING

AF

AUGUST KROGH

MED 1 TAVLE OG 6 FIGURER I TEKSTEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL.

BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1918





**D**et Problem, der ligger til Grund for de i det følgende gengivne Undersøgelser, er at udfinde Sammenhængen mellem Iltkoncentrationen og Iltforbruget i Organismens Væv, og Undersøgelsesernes nærmeste Maal har været at finde Midler til at løse den ene Del af Problemet: at bestemme Iltkoncentrationen i selve Vævene. Denne Opgave har tidligere været søgt løst ad forskellige Veje, men medens der for nogle hvirvelløse Dyr's Vedkommende i de sidste Aar er tilvejebragt paalidelige direkte Bestemmelser ved Undersøgelser, udgaaede her fra Laboratoriet<sup>1</sup>, er Forholdene for Hvirveldyrenes og særlig for de varmblodede, ganske usikre, idet de faa foreliggende Bestemmelser<sup>2</sup> dels er indbyrdes modsigende, dels gaar ud fra højst usikre Forudsætninger. I Almindelighed antager man, at Iltkoncentrationen i næsten alle Væv er 0 eller dog yderst lav, men de Bestemmelser, hvorpaa dette støttes, er, som jeg tidligere har paapeget<sup>3</sup>, uden Beviskraft.

<sup>1</sup> GUSTAWA ADLER: De la tension de l'oxygène dans les tissus de quelques Invertébrés. Skand. Arch. Physiol. **35**. 1917.

TORBJØRN GAARDER: Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf den Stoffwechsel. I. Nach Versuchen an Mehlwurmpuppen. Bioch. Zeitschr. **89**, 1918.

Ved Frk. ADLERS Undersøgelser blev det paavist, at der i Vævene hos et Antal Insektlarver og Pupper findes et højt Ilttryk (over 12 pCt.), medens Dr. GAARDER fandt, at Iltforbruget hos Tenebriopupper var fuldkommen uafhængigt af Ilttrykket i den omgivende Luft, indtil dette var bragt ned til en saadan Værdi, at Ilttrykket ihvertfald nogle Steder i Vævene maatte blive Nul.

<sup>2</sup> P. EHRLICH: Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus. Berlin 1885. L. FFEDERICQ: La theorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration. Arch. internat. de physiol. **10**, 1911. F. VERZAR: The influence of lack of oxygen on tissue respiration. Journ. of Physiol. **45**, 1912.

<sup>3</sup> KROGH: The Respiratory Exchange of Animals and Man. London 1915. p. 77-78.

Det Bidrag, der gives i det følgende, har for en Række Vævs Vedkommende ført til en Paavisning af, at Iltrykket i dem ikke kan være kendeligt lavere end i det Blod, der forlader dem, men for andre og særlig for Musklernes Vedkommende er en afgørende Løsning endnu ikke naaet, selv om det er paavist, at der ogsaa i dem ofte findes et forholdsvis højt Iltryk.

Da en direkte Maaling af Iltens Tryk eller Koncentration i de mikroskopiske Vævselementer ikke er gennemførlig, har jeg forsøgt, hvor langt det var muligt at naa ad Beregningsvej.



Fig. 1.

Idet jeg tænker mig et Vævselement ( $a$  Fig. 1) med et Iltforbrug af kendt Størrelse beliggende i en vis Afstand fra et Blodkar  $B$ , hvori Ilt kan antages at være tilstede under kendt konstant Tryk, vil en Beregning af Iltforsyningen kunne foretages under visse Forudsætninger, af hvilke den vigtigste er, at Iltens Diffusionshastighed i det paagældende Væv maa være bekendt. Det første Led af Opgaven bestod derfor i at maale Diffusionshastigheden for Ilt i de Væv, som det drejede sig om.

Der foreligger en enkelt Maaling af Iltens Diffusionshastighed i Vand (HÜFNER)<sup>1</sup> og en anden af Hastigheden i 20 pCt. Gelatine (HAGENBACH)<sup>2</sup>, men disse to Maalinger staar i den skarpeste Modstrid med hinanden. Som Iltens Diffusionskonstant betegner jeg i det følgende den Mængde, der ved 1 Atmosfæres Trykdifferens passerer igennem en Flade paa 1 cm<sup>2</sup> og en Tykkelse af 0.001 mm (1  $\mu$ ) i 1 Minut. Udtrykt i denne Enhed er Hüfners Værdi for Vand 0.34, Hagenbachs for Gelatine derimod 1.6, medens Hagenbach iøvrigt finder, at andre Luftarter diffunderer langsommere gennem Gelatine end gennem Vand.

<sup>1</sup> WIEDEMANN'S Annalen. N. F. 60, 1897.

<sup>2</sup> Ibid. 65, 1898.



Til mine Bestemmelser af Iltens Diffusionshastighed i dyriske Væv har jeg anvendt to forskellige Metoder. Ved den første, der anskueliggøres ved Fig. 2<sup>1</sup>, foregaar Diffusionen fra Væske til Væske, i Reglen fra Blod til Blod, og denne Metode har den Fordel, at den vil være anvendelig til alle Slags opløste Stoffer, hvis Koncentrationen kan bestemmes ved Analyse af ganske smaa Væskemængder. Diffusionen foregaar gennem en Vævsmembran (en Bindevævshinde eller

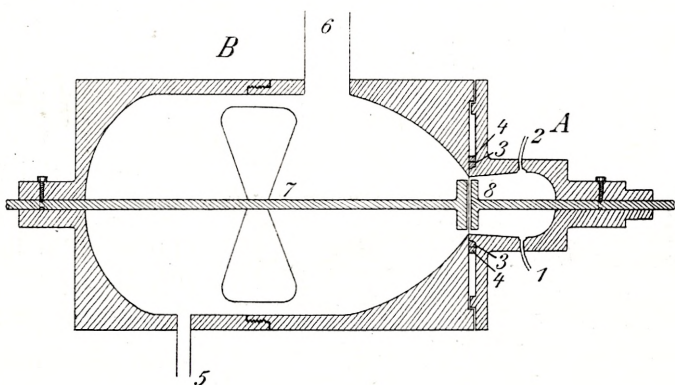


Fig. 2.

en ganske tynd Muskel), der fastspændes ved Hjælp af to Messingringe (3 og 4) som Skillevæg mellem Beholderne A og B. I Beholderen B, der er af forsølvet Messing og rummer ca. 50 cm<sup>3</sup>, bringes ca. 40 cm<sup>3</sup> Blod, der mættes fuldstændigt med ren Ilt eller eventuelt, hvis man ønsker at Diffusionsforsøget skal vare længere, med atmosfærisk Luft. Kamret A, der er forgyldt indvendig og kun rummer 1,5 cm<sup>3</sup>, fyldes, umiddelbart før Forsøget skal begynde, med Blod, der ved Gennembobling med rent Kvælstof i højt Vakuum er gjort fuldstændig iltfrit. Under Forsøget roterer de to Blandere 7 og 8 med stor Hastighed, saa at der ikke bliver noget hvilende Væskelag af kendelig Tykkelse, og Diffusionen kun

<sup>1</sup> Flere vigtige Detailler i dette Apparat skyldes Laboratoriets Mekaniker Hr. H. PEDERSEN.

kommer til at foregaa gennem selve Membranen. Den Ilt, der i Løbet af Forsøget diffunderer ind i *A*, bindes til Blodets Hæmoglobin, og hvis man sørger for, at dette ikke bliver mere end ca. halvmættet med Ilt, vil Iltens Tryk ved almindelig Temperatur ikke naa nogen maalelig Størrelse. Saavel ved Forsøgets Begyndelse som ved dets Slutning tages Prøver af Blodet i *A*, og det bestemmes ved Hjælp af BARCROFTS Differentialmetode<sup>1</sup> hvor meget Ilt, Prøverne maa optage for at

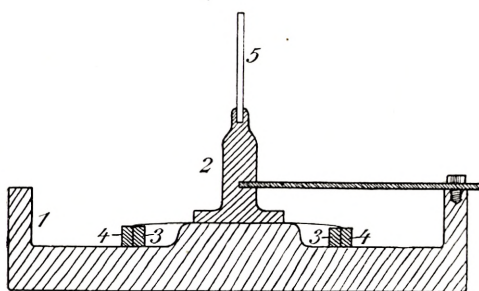


Fig. 3.

blive mættede. Differensen mellem disse Tal (multipliseret med *A*'s Volum) angiver den i Forsøget gennem Membranen diffunderede Iltmængde.

