

Bidrag til Svømmefuglenes Fysiologi.

Af

Chr. Bohr.

Forsøgene udførte i Forening med **J. Bock** og **A. Jacobsen.**

(Meddelt i Mødet den 29de Januar 1897.)

En særlig Interesse for Læren om Respirationen frembyde de varmblodige Dyr, der ere i Stand til, medens de dykke under Vand, at holde Vejret i forholdsvis lang Tid. Undersøgelsen af de Midler, som gøre dem dette muligt, tør forudsættes at kaste Lys over visse Sider af Respirationen ogsaa hos de andre varmblodige Dyr, idet Dykkernes særlige Evne efter al Rimelighed er en videre Udvikling af Ejendommeligheder, der findes hos alle varmblodige Dyr, kun mindre udtalte hos de ikke dykkende og derfor hos disse let udsatte for at undgaa Opmærksomheden. Det bedste Udbytte i saa Henseende vilde sandsynligvis faas ved Undersøgelse af de dykkende Pattedyr (Sæler og Hvaler), idet Pattedyrenes Respiration i det hele er langt bedre undersøgt end de øvrige Dyreklassers. Imidlertid viste der sig foreløbig ingen Mulighed for os for at komme i Besiddelse af tilstrækkeligt Materiale af dykkende Pattedyr, og vi bestemte os af den Grund til at anvende Dykkefugle, der kunne skaffes i tilstrækkeligt Antal, naar man blot er i Stand til at foretage Undersøgelsen i Nærheden af Fugle-

bjerger. Vi foretog da i denne Hensigt i Juli og August 1895 en Rejse til Færøerne. De fornødne Apparater til nøjagtig Undersøgelse af det foreliggende Spørgsmaal bleve medførte, og der indrettedes et interimistisk Laboratorium i Thorshavn. Det viste sig let at skaffe talrige Exemplarer af Lunden (Mormon fratercula); den ulige bedre Dykker Lomvien (*Uria troile*) var mere vanskelig at faa, da Indfangningsstederne for denne Fugl ligge ikke saa kort fra Thorshavn, og Vejrforholdene ofte vanskeliggøre Transporten i Baad.

Resultatet af Undersøgelserne foreligger i det følgende. De særlige Forhold, hvorunder Arbejdet maatte udføres, har naturligvis paa flere Punkter tvunget os til en Begrænsning af Forsøgene, som vi haabe senere at kunne overskride. Imidlertid forekomme Undersøgelserne os, allerede som de foreligge, at kaste Lys over nogle væsentlige Punkter.

Der foreligger ikke mange Forsøg vedrørende Fuglenes Dykning, væsentlig kun de af P. Bert¹⁾ offentliggjorte angaaende den Tid, Aandedrættets Suspension kan taales, og angaaende den Mængde Blod, det er muligt at vinde ved Forblødning. Hvad det første Punkt angaar, finder han, at Ænder gennemsnitlig kunne taale Suspension af Aandedrættet i 11 Minutter, Duer kun i c. 1 Minut og Høns i c. 3 Minutter. Han gør med Rette opmærksom paa, at Aarsagen til denne Forskellighed ikke kan søges i Luftsækkene, der ikke ere mere og undertiden endog mindre udviklede hos Svømmefuglene end hos andre Fugle. Heller ikke kan Aarsagen tilskrives et ringere Stofskifte hos Dykkefuglene under ellers lige Omstændigheder. Han mener, at den omtalte Forskel maa tilskrives to Momenter, nemlig først den Ro, hvormed Ænder taale Nedykningen. Da Muskelbevægelser altid medføre en betydelig Stigning af

¹⁾ Leçons sur la phys. comp. de la respiration p. 533.

Stofskiftet, er der ingen Tvivl om, at en Del af Forskellen jo maa søges heri; men dernæst og ikke mindst forklarer han Dykkefuglenes Sejlivethed under de givne Forhold ved deres større Blodmængde, som stiller et større Kvantum Ilt til Disposition for hver Vægtenhed. En Forøgelse af Blodmængden har utvivlsomt Betydning i den angivne Retning; men i hvilket Omfang, kan først afgøres, naar vi ere i Besiddelse af bestemte Tal for Blodmængden og Iltoptagningen i Blodet hos Dykkerne. Saadanne Bestemmelser ville findes i det følgende.