Til af Forsøgsresultaterne at beregne

Diffusionskonstanten kræves endnu en Maaling af Membranens Tykkelse. Denne Maaling har jeg i de fleste Tilfælde foretaget ved Hjælp af det lille Apparat Fig. 3 og et vandret Mikroskop med Okularskruemikrometer. Membranen anbringes i fysiologisk Saltopløsning i Skaalen (*I*), og den lille Klods (*2*) sættes paa den. Klodsen bærer Glaspladen (*5*), paa hvilken der er indridset et retvinklet Kors, der betragtes gennem Mikroskopet, og ved Hjælp af Mikrometret bestemmes Højden af den vandrette Streg i Korset, saavel naar Klodsen staar direkte paa Fodstykket, som naar Membranen er imellem. Ved en Række Indstillinger, foretagne skiftevis med og uden Membranen, kan dennes Tykkelse bestemmes med fuldt tilstrækkelig Nøjagtighed. I enkelte Tilfælde har

<sup>1</sup> Metoden er i den let modificerede Form, hvori den anvendes her paa Laboratoriet, beskrevet af GAD-ANDRESEN i Bioch. Zeitsch. 74, 1916.



jeg bestemt Membranens Tykkelse ved Vejning eller ved Hjælp af en Mikrometerskrue paa samme Maade, som man bestemmer et Dækglass' Tykkelse.

Følgende Eksempel viser Gangen i en Diffusionsmaaling:

April 23. Bar. 762.5 mm. Diffusionsapparatets Temperatur 16.0°.

Membran: Bugvæg af Frø (Muskellag + Bindevæv). Tykkelse 221  $\mu$ .

Væske: Okseblodlegemer, vaskede med NaF, opløst i Vand, tilsat 0.9 % NaCl.

I *B* behandles Blodopløsningen med en Strøm af 98.0 % Ilt. Opløsningen til *A* reduceres. Den reducerede Opløsning indføres i *A* gennem 1 Kl. 11<sup>17</sup>. To 0.5 cm<sup>3</sup>-Prøver af Opløsningen, der passerer ud gennem 2, bringes i Barcroft Flasker (a og b).

Blandere sættes igang, Diffusionsforsøget begynder 11<sup>18</sup>. Standses 3<sup>40</sup> (Forsøgets Varighed 262 m.). To Prøver fra *A* tages gennem 1 i Barcroft Flasker (a<sup>1</sup> og b<sup>1</sup>).

Bestemmelsen af Prøvernes Iltoptagelse gav i mm<sup>3</sup>

$$\begin{array}{ll} a & 62.9 & b & 60.0 \\ a^1 & 28.8 & b^1 & 27.5 \end{array}$$

Forskel . . 34.1      32.5 eller i 1 cm<sup>3</sup> 66.6, hvortil svarer at 0.104 cm<sup>3</sup> Ilt er diffunderet ind i *A* under Forsøget.

Ilttrykket i *B* under Forsøget var  $\frac{98}{100} (762.5 - 13) = 734$  mm.

Idet Membranens Areal er 0.794 cm<sup>2</sup> faar man den Iltmængde, der i 1 Minut diffunderer gennem 1 cm<sup>2</sup> og Tykkelsen 1  $\mu$  ved en Trykforskel af 760 mm: Membranens Diffusionskonstant:

$$\frac{0.104}{262} \cdot \frac{221}{0.794} \cdot \frac{760}{734} = 0.114.$$

I dette Forsøg og i nogle faa andre med tykke Muskelmembraner maa der indføres en lille Korrektion, fordi Membranen har brugt Ilt under Forsøget. Saadanne Membraners Iltforbrug er blevet bestemt i særlige Forsøg med mit Mikrorespirometer<sup>1</sup>, og idet det antages, at den forbrugte Mængde

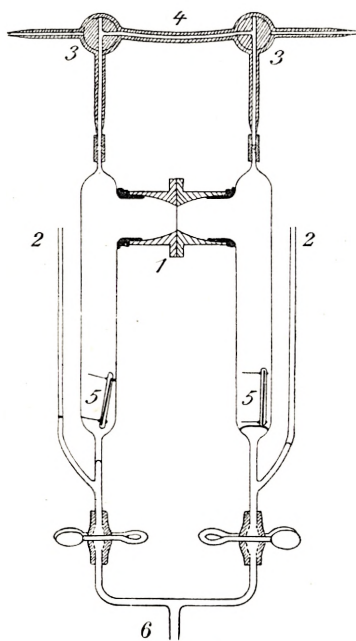


Fig. 4.

gennemsnitlig har diffunderet gennem Membranens halve Tykkelse, bringes Diffusionskonstanten ved Korrektionen op til 0.117.

Ved Diffusionsmaaling efter den anden Metode anvendes Apparatet Fig. 4, der bestaar af 2 Glasbeholdere mellem hvilke en Membran kan fastspændes ved (1). Apparatet er anbragt i et Vandbad ved konstant Temperatur, men Diffusionen foregaar fra Luft til Luft. Den ene Beholder fyldes ved Forsøgets Begyndelse med Kvælstof, der ledes ind gennem (2) og ud gennem Tregangshanen og Røret (3). Paa tilsvarende Maade

fyldes den anden Beholder med Ilt. Naar Forsøget skal begynde, tages samtidig Prøver af Luftstrømmene gennem de to Beholdere, hvorefter de lukkes, idet en Kviksølvbeholder, der staar i Forbindelse med Røret (6), løftes til en passende Højde, medens Hanerne (3) og de forneden anbragte Klemhaner lukkes. Medens Diffusionsforsøget foregaar, stiger Trykket i Kvælstofbeholderen, medens det falder i Iltbeholderen, fordi Ilt diffunderer hurtigere end Kvæl-

<sup>1</sup> A. KROGH: Ein Mikrorespirationsapparat. *Bioch. Zeitsch.* **62**, 1914. Berichtigung. *Ibid.* **66**, 1914.



stof. Trykforandringen iagttages paa Olie-*draabemanometret* (4) og kompenseres fra Tid til anden ved at hæve Kviksølv<sup>et</sup> i den ene Beholder og sænke det tilsvarende i den anden. Af Trykforandringen kan man daane sig et Skøn over Diffusionens Fremadskriden og derefter vælge et passende Tidspunkt til at afslutte Forsøget. Før Forsøgets Afslutning (og i Reglen flere Gange under Forsøget) blandes Luften i de to Beholdere ved Hjælp af Blanderne (5). Disse er forsynede med Plader af Glimmer og indeholder indesluttet i et Glasrør en lille Magnet, saa at de kan trækkes op og ned i Beholderen ved Hjælp af en tilstrækkelig kraftig Magnet, der bevæges udenfor.

Ved Forsøgets Afslutning tages der Prøver af Luften i de to Beholdere til Analyse. Af Beholdernes Volumina, Luftens Sammensætning ved Begyndelsen og Slutningen, Forsøgets Varighed og Membranens Areal og Tykkelse kan da Diffusionskonstanten beregnes, som følgende Eksempel viser:

Februar 19. Diffusionsapparatets Temperatur 20.0°.

Membran: Chitin fra sidste Rygsegment af en *Oryctes* Larve. Tykkelsen maalt med Skruemikrometer delt i 0.01 mm. Maalinger: 5.5, 6.0, 5.2, 5.1, 5.7, 6.0. Gennemsnit 5.6. Indeks-korrektion 0.2. Membranens Tykkelse altsaa 54  $\mu$ .

	O <sub>2</sub> i Kvælstof	N <sub>2</sub> i Ilt
	%	%
Forsøg begyndt 19. .... 4 <sup>47</sup> p. m.	0.01	1.62
sluttet 20. .... 10 <sup>52</sup> a. m.	0.59	1.99
Differens .....	0.58	0.37

Beholdernes Volumina er henholdsvis 37.7 og 35.5 cm<sup>3</sup>.

Det Rumfang Ilt, som er diffunderet ind i Kvælstoffet, er derfor  $\frac{0.58}{100}$  37.7 cm<sup>3</sup>, der reduceres til 0°. Ilttryksdifferensen mellem de to Beholdere var ved Forsøgets Begyndelse  $\frac{100 - (0.01 + 1.62)}{100}$  Atm. og ved Slutningen  $\frac{100 - (0.59 + 1.99)}{100}$  Atm. gennemsnitlig altsaa 97.9 %. Vi finder Diffusionskonstanten ved at multiplicere den diffunderede Mængde Ilt med  $\frac{100}{97.9}$ , divi-

dere med Tiden (1085 m.) multiplicere med Membranens Tykkelse ( $54\mu$ ) og dividere med dens Areal ( $0,794\text{ m}^2$ ).

$$\frac{0.58}{100} \cdot \frac{273}{293} \cdot \frac{100}{97.9} \cdot \frac{1}{1085} \cdot \frac{54}{0.794} = 0.013.$$

Ved Hjælp af de to beskrevne Metoder er der foretaget følgende Diffusionsundersøgelser med Ilt<sup>1</sup>:

1. Maalinger af Diffusionskonstanten for Kautsjuk paa en Membran af  $37\mu$  Tykkelse til Sammenligning med Værdier beregnede af GRAHAMS Forsøg<sup>2</sup>, der svinger mellem 0.05 og 0.09 ved ca.  $20^\circ$ . Jeg har i Middeltal af flere godt stemmende Forsøg fundet 0.064 i Forsøg efter Metode 1 ved  $16^\circ$  og 0.077 efter Metode 2 ved  $20^\circ$ . Overensstemmelsen er saaledes tilfredsstillende. Graham har fundet at Diffusionshastigheden vokser stærkt med Temperaturen.

2. Maalinger efter Metode 2 paa Gelatine til Sammenligning med HÜFNERS og HAGENBACHS Resultater. Af Gelatine, kunde der ikke fremstilles nogen Membran, men Forsøgene foretoges med tynde Metalplader, hvori der var boret et stort Antal fine Huller, der kunde fyldes med Gelatine og blive tilstrækkelig modstandsdygtige. To forskellige Plader anvendtes og gav samme Resultat 0.28, der er 18 % lavere end HÜFNERS for Vand. Dette stemmer med, at man efter HAGENBACHS almindelige Resultater med andre Luftarter maa vente, at Diffusionen er lidt langsommere gennem Gelatine end gennem Vand. HAGENBACHS specielle Resultat for Ilt kan derimod ikke være rigtigt.

3. Ilt diffusionen gennem dyriske Membraner er i Sammenligning med Diffusionen gennem Vand og Gelatine paafaldende langsom, men da alle mine Forsøg efter begge Metoder stemmer med hinanden i denne Henseende, kan der ikke være Tvivl om, at det er rigtigt.

<sup>1</sup> Nogle Maalinger er ogsaa udført med andre Luftarter, men disse kræver ikke Omtale i denne Forbindelse.

<sup>2</sup> POGGENDORFFS Annalen. **129**, 1866.



Af nedenstaaende Sammenligning mellem Resultaterne for Bindevævsmembraner af forskellig Tykkelse efter de to Metoder (alle omregnede til 20°) fremgaar, at Diffusionen finder Sted med samme Hastighed hvadenten den foregaar fra Væske til Væske eller fra Luft til Luft, og at Diffusionskonstanten i begge Tilfælde er uafhængig af Membranens Tykkelse.

	Bindevæv fra Bugvæggen af Frø			Peritonæum af Hund	
Tykkelse . . .	63 $\mu$	35 $\mu$	17.5 $\mu$	11.5 $\mu$	7.65 $\mu$
Metode . . . .	1	2	1	2	2
Diffusions- konstant maalt	0.106 0.118	0.101	0.099	0.120	0.123
		0.120	0.091	0.117	0.121
		0.137		0.102	0.122
				0.112	0.107
		0.115			
Gennemsnit	0.112	0.119	0.095	0.113	0.118

Den Tid, der medgaar for luftformige Iltmolekyler til at trænge ind i en Membrans Overflade og gaa over i Væskeform, er følgende, sammenlignet med den Tid, der medgaar til Diffusion gennem nogle faa  $\mu$ , forsvindende kort. De tidligere Bestemmelser af denne saakaldte »Invasionskoefficients« Størrelse (BOHR<sup>1</sup>, KROGH<sup>2</sup>) er følgende, som jeg allerede tidligere har fremhævet Muligheden af<sup>2</sup>, alt for lave, og det er sandsynligt, at Invasionskoefficienten er af en Størrelsesorden, der svarer til Væskers absolute Fordampningshastighed (M. KNUDSEN<sup>3</sup>).

Iltdiffusionskonstanten for Bindevæv kan som Gennemsnit af ovenstaaende Bestemmelser ansættes til  $0.113 \pm 0.007$  ved 20°.

I Muskelvæv er Diffusionshastigheden noget større, og

<sup>1</sup> NAGELS Handb. der Physiologie I pp. 146, 162, 170 ff.

<sup>2</sup> Some Experiments on the Invasion of Oxygen and Carbonic Oxide into Water. Skand. Arch. Physiol. **23**, 1910.

<sup>3</sup> Kvægsølvets maksimale Fordampningshastighed. V. S. Oversigt 1915.

Konstanten kan som Gennemsnit af mine Forsøg, der omfatter 7 Bestemmelser paa 5 Membraner, varierende i Tykkelse fra 140 til 290  $\mu$ , sættes til 0.14 ved 20°.

4. Temperaturen's Indflydelse er studeret i kortvarige Forsøg paa meget tynde Bindevævsmembraner. Diffusionshastigheden findes stigende med stigende Temperatur, og gaaes der ud fra Værdierne ved 20° kan Forandringen ansættes til ca. 1 pCt. pr. Grad mellem 0° og 37°. Dette er i Strid med HÜFNERS teoretiske Beregninger, der gaar ud fra, at Diffusionshastigheden ved stigende Temp. vel vil vokse proportionalt med Kvadratroden af den absolute Temperatur, men samtidig vil variere proportionalt med Absorptionskoefficienten, der falder stærkt med stigende Temperatur. Da begge disse Forudsætninger utvivlsomt er rigtige, maa der være endnu en Faktor, hvoraf Diffusionshastigheden afhænger. Jeg formoder, at denne Faktor er Vandets indre Gnidning, og finder god Overensstemmelse mellem beregnede og observerede Værdier for Bindevævsmembraner, naar jeg antager, at Diffusionskonstanten er omvendt proportional med den indre Gnidning i Vand.

#### **Diffusionsbestemmelsernes Anvendelse til Beregning af Vævenes Iltforsyning.**

For at en Beregning, som den i Indledningen antydede skal kunne finde Sted, er det en Betingelse, at det Net af Blodkar, hvorfra Ilten diffunderer, skal have en regelmæssig og simpel Form. Denne Betingelse er i de fleste Væv ikke opfyldt, og kun i Musklerne er Kapillærsystemet saaledes anordnet og saa regelmæssigt, at Diffusionen direkte kan gøres til Genstand for Beregning. I Musklerne forløber Kapillærerne ganske overvejende retlinet paa langs ad Muskeltraadene. (Se Tavlen Fig. 1—4). De forsynes fra smaa Arterier, der fra større, i Reglen længdeløbende Kar med ret regel-



mæssige Mellemrum skyder sig ind paa tværs af Muskeltraadene og grener sig stærkt til begge Sider, saa at hver lille Arterie forsyner to Bundter af Kapillærer, der ligger i hinandens Forlængelse. Omtrent midt i Mellemrummet mellem to smaa Arterier løber Kapillærer fra begge Sider sammen til smaa Vener, der ligeledes i Retninger tværs paa Muskeltraadene løber ud til større længdeløbende Venestammer. Et Tværsnit af en Muskel viser et Billede som Tavlens Fig. 4., hvor det ses, at Kapillærerne er ordnede med temmelig regelmæssige Mellemrum. Man kan her uden at begaa nogen væsentlig Fejl gaa ud fra, at hvert Kapillær alene besørger Iltforsyningen i en Vævscyliner, der omgiver det, med en Radius lig den halve Afstand til Nabokapillærerne. I en saadan Cylinder vil Ilten diffundere ud fra Karret, hvor Iltrykket kan antages at være konstant, og fordele sig i Vævet, idet samtidig en vis Mængde af den forbruges undervejs til Vævselementernes Stofskifte. Der vil altsaa gaa en stadig Diffusionsstrøm af Ilt fra det centrale Kar ud mod Cylinderens Periferi, og kender man Iltforbrugets Størrelse og Diffusionshastigheden, vil det være muligt at beregne den Iltryksforskelle, som maa findes mellem et bestemt Vævselement og det centrale Kar, for at Forbruget netop skal blive dækket. Denne Forskel maa være proportional med Iltforbrugets Størrelse og omvendt proportional med Diffusionskonstanten samt afhængig af det betragtede Vævselements Afstand fra Karret og det samlede Tværsnit af den Cylinder, som Karret forsyner. Beregningen foretages ved Hjælp af en Formel, som Matematikeren Hr. cand. mag. ERLANG har gjort mig den store Tjeneste at opstille for mig, og som lyder:

$$T_0 - T_x = \frac{p}{d} \left( \frac{1}{2} R^2 \log_{\text{nat}} \frac{x}{r} - \frac{x^2 - r^2}{4} \right),$$

hvor  $T_0$  er Iltspændingen i Karret og  $T_x$  Spændingen i et Vævselement (Fig. 5), der ligger i  $x$  cm Afstand fra det.