Imidlertid foreligger til Forklaring af Fænomenet under Dykningen endnu en Mulighed, der saa vidt mig bekendt ikke tidligere er bleven fremdragen, nemlig den at søge Dykkefuglenes Ejendommelighed ikke i forringet, men i forandret Stofskifte under Luftafspærringen. De nyere Undersøgelser over Anaerobiosen og Kulsyrens Dedoublement vise, at man ikke kan se bort fra Muligheden af en Kulsyreafspaltning uden samtidig Iltoptagelse under Respirationsprocessen. At de Processer, der sammenfattes under Navnet den dyriske Forbrænding, foregaa gennem flere Mellemlid, har længe været bekendt, og at de enkelte Dele, hvori Processerne falde, kunne foregaa dels i Legemets Væv dels i Lungens Kapillærer, saaledes at hele Resultatet fremkommer som en Samvirken af forskelligartede Celleprocesser, er paavist i en tidligere Afhandling¹⁾. Den Betragtning kan da ikke tabes af Syne, at der under Dykningen sker partielle Omsætninger med ringere Iltforbrug, og at de derved dannede Forbindelser forarbejdes videre, naar Ilten igen faar Adgang. At der overhovedet, medens Aandedrættet er suspenderet under Dykningen, maa ske en Omsætning af Stof med Varmeudvikling, kan betragtes som givet; den kraftige Svømning, der foregaaer under Dykningen i naturlig Tilstand — i Modsætning til hvad der sker, naar

¹⁾ Bohr og Henriques: Undersøgelser over Stedet for Iltforbrug og Kulsyre-dannelse i den dyriske Organisme; Vid. Selsk. Overs. 1897, p. 79.

tamme Svømmefugle holdes under Vand — kræver nemlig en saadan, og Blodet maa paa den ene eller den anden Maade være nødvendigt hertil; thi en Muskel af en Svømmefugl taber ved at gøres blodtom sin Irritabilitet lige saa hurtig som Muskler af andre udvoxede varmbloedige Dyr. For om muligt at vinde noget Indblik i disse Spørgsmaal, — hvis definitive Løsning vanskelig tør ventes, førend vi have vundet bedre Kendskab til de paagældende Omsætningers kemiske Natur, — have vi anstillet den Række af Respirationsforsøg, der ville blive anførte i det følgende, efter at Undersøgelserne over Blodets Beskaffenhed og Blodmængden ere beskrevne. Imidlertid vil det være hensigtsmæssigst her at gøre nogle indledende Bemærkninger om de undersøgte Fugles Evne til at taale Aandedræts-suspension og deres Forhold under den naturlige Dykning.

I Sommeren 1889 havde jeg Lejlighed til paa det fysiologiske Laboratorium at anstille et Par Forsøg paa Svømmefugle (Lomvier og Tejster), der var sendte fra Færøerne. En Del af disse var døde under Vejs; de enkelte, der levede, syntes at befinde sig vel i Fangenskabet og spiste godt. Neddækning under Vand taaltes af nogle af disse i henved 12 Min., af andre kun i omtrent den halve Tid. De forholdt sig rolige under Neddækningen og faldt snart hen i en apathisk Tilstand. En Undersøgelse af den Luft, der efter Aandedrætssuspensionen fandtes i Luftsækkene, viste, at Ilten langt fra fuldstændig var forbrugt, i det den resterende Luft indeholdt indtil 11% Ilt, og de højeste Iltprocenter fandtes fortrinsvis hos de Fugle, der længst havde taalt Aandedrætssuspension. Da jeg imidlertid paa Færøerne kom til at undersøge frisk indfangede Svømmefugle, viste det sig, at disse imod Forventning kun taalte Aandedrætssuspension i en betydelig kortere Tid; men at de paa den anden Side først mod Slutningen af Livet henfaldt i en apathisk Tilstand og i den første Tid efter Neddækningen svømmede livligt omkring. Den Tid, hvori Neddækning taaltes, var for Lunderne kun c. 4 Min., for Lomvierne c. 6 Min. Aandedrætssuspension

taales saaledes ikke ret længe. Imidlertid kunde man bemærke, at de undersøgte Svømmefugle, naar de overhovedet overlevede en forholdsvis langvarig Suspension, saa godt som strax, efter at Spærringen var ophørt, gik over til energiske Aandedrætsbevægelser og ikke behøvede kunstig Respiration før at komme sig, i Modsætning til hvad man hyppigst finder hos almindelige varmblodige Dyr. De Oplysninger, der kunde skaffes om Fuglenes Dykning i naturlig Tilstand, lærte, at de herved i Reglen kun blev faa Minutter under Vandet, Lomvien dog ofte betydelig længere end Lunden; men denne Dykning af Minutters Varighed kunde fortsættes den ene Gang efter den anden med overordentlig korte Mellemrum; hyppig viser Fuglen kun et Øjeblik Hovedet over Vandet. Herefter maatte man slutte, at disse Dyr vel noget længere end almindeligt kunne taale komplet Aandedrætssuspension; men at deres Hovedforskellighed fra de ikke dykkende Dyr dog væsentligst er at søge deri, at de kunne taale gentagen Aandedrætssuspension af flere Minutters Varighed kun kortvarig afbrudt ved en enkelt Respiration og vel at mærke paa samme Tid udføre et betydeligt Arbejde. Det Billede, man saaledes faar af Svømmefuglenes Dykken i naturlig Tilstand, er et andet, end det man faar ved Neddækning af tamme Ænder eller af de Hedykkere, der som omtalt bleve prøvede efter at være holdt længere Tid i Fangenskab. Naturligvis vilde det ogsaa være ganske nytteløst for Dykkefuglene at kunne udholde langvarig Aandedrætssuspension, naar de herved skulde henfalde i en apathisk Tilstand; deres stærkeste Arbejdsperiode falder just under Dykningen. For øvrigt synes Forholdet at være det samme for de dykkende Pattedyrs Vedkommende, kun at disse (Sæler og Hvaler) ere bedre Dykkere end de Svømmefugle, jeg havde Lejlighed til at undersøge. Finhvalernes Respiration foregaar, naar Dyrene svømme kraftigt men uforstyrret omkring, omtrent kun 3 Gange i Minuttet, altsaa langt sjældnere end for andre Pattedyrs Vedkommende, og hvad Sælhundenes Respiration angaar, har P. Bert ved et enkelt Forsøg

iagttaget, at Døden indtraadte efter 15 Minutters Neddykning under Vand, og han bemærker, at Dyrene i fri Tilstand efter Sælhundejægerens Angivelse sjælden blive mere end 3 à 4 Min. under Vand. Jeg har haft Lejlighed til i et større Akvarium at observere en Sælhund, der svømmede omkring paa det livligste og var ganske uforstyrret; i Løbet af de 20 Minutter, jeg observerede den, gik den saa godt som nøjagtig paa Sekunder hver fjerde Minut til Overfladen og tog et enkelt Aandedræt, hvorpaa den igen dykkede. For Sælernes Vedkommende have vi da ganske det samme Billede som for Svømmefuglenes, nemlig Evnen til ved en i Sammenligning med andre Pattedyr minimal Respirationsfrekvens at befinde sig i fuld Kraft for en længere Tid, hvorimod en blot noget længere udstrakt fuldstændig Luftberøvelse forholdsvis hurtigt fremkalder Bevægelsesløshed og Død. For at prøve disse iagttagelser experimentalt indesluttedes Svømmefuglene i rummelige Kurve med vide Masker, der ved en fastgjort Vægt kunde sænkes under Vand. I en saadan Kurv sænkedes en Lunde $\frac{3}{4}$ Minut under Vand, hvorpaa Kurven i 5 Sekunder holdtes i Overfladen af Vandet, saa at Fuglen kunde respirere; Kurven sænkedes derpaa strax igen i $\frac{3}{4}$ Minut. Dette fortsattes 20 Gange i Træk; efter 20de Gang var Fuglen fuldstændig kraftig og fløj omkring ved Udtagelsen af Kurven. Paa samme Maade kunde en Lomvi neddykkes 2 Minutter ad Gangen under Vand med 5 Sekunders Mellemlid 10 Gange umiddelbart efter hinanden, uden at den tog Skade. Det samme Resultat fik man ved efter Indlæggelse af en Trachealkanyle paa en Lomvi at spærre Trachea 1 Minut ad Gangen, derpaa tillade en enkelt Respiration og strax igen spærre; Tiden, der brugtes for den enkelte Respiration var fra 2 til 7 Sekunder. Dette kunde fortsættes 7 Gange i Træk, uden at Fuglen udmattedes. Da derpaa Trachea umiddelbart efter spæredes vedvarende, indtraadte Døden først efter $3\frac{3}{4}$ Minut, altsaa noget, men ikke meget tidligere end ved en Spærring uden forudgaaende indskrænket Respiration. Da saaledes Dykke-

fuglene med Hensyn til deres Aandedræt væsentlig adskiller sig fra andre varmblodige Dyr ikke saa meget ved at kunne taale fuldständig Aandedrætssuspension som ved at kunne taale flere Minutters Afbrydelse i Aandedrættet et stort Antal Gange efter hinanden, naar der kun gives Lejlighed til en ringe Luftfornyelse imellem hver Gang, maatte en væsentlig Del af Respirationsundersøgelserne bestaa i Bestemmelse af det respiratoriske Stofskifte i de Tidspunkter, der følge umiddelbart efter kortvarig Spærring. Resultaterne heraf ville blive anført i det følgende.