$p$  er Iltforbruget pr.  $\text{cm}^3$  pr. Minut og  $d$  Diffusionskonstanten pr.  $\text{cm}^2$  og  $l$  cm Lagtykkelse, medens  $r$  og  $R$  er Radierne i cm henholdsvis af Kapillæret og af den Vævscylinder, som det forsyner.

I Almindelighed vil det være hensigtsmæssigt at sætte  $x = R$   $\circ$ : at beregne Spændingsforskellen mellem Kapillæret og den yderste Zone, som det forsyner. Sættes samtidig BRIGGISKE Logaritmer i de naturliges Sted faaes Formlen:

$$T_o - T_R = \frac{p}{d} \left( 1,15 R^2 \log \frac{R}{r} - \frac{R^2 - r^2}{4} \right).$$

For ved Hjælp af denne Formel at gøre Beregninger over Iltforsyningen maa man kende  $p$ ,  $d$ ,  $r$ , og  $R$ , og de to sidste af disse Størrelser maa findes ved Udmaalinger paa Præparater, i hvilke Karrene er injicerede.

Da der hos forskellige Dyr er meget stor Forskel paa Stofskiftet pr. Vægtenhed og altsaa paa Værdien af  $p$ , medens  $d$  kan antages at være ens for alle Muskler og kun vokser lidt med Temperaturen, maa man vente at finde store Forskelligheder i  $T_o - T_R$ , med mindre disse er kompenserede ved tilsvarende Variationer i  $r$  eller  $R$ . I Almindelighed gaar man ud fra, at Kapillærernes Diameter kun varierer lidt fra Dyr til Dyr, idet den i Hovedsagen er bestemt ved de røde Blodlegemers Dimensioner, og Formlen leder derfor til den Forventning, som man ogsaa rent umiddelbart maa komme til, at Kapillærnettets vil vise sig at være desto tættere, jo større Stofskiftet er.

For at prøve denne Hypotese har jeg foretaget Injektioner paa nogle forskellige Dyr og talt Kapillærerne paa Muskeltværsnit.<sup>1</sup> Det viste sig (af Grunde som vil fremgaa klart

<sup>1</sup> Jeg skylder Hr. Prof. PAULLI megen Tak for Materiale og Hjælp med at tilvejebringe Injektionspræparater af Muskler hos Hest og Hund. For nogle færdige Muskelpræparater af andre Pattedyr takker jeg D'hr Prof. F. C. C. HANSEN og Docent STAMM.



af det følgende), at være meget vanskeligt at opnaa en fuldstændig Injektion af tværstribede Muskler, og talrige mislykkede Forsøg blev gjort. Paa de Præparater, hvor fuldstændig Injektion opnaaedes, viste det sig, at Kapillærnettet var særdeles regelmæssigt, idet en lang Række Tællinger af forskellige Muskeltværsnit af samme Areal gav samme Resultat. Saaledes fandtes f. Eks. som Gennemsnit af 30 Tællinger af et Areal paa  $0.00300 \text{ mm}^2$  paa Tværsnit af *M. semimembranosus* fra en Hund, 79 Kapillærer med en Middelfavgivelse for den enkelte Tælling paa kun 8.5.

De Resultater, der er gengivne i nedenstaaende Tabel 1, taler for, at der er en vis Sammenhæng mellem Stofskifte og Kapillærtæthed, men en paalidelig Afgørelse af dette Spørgsmaal vil kræve et langt større Antal Tællinger paa forskellige Muskler fra forskellige Dyr.

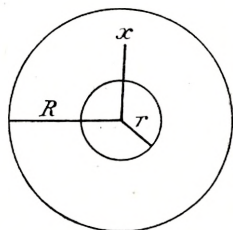


Fig. 5.

Paa den anden Side fremgaar det af Tabellen, at Kapillærnettets Tæthed næppe direkte er betinget af Stofskiftet, idet den hos alle de undersøgte Former er langt større end Hensynet til Iltforsyningen kræver. Som det ses af Tabellens sidste Kolonne, er den maksimale Ilttrykdifferens saa lille, sammenlignet med Veneblodets Ilttryk (ca. 30 mm hos de

Tabel 1.

	Vægt kg	Stofskifte Cal. pr. kg og Time	Antal Kapillærer pr. $\text{mm}^2$ Muskel- tværsnit	$R$ $\mu$	Diam. af røde Blod- legemer $2r$ $\mu$	$T_o - T_R$ mm Hg
Frø.....	0.04	0.4	400	28	15	0.25
Torsk.....	1	0.4	400	28	8.5	0.4
Hest.....	500	0.5	1400	15	5.5	0.1
Hund.....	5	3	2500	11.3	7.2	0.2
Marsvin.....	0.5	6	3000	10.3	7.2	0.3

varmblodede Dyr), at man praktisk kan se bort fra den og uden at begaa nogen kendelig Fejl sætte Muskelvævet's Iltspænding paa alle Punkter lig Blodets.

Dette Resultat kan nu, naar man har set paa Injektionspræparater af de fleste andre Organer og da særlig af Slimhinder, Kirtler og Centralnervesystemet, uden videre udvides til ogsaa at gælde disses Væv, thi selv om Kapillærnettets Form ikke tillader nogen Beregning af  $T_o - T_R$ , er det dog indlysende, at dets Tæthed er mindst lige saa stor som i Musklerne, og de fleste Steder endog betydeligt større. I enkelte Væv — som Bindevæv — er Kapillærnettets Tæthed væsenlig mindre end i Musklerne, men her er til Gengæld, saa vidt man ved, Stofskiftet meget ringe, og den almindelige Konklusion maa altsaa blive, at Ilttrykket i alle Organismens Væv maa være lige saa højt som i det Blod, der gennemstrømmer Kapillærerne i det paagældende Væv — saafremt Blodet virkelig strømmer i alle Kapillærerne, men som jeg nu skal vise, er dette normalt meget langt fra at være Tilfældet og Slutningen derfor ikke uden videre holdbar.

### Kapillærkredsløbets Regulering.

Den almindelige Anskuelse blandt Fysiologer og Patologer gaar ud paa, at Kredsløbet reguleres ved Hjælp af de smaa Arterier, der forsyner Kapillærgrupper, medens Kapillærerne selv forholder sig passivt. Det er klart, at Variationer i Vidden af en saadan lille Arterie maa frembringe tilsvarende Variationer af Blodstrømmen i alle de Kapillærer, som den forsyner, saa at Blodet enten maa strømme i dem alle eller, ved ekstrem Kontraktion af Arterien, standse i dem alle.

Jeg har længe tvivlet om denne Anskuelses Rigtighed og optog derfor samtidig med Kapillærtællingen det Spørgs-



maal til eksperimentel Prøvelse, om Kapillæerne tager aktiv Del i Kredsløbets Regulering.

Der foreligger i Literaturen meget bestemte og vel underbyggede Angivelser om, at Kapillærer kan kontrahere sig, og at kontraktile Elementer i deres Vægge staar under Nerve-systemets Herredømme. Saaledes fandt allerede STRICKER<sup>1</sup> i 1865 at Kapillæerne i Frøens Blinkhinde kunde forandre Udseende under Mikroskopet, idet deres Lysning varierede i Diameter, og at disse Forandringer kunde paavirkes gennem Nerveirritationer. Senere paaviste ROUGET<sup>2</sup> anatomisk de kontraktile Elementer, der bestaar i grenede Celler, som omfatter Kapillæerne. Hans Iagttagelser bekræftedes af S. MAYER<sup>3</sup>, og sluttelig undersøgte STEINACH og KAHN<sup>4</sup> omhyggeligt Kontraktionsprocessen paa udtagne Stykker af Frøens Blinkhinde og paaviste, idet de lod Blinkhinden være i Forbindelse med Nervesystemet, medens Blodtilførsel var afskaaret, at Irritation af Dorsalsympaticus fremkalder Kontraktion, ligesom de iagttog, at ogsaa Kapillærer i Mesenteriet hos varmlodede Dyr kunde vise spontane Kontraktioner.

Naar Kapillærer, som det gennem disse Undersøgelser af blodtomme Præparater er paavist, overhovedet kan kontrahere sig aktivt, er det øjensynlig nødvendigt for Beregningerne af Iltrykket at søge opklaret, om saadanne Kontraktioner ogsaa finder Sted under normale Forhold og i saa Fald under hvilke Betingelser.