Blodundersøgelse. Antallet af Blodlegemer er ikke særlig stort, saaledes fandtes hos Lomvien c. 4,5 Mill., hos Lunden imellem 3,5 og 4,5 Mill. pr. Kubikmm. Blodlegemernes Størrelse blev maalt hos Lunden til: største Diameter 9μ (fra 8 til 10μ), mindste Diameter $4,9 \mu$ (fra 4 til $5,5 \mu$); hos Lomvien var Størrelsen omtrent den samme.

Trods det forholdsvis ikke store Antal af Blodlegemer var Blodet dog meget koncentreret; i Gennemsnit fandtes for 6 Lunder Vægtfylden lig 1,069 ved 17° , Tørstoffet lig 24,6 %; hos Lomvien fandtes som Middel af 3 Bestemmelser Tørstoffet lig 28,3 %. Ogsaa Jærnmængden i Blodet er høj, saaledes som nedenstaaende Tabel viser.

Middel af	Gram Jærn i 100 Kubikcm. Blod.
5 Lunder	0,066
2 Lomvier	0,071
3 Lomvier	0,075
3 Lomvier	0,080

Ved Rystning af Blodet med atmosfærisk Luft og efterfølgende Udpumpning fandtes den Iltmængde, Blodet kunde optage, ogsaa noget om end ikke meget større end sædvanlig hos varmblodige Dyr saaledes:

Middel af	Iltmængde (0° og 760 ^{mm}) optagen i 100 Kubikem. Blod.
4 Lunder	24,7
5 —	23,6
3 Lomvier	24,5
3 —	25,2
8 —	27,5

I det hele var Blodet saaledes gennemsnitlig noget mere koncentreret end sædvanlig, men dog ikke i højere Grad, end at det ofte vil være muligt hos Pattedyr individuelt at finde lige saa koncentreret Blod.

Som bekendt forstås ved Blodets specifikke Ilttholdighed den Mængde Ilt, Blodet ved 150^{mm}'s Ilttryk og almindelig Temperatur formaar at optage for hvert Gram Jærn. Den findes, som tidligere Undersøgelser have vist, varierende hos forskellige Individuer og hos samme Individ under forskellig Tilstand, idet dens Variationer ere et Middel til at regulere Iltspændingen i Blodet og dermed Iltmængden i Plasma uafhængig af den i hele Blodet (Blodlegemer + Plasma) øjeblikkelig tilstedeværende Iltmængde. Det laa da nær at formode, at en saadan Funktion fandtes særlig udtalt hos de her omtalte Dyr; men Forsøgene viste lige det omvendte. Den specifikke Ilttholdighed var konstant, og det lykkedes ikke hverken ved Aareladning eller ved Suspension af Aandedrættet, der hos Pattedyr ere saa virksomme Midler, at frembringe nogen Forandring deri, saaledes som efterfølgende Forsøg vise.

Forsøg I. 3 Lomvier forblødtes; det derved vundne Blod rystedes med atmosfærisk Luft ved Stuetemperatur; dernæst bestemtes Ilt (ved 0° og 760^{mm}) og Jærn; der fandtes:

Jærn = 0,08 %, Ilt = 27,50 %, heraf specifik Ilttholdighed = 344.

Forsøg II. 2 Lomvier, der aandede frit, forblødtes, og Blodet rystedes med atmosfærisk Luft som ovenfor.

Jærn = 0,0705 %, Ilt = 24,52 %, hvoraf specifik Iltholdighed = 348.

Hos 3 Lomvier, der havde opholdt sig under ganske de samme Forhold som de foregaaende, spærredes Trachea i 2 Minutter, hvorpaa de forblødtes. Blodet, der var meget mørkt, rystedes med atmosfærisk Luft som ovenfor; Analysen gav:

Jærn = 0,0748 %, Ilt = 25,24 %, heraf specifik Iltholdighed = 345.