Jeg begyndte mine Undersøgelser paa uretanbedøvede Frøer, og de første sikre positive Iagttagelser opnaaedes paa

<sup>1</sup> S. STRICKER: Untersuchungen über die kapillaren Blutgefäße der Nickhaut des Frosches. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. m.—n. Classe 51.

<sup>2</sup> CH. ROUGET: Sur la contractilité des capillaires sanguins. C. R. de l'Acad. d. sc. 88, 1879.

<sup>3</sup> S. MAYER: Die Muskularisierung der capillaren Blutgefäße. Anat. Anzeiger 21, 1902.

<sup>4</sup> E. STEINACH und R. H. KAHN: Echte Contractilität und motorische Innervation der Blutcapillaren. Pflügers Arch. 97, 1903.

de Kapillærslynger, der findes i Papillerne i Tungens Slimhinde. Tungen udspiledes over en Glasflade med Papillærsiden opad og betragtedes i gennemfaldende Lys gennem Binokulærmikroskop ( $\times 65$ ). Lige efter Udspilingen ses den i Reglen at være af livlig rød Farve, og Kredsløb iagttages i en Mængde Papiller. Senere bliver Tungen bleg, og Kredsløb kan kun iagttages i Kapillærslyngerne i nogle faa Papiller. De fleste er helt blodtomme, men i enkelte ses Kapillærerne fyldt med Blod, der ikke er i Bevægelse. Ved lokaliseret Irritation med en Naal kan der tilvejebringes Kredsløb i en hvilken som helst Papil, fra hvilken Blodet er forsvundet, men ikke altid i dem, i hvilke det staar stille. I Løbet af nogle Minutter bliver sædvanlig det saaledes frembragte Kredsløb langsommere og langsommere, idet Kapillærerne bliver snævrere, og sluttelig forsvinder Blodet paany, og Kapillærerne bliver usynlige.

Ved Iagttagelser paa Muskler benyttede jeg i Begyndelsen det traditionelle gennemfaldende Lys, og det lykkedes ogsaa paa enkelte Muskler (geniohyoideus og mylohyoideus), der gennemlystes fra Mundhulen, at opnaa gode Resultater, men i Almindelighed medførte den uundgaelige mekaniske Irritation under Præparationen et saa livligt Kredsløb, at Forskelle ikke kunde erkendes. Det viste sig imidlertid at Iagttagelserne kunde gøres langt lettere og sikrere ved paafaldende Lys, der fra en lille Glødelampe rettedes mod Muskels Overflade. Paa denne Maade kan man se temmelig dybt ned i en Muskel uden anden Præparation end at Huden over den slaaes til Side og faa nøjagtige Oplysninger om Karrenes Tilstand.

Det viste sig da, at i de hvilende Muskler er i Reglen kun ganske faa Kapillærer med lange Mellemrum synlige, derved at røde Blodlegemer bugter sig igennem dem, det ene efter det andet. Tetaniserer man Musklen med Induktionsstrøm i et Par Sekunder, eller irriterer man den mekanisk ved at massere den lempeligt med en Glasstang, forandres Billedet



i Løbet af 15—20 Sekunder, idet en Mængde Kapillærer dukker op, og Blodstrømmen igennem dem, ligesom igennem dem der i Forvejen var passable, bliver meget livlig. Kredsløbet holder sig livligt i nogen Tid, men tager derefter paany af, og de fleste Kapillærer forsvinder for Iagttageren og kan kun findes, naar man nøje ved, hvor de er.

I et Tilfælde iagttoges et enkelt Kapillær vedholdende efter Irritationen. I Begyndelsen passerede der røde Blodlegemer igennem det i en sammenhængende Strøm, idet de bibeholdt deres naturlige Form. Nogle Minutter senere kom de et efter et med Mellemrum, der efterhaanden voksede til 10—15 Sekunder. Samtidig blev Blodlegemerne tydelig omformede under Passagen: klemte sammen til Pølser, der var tydeligt længere end et frit rødt Blodlegeme er. Sluttelig standsede Kredsløbet helt, og samtidig var det ophørt i alle de synlige Kapillærer, der forsynede den samme lille Vene. I Venen selv var der imidlertid et svagt Kredsløb, idet stadig nye Blodlegemer kom frem, og dette Kredsløb var tydeligt rytmisk i Takt med Hjærtet. Jeg slutter heraf, at et enkelt af de Kapillærer, der forsynede Venen, maa have været aabent, og Pulsbølgen har kunnet naa igennem til Venen, fordi der ingen Interferens var.

Iagttagelser, der svarer nøje til dem paa Frøerne, er det lykkedes mig at gøre paa de intakte Muskler af Marsvin<sup>1</sup>. Her maa imidlertid træffes særlige Belysningsforanstaltninger, da Kapillærene er langt snævrere og talrigere, og Farveforskellen mellem Blodlegemerne og Muskelsubstansen endnu mindre udpræget. Jeg har benyttet en lille Buelampe, hvis Lys samledes til et parallelt Bundt, filtreredes gennem en Opløsning af Metylenblaat og ved et Hulspejl samledes paa Musklen. Ved Lysfiltret opnaaedes, at Blodfarven viste sig meget mørk, næsten sort, paa blagrøn Grund.

<sup>1</sup> Jeg skylder Landbohøjskolens Serumlaboratorium Tak for Marsvinematerialet til mine Undersøgelser.

Platysma og Prætrachealmusklerne paa uretanbedøvede Marsvin fandtes særlig egnede til disse Iagttagelser. I hvilende Muskler ser man, umiddelbart efter at de er blottede, forholdsvis faa Kapillærer med ret regelmæssige Mellemrum, som jeg har anslaaet til ca. 200  $\mu$ , men allerede en kortvarig Udsættelse for Luften og for Buelampens Lys bringer Antallet af synlige Kapillærer til at stige betydeligt. Efter elektrisk Irritation og efter de spontane Kontraktioner, som undertiden iagttages, ses altid en betydelig Forøgelse af de aabne Kapillærers Antal.

Da det ikke var muligt paa de levende intakte Muskler, at faa sikre Iagttagelser med Hensyn til de aabne Kapillærers mere eller mindre regelmæssige Fordeling og heller ikke at maale deres gennemsnitlige indbyrdes Afstand, har jeg bestræbt mig for at finde en Metode til at fixere Kredsløbets Tilstand i et givet Øjeblik, saa at det bagefter kunde studeres paa mikroskopiske Præparater. Dette Maal har jeg søgt at naa ved i Blodet paa det levende Dyr at indføre Suspensioner af uskadelige Stoffer, som var lette at se, og som ved deres Fordeling vilde vise, hvilke Kapillærer der havde været aabne i Perioden mellem Stoffets Indførelse og Kredsløbets Standning.

Jeg prøvede et betydeligt Antal Suspensioner, særlig af Mikroorganismer<sup>1</sup>, men standsede sluttelig ved »flydende«

<sup>1</sup> Blandt de Partikler jeg har prøvet, var Fedtkugler fra Mælk, der viste sig at være altfor forskellige i Størrelse, samtidig med at de ikke kunde farves kraftigt nok; smaa Stivelseskorn, der var lidt for store og heller ikke kunde farves; forskellige Bakterier, der uvægerlig agglutineredes; Skimmelsvampesporer og endelig Gærceller af Saccharomyces exiguus. Disse sidste kunde farves sorte ved Udfældning af Sølv og var anvendelige til Frøkapillærer, men det var meget vanskeligt at undgaa at de sølvfarvede Celler klumpede sammen og tilstoppede Karrene. De almindelige Farvemetoder viste sig ganske uanvendelige, idet Partiklerne blev affarvet i Kredsløbet. Under Forsøgene paa at finde et brugeligt Injektionsmateriale har jeg modtaget megen venlig Hjælp fra D'hr. Dr. med. VILH. JENSEN, Prof. F. C. C. HANSEN, Laboratorieforsøger KLOCKER og Dyrslæge SCHMIT-JENSEN, hvem jeg herved beder modtage min oprigtige Tak.



Tusch (Pelikan Perl-Tusch fra GÜNTHER-WAGNER). Partiklerne i denne Væske er af ultramikroskopisk Størrelse, og jeg var til at begynde med meget bange for, at de vilde trænge ind ogsaa i Kapillærer, der ikke var passable for Blodlegemer, men denne Frygt viste sig at være ugrundet. Derimod viste det sig, at der til Tuschen var sat giftige Stoffer, som det var nødvendigt at fjerne ved et Par Døgns Dialyse mod RINGERS Væske. Efter Injektion af en passende Tuschmængde i en Vene ses Blodet næsten sortfarvet, og gennem Mikroskopet kan man let, saavel paa Marsvin som paa Frøer, verificere de ovenfor gengivne Iagttagelser over de aabne Kapillærers Antal og Fordeling og den betydelige Forøgelse, som indtræder ved Massage og ved elektrisk inducerede eller spontane Kontraktioner.

Naar Kredsløbet nogle Minutter efter Injektionen afbrydes ved Underbinding af Aorta eller Luftinjektion i Jugularis, kan Stykker af Muskler og andre Væv udtages, fixeres i saavidt mulig normal Udspilningstilstand i 5 pCt. Formalin og efter de sædvanlige Hærdnings- og Indsmeltningprocesser undersøges mikroskopisk i Længde- og Tværsnit. Paa saadanne Snit ses da kun de aabne Kar, der indeholder Tusch, og disse kan med Lethed tælles paa Tværsnit, medens deres Dimensioner og øvrige Forhold bedst studeres paa Længdesnit eller Fladepræparater af ganske tynde Muskler (Tavlen Fig. 5).

For Frøens Vedkommende fandt jeg ved saadanne Undersøgelser og Sammenligninger med Totalinjektioner, at i Hjernen, Leveren og store Partier af Huden var praktisk talt alle Kapillærer aabne. I Fordøjelseskanalen var Forholdene meget variable, men i de fleste Tilfælde var der dog rigelig Injektion i Tarmens Slimhinde. I Musklerne var Forskellene meget store: De fleste Muskler var yderst blodfattige, idet aabne Kapillærer kun fandtes med lange og uregelmæssige Mellemrum, men i nogle (som *M. rectus abdominis*) var der konstant selv i Hvile, et ret rigeligt Kredsløb.

I Præparaterne af Marsvinemuskler fandtes i Reglen et større Antal injicerede Kapillærer end jeg havde Grund til at vente efter Iagttagelserne paa det levende Materiale, og jeg frygter derfor, at der er sket Forandringer i Løbet af den Tid (ca.  $\frac{1}{2}$  Minut), der forløber fra Injektionen af Luft i Jugularis til Kredsløbet virkelig er bragt til Standsning. Dette Punkt vil det være nødvendigt at optage til fornyet Undersøgelse. Dog var altid Antallet af injicerede Kapillærer i hvilende Muskler langt lavere end Antallet i arbejdende og i Særdeleshed langt under det totale Antal af Kapillærer. Det maa udtrykkelig fremhæves, at enten der var faa eller mange injicerede Kapillærer, var deres Fordeling i Muskel-tværsnittet altid paafaldende regelmæssig, idet sammenlignende Tællinger af ganske smaa Tværsnitsarealer, gav godt overensstemmende Resultater. Resultaterne af nogle typiske Tællinger er gengivet i Tabellen S. 24.

Maalingerne af Kapillærernes Diametre gav meget mærkelige Resultater, som imidlertid stemmer godt med de Iagttagelser, der kunde gøres paa de levende Muskler, hvor nøjagtig Maaling ikke var mulig. De injicerede Muskelkapillærers Diametre fandtes nemlig at variere mellem 2.1 og 10.5  $\mu$  hos Frøen og mellem 1.7 og 10  $\mu$  hos Marsvinet. Gennemsnitsdiametren i hvilende Muskler fandtes at være 4.4  $\mu$  hos Frøen og 3  $\mu$  hos Marsvinet. Naar man sammenholder disse Tal med Blodlegemernes Dimensioner, som hos Frøen er 22  $\mu$  Længde, 15  $\mu$  Bredde og ca. 4  $\mu$  Tykkelse paa Midten og hos Marsvinet 7.2  $\mu$  Diameter og ca. 2  $\mu$  Tykkelse, synes det næsten utroligt, at Blodlegemerne kan passere saa snævre Kanaler. Ikke desto mindre viser Tilstedeværelsen af Tuschpartikler mellem de enkelte Blodlegemer, at de har været i Bevægelse umiddelbart før Dyrets Død, og hos Frøen kan man paa det levende Objekt tydelig iagttage de Formforandringer, som Blodlegemerne undergaar under Passagen. I Kapillærer, der ikke er alt for snævre (4—5  $\mu$  hos Marsvinet) pas-



serer Blodlegemerne i delvis sammenrullet Tilstand (Fig. 6, 5) uden at blive væsentlig forlængede, men i endnu snævrere Kar presses de ud til Pølseform og kan blive indtil  $18\ \mu$  lange (Fig. 6, 3 og Tavlen Fig. 5). Da saadanne deformerede Blodlegemer aldrig iagttages udenfor Kapillærerne, er det givet, at de strax efter Passagen antager deres normale Skikkelse, og de

maa altsaa samtidig være i højeste Grad plastiske og fuldkommen elastiske. Selvfølgelig passerer de stærkt deformerede Blodlegemer kun ganske langsomt gennem Kapillærerne, men Maalinger af

Strømningshastigheden mangler endnu. I arbejdende Muskler er mange Kapillærer langt videre,

og gennem dem strømmer Blodet med betydelig Hurtighed. Gennemsnitsdiameteren i en kraftigt arbejdende Muskel, som Diafragma hos Marsvinet, er dog kun  $5\ \mu$ .

Ved de foretagne Tællinger og Maalinger er der tilvejebragt de fornødne Data til Beregning af Ilttrykdifferensen i Muskler under forskellige Tilstande af Hvile og Arbejde, og Resultatet af saadanne Beregninger er tillige med de Maalinger og Tællinger, hvorpaa de støtter sig, givet i Tabel 2.

Hos Frøen er Blodets Iltbindingskurve meget stejl, og Ilttrykket i Veneblodet derfor meget lavt (ca. 2—3 mm),

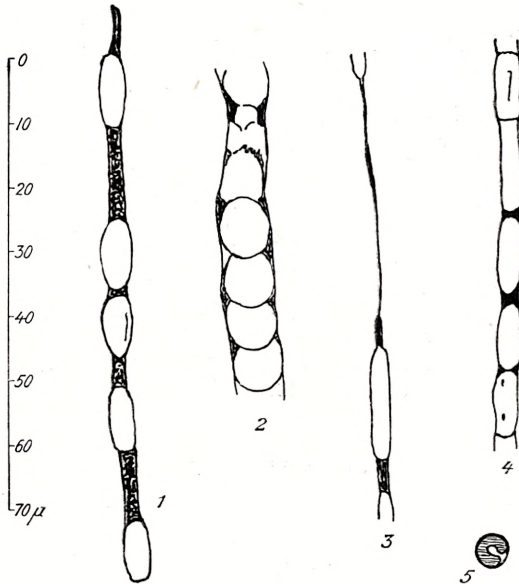


Fig. 6. Kapillærer med røde Blodlegemer fra Bugmuskul af vitalinjicerede Marsvin.

Tabel 2.

	a	b	c	d	e	f	g	h
	Ittforbrug pr. Minuti Vol. $\frac{1}{10}$ af Muskelvæv	Antal Kapill. pr. mm <sup>2</sup> af Muskelværsnit	$R$ $\mu$	$2r$ $\mu$	$T_0 - T_R$ mm Hg	Kapillær Overflade i cm <sup>2</sup> pr. cm <sup>3</sup> Muskel	Kapillærvol. i $\frac{1}{10}$ af Muskelvæv	Blodoverflade i cm <sup>2</sup> pr. cm <sup>3</sup> Kapillærvolumen
Frø:								
Hvile .. {	0.03	10 <sup>1</sup>	180	4.4	10	1.3	0.015	8500
	0.03	90	60	4.4	0.7	12	0.14	8500
Arbejde ..	0.3	325	31	6.8	1.2	70	1.2	6000
Marsvin:								
Hvile .. {	0.5	31 <sup>1</sup>	100	3.0	45	3	0.02	15000
	0.5	85	61	3.0	12	8	0.06	13000
	0.5	270	34	3.8	3	32	0.3	10500
Massage ....	0.5	1400	15	4.6	0.4	200	2.8	7000
Arbejde ....	5	2500	11	5.0	1.4	360	5.5	6500
Maximum ..	10	3000	10	8	1.2	750	15	5000

medens det hos Marsvinet næppe er under ca. 20 mm. Det fremgaar altsaa af Tabellen, at i alle de Tilfælde, hvor virkelige Tællinger er foretaget, var Diffusionen tilstrækkelig til at opretholde et positivt Itttryk overalt i Muskelsubstansen, men om dette Resultat virkelig er typisk for Hviletilstanden, anser jeg dog, som ovenfor antydnet, for meget tvivlsomt og venter, at fortsatte Undersøgelser vil vise, at Kapillærkredsløbet normalt reguleres saaledes i Hvile, at Itttrykket i Musklerne holdes meget lavt.