Under Spærring af Trachea og altsaa under Forhold, hvor Dykkefuglene just have Brug for ethvert Regulationsmiddel, forandres den specifikke Iltholdighed saaledes ikke; men ogsaa under Aareladninger, der hos Pattedyr regelmæssig fremkalde en Forandring, holder den sig konstant, saaledes som følgende Forsøg vise.

Forsøg III. 5 Lunder aarelades Kl. 10 i nedenstaaende Forhold til deres Vægt.

Nr.	Fuglens Vægt.	Udtømt Blod.
1	370 Gram	22 Kubikem.
2	311 —	19 —
3	330 —	14 —
4	335 —	18 —
5	312 —	17 —

Samlet Vægt 1658 Gram. Ialt udtømt Blod 90 Kub^{em}
eller c. $\frac{1}{18}$ af Legemsvægten.

Blodet rystedes med atmosfærisk Luft, hvorefter Analysen gav:

Jærn = 0,0663 %, Ilt = 23,60 %, heraf specifik Iltholdighed = 356.

Kl. 3 forblødtes Fuglene, der efter Aareladningen ikke

havde vist særlig Mæthed. Efter Rystningen med atmosfærisk Luft indeholdt Blodet af

Jærn 0,045 % og af Ilt 15,95 %, hvoraf specifik Ilttholdighed = 354.

Aareladningen havde saaledes fuldstændig været uden Virkning.

Lomvierne havde da gennemsnitlig en specifik Ilttholdighed af 346, Lunderne af 355; Forskellen mellem disse to Tal er 2,6 % af Værdien. Paa denne Afvigelse kan der ikke lægges Vægt, da Æjlen i Bestemmelsen under Omstændigheder kan naa 3 % af Værdien. Middeltal af samtlige Bestemmelser er 349, altsaa omtrent som for Oxeblood.

Da den specifikke Ilttholdighed hos Svømmefugle er konstant, ligger det nær at antage, at det samme er Tilfældet hos andre Fugle. Blodet fra de to Dyreklasser — Fugle og Pattedyr — der ved Tilstedeværelsen af Kærne i Fuglenes Blodlegemer viser en saa stor anatomisk Afvigelse, vilde saaledes, hvad det hidtil ikke er lykkedes at paavise, ogsaa funktionelt i et væsentligt Punkt vise Forskel. Spørgsmaalet, der har megen Interesse, kræver for at blive endelig afgjort yderligere Undersøgelser for andre Fugles Vedkommende.

Jeg har i December 1891 ved en Delfinfangst her i Landet haft Lejlighed til at undersøge Hvalblod. Resultatet anføres her, da det maaske kan have nogen Interesse til Sammenligning med Dykkefuglenes Blod. Blodet indeholdt af Blodlegemer 7,9 Mill. i Kubik^{mm}, af Tørstof 26,68 % og af Jærn 0,0726 %; Tørstof og Jærn fandtes saaledes omtrent i samme Mængde som i Lomviernes Blod; men Iltmængden var højere nemlig 30 Kubik^{cm} i 100 Kubik^{cm} Blod. Den specifikke Ilttholdighed, der blev bestemt baade i Blod og udvaskede Blodlegemer samt det deraf fremstillede Hæmoglobin, var 413 altsaa betydelig over det almindelige Middel, hvad der giver os saa godt som Sikkerhed for, at Funktionen er variabel hos Hvalerne i Modsætning til, hvad vi have fundet hos Dykkefuglene.

Endnu maa omtales nogle Iagttagelser over Blodets Koagulation. Disse stemme fuldstændig overens med, hvad Delezenne har offentliggjort angaaende Fugleblodets Koagulation i «Compt. rend.», Tome 122 (1896) og kunne derfor beskrives

i Korthed. Det saavel af en Arterie som af en Vene gennem en indlagt Kanyle udtømte Blod koagulerer særdeles langsomt, tidligst i Løbet af en halv Time. Den mindste Smule Lymfe, der tilsættes, indleder hurtig en Koagulation. Det er hertil nok, at der røres rundt med en Naal dyppet i Væsvædske. Blodet, der strømmer ud fra Saar og kommer i Berøring med Vævene, koagulerer derfor rask.