Under Arbejde og efter Massage bliver Itttrykket, som det ses af Tabellen, praktisk talt lig Blodets, og det er tydeligt, at Kredsløbet under disse Forhold foregaar gennem langt flere Kar, end der udkræves for at sikre Ittforsyningen. Det

<sup>1</sup> Anslaaet efter Skøn paa levende Dyr. De tilsvarende Værdier for  $2r$  er tagne efter Maalinger paa Præparater med henholdsvis 90 og 85 Kapillærer pr. mm<sup>2</sup>.



er derfor meget sandsynligt, at det her drejer sig om Tilvejebringelse af tilstrækkelig gunstige Diffusionsbetingelser for andre Stoffer, der forbruges under Muskelarbejde.

I Kolonne f er beregnet den samlede Overflade af de aabne Kapillærer i 1 cm<sup>3</sup> Muskelmasse. Tallene viser hvilke uhyre Diffusionsflader, der kommer til at staa til Raadighed, saa snart et større Antal Kapillærer er aabne.

I Kolonne g er beregnet Kapillærernes Rumfang i Procent af Muskelvævet, eller med andre Ord den i Kapillærerne tilstedeværende Blodmængde. Det ses, at denne varierer ganske overordentligt, nemlig hos Marsvinet fra et Minimum af 0,2 mm<sup>3</sup> pr. cm<sup>3</sup> Muskelvæv til et Maximum af 150 mm<sup>3</sup>.

Dividerer man Kapillærernes Overflade med deres Volumen, faar man et Udtryk for den Overflade hvormed 1 cm<sup>3</sup> Blod træder i Diffusionsudligning med Omgivelserne. Dette Tal er beregnet og angivet i Kolonne h. Til Sammenligning tjener, at den samlede Overflade af Blodlegemerne i 1 cm<sup>3</sup> Menneskeblod er beregnet til 7500 cm<sup>2</sup>.

### Det kapillariomotoriske Apparat og dets Betydning.

I det foregaaende er det paavist, at der findes en særlig Regulationsmekanisme for Legemets — ihvertfald for Muskernes — Kapillærer, et kapillariomotorisk Apparat ved Siden af det velkendte og hidtil for eneraadende ansete arteriomotoriske, og det vil nu være nødvendigt at søge at klarlægge dette Apparats Mekanisme og Betydning. En virkelig Klargøring vil kræve en Række nærmere Undersøgelser, men visse Forhold kan dog fastslaaes paa Basis af det, der foreligger.

Følgende Kendsgeninger kan betragtes som sikre, dels ved STEINACH og KAHNS, dels ved mine Undersøgelser:

Kapillærerne i en Række Organer indeholder kontraktile Elementer i deres Vægge. Disse Elementer staa i Forbindelse

med og innerveres gennem det dorsalsympatiske Nervesystem. Irritation af Dorsalsympaticus fremkalder Kapillærkontraktion. I hvilende Muskler er Kapillærene stærkt tonisk kontraherede. De udvider sig som Følge af mekanisk Irritation. De udvider sig stærkt, naar en Muskel arbejder<sup>1</sup>.

Der kan endnu ikke gives nogen sikker Forklaring paa den regelmæssige Fordeling af de aabne Kapillærer i hvilende Muskler, som er det egentlig centrale i Regulationsmekanismen. Det er muligt — ja vel endog sandsynligt — at Kapillærernes kontraktile Elementer kan paavirkes (direkte) af Stofskifteprodukter, saaledes at de aabner sig, naar der indtræder sur Reaktion. Hvis dette ved den nærmere Undersøgelse (som er planlagt) skulde vise sig at være Tilfældet, vil det rimeligvis kunne forklare Fordelingen: Er der paa noget Sted saa langt mellem de aabne Kapillærer, at der opstaar Iltmangel, vides det at Syredannelse bliver Følgen.

Det kan uden Vanskelighed bevises, at patologisk Hyperæmi og Ischæmi i første Linie beror paa Kapillærernes Kontraktionstilstand og kun i mindre Grad paa de smaa Arteriers. Det Symptom, hvorved disse Tilstande i et Organ karakteriseres, er jo nemlig Organets stærkere eller svagere Blodfarve, der kan variere fra det stærkeste røde (eller blaalige) til det rent hvide. Blodfarven af et Organ er et Udtryk for den i Organet tilstedeværende Blodmængde, men ikke for Blodstrømmens Hastighed, og Blodmængden i et Organ beror igen først og fremmest paa Kapillærernes Kontraktions-

<sup>1</sup> Man kunde maaske fremføre den Indvending, at Muskelkapillærernes Udvidelse ved Arbejde eller mekanisk Irritation ikke behøver at være aktiv, men kan være passiv — elastisk — og foraarsages af det højere Tryk, der fremkommer ved de smaa Arteriers Udvidelse. At en saadan Betragtning ikke er rigtig, fremgaar af, at det Tryk, der er nødvendigt for passivt at udspile Kapillærer, er langt højere end Arterietrykket, endvidere af den højst forskellige Kontraktionstilstand, hvori de forskellige Kapillærer fra samme lille Arterie i Reglen befinder sig, og endelig til Overflod af, at ingen Kontraktion indtræder, naar Blodtrykket bringes til fuldstændigt Ophør.



tilstand, idet Kapillærernes Volumen dels, naar de er udvidede, er mange Gange større end Arteriernes, dels kan undergaa mange Gange større Variationer. Som det fremgaar af Tabel 2 Kolonne g er Maksimum for Kapillærvolumen i en Marsvine-muskel 750 Gange større end Minimum. Hvor stor en Blodmængde, der findes i de smaa Arterier, og hvormeget den kan variere, vides ikke med Sikkerhed, men man kan ved Mikroskopet let overbevise sig om, at deres Betydning for en Muskels eller f. Eks. for Frøtungens Farve ihvertfald er ganske underordnet.

Mekanismen ved Irritationshyperæmier, som jo saa let fremkaldes mekanisk eller kemisk i Huden eller i Konjunktiva, har været meget omstridt, men gennem Undersøgelser særlig af BAYLISS<sup>1</sup> og BRUCE<sup>2</sup> kan det nu betragtes som godtgjort, at vi her har at gøre med de mærkværdige »antidrome Reflexer«, der forløber lokalt i de sensible Nervetraades perifere Forgreninger, hvoraf nogle gaar til Hudens Sansorganer, specielt Smertesansens, medens andre forsyner de nærmeste Kar med dilatatorisk virkende Traade. De Forskere, der har undersøgt disse antidrome Axonreflexer, har, saavidt jeg kan se, betragtet det som givet, at det her drejede sig om Udvidelse af de smaa Arterier, men naar det betænkes, at Kardinalsymptomet paa disse Hyperæmier er den stærke Rødme af Vævet, kan der for mig ikke være Tvivl om, at det i første Linie er Kapillærerne, der paavirkes og bringes til at udvide sig. Om en tilsvarende Innervation findes i Musklerne og danner Basis for den stærkt udtalte Kapillærdilatation, som fremkommer ved mekanisk Paavirkning af dem, kan endnu ikke afgøres, men maa gøres til Genstand for nærmere Undersøgelse.

<sup>1</sup> W. BAYLISS: On the Origin from the Spinal Cord of the Vaso-Dilator Fibres. Journ. of Physiol. 26, 1901.

<sup>2</sup> NINIAN BRUCE: Vaso-Dilator Axon-Reflexes. Quarterly Journ. of Physiol. 6, 1913.

Et andet Forhold, der i høj Grad trænger til Opklaring, er den indbyrdes Afhængighed mellem Arteriomotorer, Kapillariomotorer og eventuelt Venomotorer i samme Kargebet. Det er af største Vigtighed at faa Rede paa, om deres Virksomhed altid løber parallelt, eller om de er uafhængige af hinanden, saa at man f. Eks. kan have kontraherede Arterier og samtidig udvidede Kapillærer. I første Tilfælde maa en Hyperæmi altid være ledsaget af forøget Blodgennemstrømning, i sidste behøver det ingeniunde at være Tilfældet. I Muskler hos Frøen har jeg ofte iagttaget Gebeter med blodfyldte Kapillærer, i hvilke Blodet var stillestaaende eller strømmede yderst langsomt, men hvorpaa denne Tilstand beroede, har jeg ikke hidtil kunnet finde ud af. I alle Tilfælde af lokal Hyperæmi med blaalig Farvning (der f. Eks. ofte iagttages i Huden hos Mennesker ved stærk Kuldepaavirkning og kan være permanent tilstede og meget stærkt udtalt i »Modermærker«) kan man gaa ud fra, at Strømningshastigheden af Blodet ikke er forøget, men tværtimod nedsat, og her maa da Arterierne (eller Venerne?) være kontraherede, samtidig med at Kapillærene er udvidede.

Hvis saavel Vener som Kapillærer og Arterier kan udvides og forsnævres uafhængigt af hinanden, maa dette være et Forhold af den største Betydning for Organismens Økonomi og aabner Mulighed for en fysisk-kemisk Forklaring paa forskellige Vexelvirkninger mellem Blodet og Vævsvæsken, der hidtil har staaet som gaadefulde, og da særlig paa Exsudations- og Resorptionsprocesser. Tænker man sig saaledes Arterierne og Kapillærene udvidede, medens Venerne er forsnævrede, vil Blodtrykket i Kapillærene blive meget højt og kan stige til næsten samme Højde som i selve Arteriestammerne. Herved vil da Betingelser være tilvejebragt, der vil være særdeles gunstige for en Exsudation ved Filtration gennem Kapillærernes Vægge. Omvendt vil ved Kontraktion af Arterierne og Dilatation af Kapillærer og Vener en stor Blodfylde blive



ledsaget af et yderlig lavt kapillært Blodtryk, der vil kunne falde til faa mm. over Vævstrykket. Under disse Forhold vil Blodkolloidernes osmotiske Tryk være tilstrækkeligt til at fremkalde Resorption af Vævsvæske med dens Indhold af Krystalloider.

Da de faktiske Forhold med Hensyn til den indbyrdes Afhængighed mellem de arteriomotoriske, kapillariomotoriske og venomotoriske Systemer endnu ikke er bekendt, skal jeg ikke gaa yderligere ind paa Sagen, men indskrænke mig til disse Antydninger, der ihvertfald vil vise Nødvendigheden af fortsatte indgaaende Undersøgelser paa dette Felt.

*Universitetets Dyrefysiologiske Laboratorium i Juni 1918.*

## Tavleforklaring.

Fig. 1—5. Mikrofotografier af Injektionspræparater<sup>1</sup>).

Fig. 1. Snit paa langs af Fibrene i *M. gastrocnemius* hos Hest. Totalinjektion  $\left(\frac{70}{1}\right)$ .

Fig. 2. Fladepræparat af Bugmuskel hos Marsvin. Totalinjektion  $\left(\frac{70}{1}\right)$ .

Fig. 3. Fladepræparat af glat Muskulatur i Mavevæg hos Frø (*R. platyrrh.*), Totalinjektion  $\left(\frac{38}{1}\right)$ .

Fig. 4. Snit paa tværs af Fibrene i *M. gastrocnemius* hos Hest. Totalinjektion  $\left(\frac{120}{1}\right)$ .

Fig. 5. Længdesnit af *M. sartorius* hos Frø (*R. esc.*) tetaniseret med Induktionslag. Vitalinjektion med Tusch  $\left(\frac{100}{1}\right)$ .

<sup>1</sup> For Fotograferingen af Præparaterne er jeg Hr. Docent Stamm megen Tak skyldig.

---





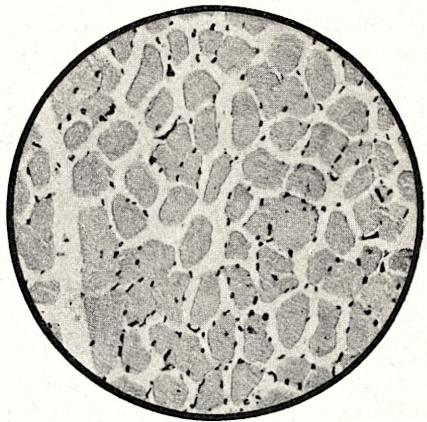
1.



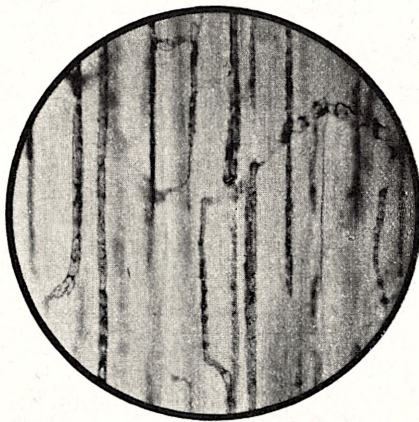
2.



3.



4.



5.





# DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKABS SKRIFTER

## 8<sup>DE</sup> RÆKKE

### NATURVIDENSKABELIG OG MATHEMATISK AFDELING

	Kr. Ø.
<b>I., 1915—1917</b> .....	10,75
1. PRYTZ, K. og J. N. NIELSEN: Undersøgelser til Fremstilling af Normaler i Metersystemet grundet paa Sammenligning med de danske Rigsprototyper for Kilogrammet og Meteren. 1915 .....	1,55
2. RASMUSSEN, HANS BAGGESGAARD: Om Bestemmelse af Nikotin i Tobak og Tobaksextrakter. En kritisk Undersøgelse. 1916 .....	1,75
3. CHRISTIANSEN, M.: Bakterier af Tyfus-Coligruppen, forekommende i Tarmen hos sunde Spædkalve og ved disses Tarminfektioner. Sammenlignende Undersøgelser. 1916 .....	2,25
4. JUEL, C.: Die elementare Ringfläche vierter Ordnung. 1916 .....	0,60
5. ZEUTHEN, H. G.: Hvorledes Mathematiken i Tiden fra Platon til Euklid blev en rationel Videnskab. Avec un résumé en français. 1917 ....	8,00
 <b>II., 1916—1918 (med 4 Tavler)</b> .....	 11,50
1. JØRGENSEN, S. M.: Det kemiske Syrebegrebs Udviklingshistorie indtil 1830. Efterladt Manuskript, udgivet af OVE JØRGENSEN og S. P. L. SØRENSEN. 1916 .....	3,45
2. HANSEN-OSTENFELD, CARL: De danske Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. Phytoplankton og Protozoer. 2. Protozoer; Organismer med usikker Stilling; Parasiter i Phytoplanktonter. Med 4 Figurgrupper og 7 Tabeller i Teksten. Avec un résumé en français. 1916	2,75
3. JENSEN, J. L. W. V.: Undersøgelser over en Klasse fundamentale Uligheder i de analytiske Funktioners Theori. I. 1916 .....	0,90
4. PEDERSEN, P. O.: Om Poulsen-Buen og dens Teori. En Experimentalundersøgelse. Med 4 Tavler. 1917 .....	2,90
5. JUEL, C.: Die gewundenen Kurven vom Maximalindex auf einer Regelfläche zweiter Ordnung. 1917 .....	0,75
6. WARMING, EUG.: Om Jordudløbere. With a Résumé in English. 1918	3,65
 <b>III., (under Pressen).</b>	
1. WESENBERG-LUND, C.: Furesøstudier. En bathymetrisk-botanisk zoologisk Undersøgelse af Mølleaaens Søer. Under Medvirkning af Oberst M. J. SAND, Mag. J. BOYE PETERSEN, Fru A. SEIDELIN RAUNKJÆR og Mag. sc. C. M. STEENBERG. Med 7 bathymetriske Kort, 7 Vegetationskort, 8 Tavler og ca. 50 i Teksten trykte Figurer. Avec un résumé en français. 1917 .....	22,00



# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## 1. BIND:

	Kr. Ø.
1. KROMAN, K.: Laws of muscular action. 1917.....	0.95
2. BOAS, J. E. V.: Das Gehörn von Antilocapra und sein Verhältnis zu dem anderer Cavicornia und der Hirsche. Mit 2 Tafeln. 1917	1.75
3. RAUNKLÆR, C.: Recherches statistiques sur les formations végétales. 1918 .....	1.75
4. RAUNKLÆR, C.: Über das biologische Normalspektrum. 1918 ..	0.40
5. WALBUM, L. E.: Undersøgelser over Petroleumsæthers og nogle rene Kulbrenters Indvirkning paa Tyfus-Coligruppens Bakterier. With a résumé in English. 1918.....	1.05
6. KROGH, AUG.: Vævenes Forsyning med Ilt og Kapillærkredsløbets Regulering. Med 1 Tavle.....	1.00
7. RAUNKLÆR, C.: Ueber die verhältnissmässige Anzahl männlicher und weiblicher Individuen bei <i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh. (Under Pressen.)	
8. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntniss des Hinterfusses der Marsupialier. Mit 2 Tafeln .....	(Under Pressen.)

---