Som allerede tidligere nævnt har P. Bert iagttaget, at det Blod, der ved Forblødning kan vindes fra Dykkefuglene, udgør en større Procent af Legemets Vægt, end Tilfældet er for andre Fugles Vedkommende. Lignende Iagttagelser ere tidligere angivne for Hvalers og Sælens Vedkommende. Der er da Rimelighed for, at de dykkende Dyr have en større Blodmængde end den sædvanlige. Imidlertid er denne ikke direkte bestemt, og Mulighed for Fejlkilder er ved de tidligere Forsøg ikke udelukket. Det var jo for det første muligt, at Blodet under Udstrømningen fortyndedes; i ringere Grad er dette vel altid Tilfældet, og det kunde muligvis her spille en større Rolle. Imidlertid viser det direkte Forsøg, at den først og sidst udtømte Portion af Dykkefuglenes Blod har samme Koncentration. Saaledes var Antallet af Blodlegemer hos en Lomvi, der vejede 645 Gram, 4,5 Mill. i Kubik^{mm}; umiddelbart efter at der var udtømt 44 Gram Blod eller 6,8 % af Legemsvægten, var Antallet uforandret 4,5 Mill.; en Fortynding havde saaledes ikke fundet Sted. Paa den anden Side forelaa der jo imidlertid den Mulighed, at Blodet hos Svømmefuglene udtømtes fuldstændigere end hos andre Dyr, hvor der altid bliver en betydelig Blodmængde tilbage, efter at Døden er indtraadt; dette kunde være Grunden til den større Mængde Blod, man hos de nævnte Fugle fik ved Forblødning, og som i Virkeligheden ikke naar op til de 7,5 %, som hos Pattedyrenene er den almindelige Blodmængde. Af talrige herhen hørende Forsøg belyses dette ved følgende Exempler.

Nr.	Dyr	Vægt i Gram	Udtømt Gram Blod	% af Legems- vægten
1	Lømvi	635	45	7,1
2	do.	615	41	6,7
3	do.	580	40	7,0

Højere Tal have vi ikke fundet, af og til lavere. For at løse Spørgsmaalet staar da kun tilbage den direkte Vej, at bestemme Blodmængden efter Panum-Heidenhains Methode ved først at tage en Prøve Blod og sammenligne dennes Farvekraft med Farvekraften af den mere fortyndede Blodvædske, man faar ved Forblødning af Dyret gennem Carotis og Udskylning af Karrene med 0,7 % Chlornatrium gennem Vena jugularis, samt endelig at addere hertil den Mængde Blod, der efter Farvebestemmelsen kan vindes af det finthakkede Legeme ved Ud-ludning med Vand. Hos mindre Dyr som de Fugle, her er Tale om, iværksættes Finfordelingen af det døde Legeme hensigtsmæssigt og let ved at lade det in toto passere gennem en mindre Kød hakkemaskine, efter at Fjerene ere afplukkede, Galdeblære og Tarme udtagne. Efter denne Methode ere følgende Bestemmelser udførte.

Nr.	Dyr	Vægt i Gram	Den samlede Blod- mængde i Gram efter Bestemmelse af Farvekraften	% af Legemets Vægt
1	Lunde	325	39	12
2	do.	292	33	11,3
3	Lømvi	787	108	13,7
4	do.	747	91	12,2

Under Inanition forholder Blodmængden sig som hos Pattedyr, i det Faldet kun er meget ringe; saaledes fandtes hos en Lunde paa 5te Inanitionsdag Vægten lig 268 Gram, Blodmængden 28,4 Gram, altsaa 10,6 % af Legemets Vægt.

Hos Svømmefugle er da Blodmængden betydelig større end hos de undersøgte Landpattedyr, hvor den som nævnt kun er c. 7,5 % af Legemsvægten. Som Kontrol anstillede vi et Par Forsøg efter samme Methode paa ikke dykkende Fugle og fandt her Blodmængden, som det ses af det følgende, omtrent at være 7 %.

Due, Vægt 308 Gr., Blodmængde 20,7 Gr., 6,7 % af Legemsvægten
 Due, — 341 — — — — 24,6 — 7,2 % — — — —

At den store Blodmængde, Svømmefuglene indeholde, er et begunstigende Moment for at taale Aandedrætssuspension, er selvfølgelig. Hvormegen Vægt der bør tillægges dette Moment, kunne vi danne os et Begreb om, da i vore Forsøg saavel Blodmængden som Blodets maximale Indhold af Ilt er bestemt. Sættes for de undersøgte Svømmefugle Blodmængden til 12 % og Iltmængden i 100 Kbcm. til 25 Kbcm., faas den Iltmængde, der ved fuld Mætning af Blodet med denne Luftart er til Disposition pr. Kilo af Dyr, at være 30 Kubik^{cm}, medens den analoge Størrelse for et almindeligt Pattedyr med 7,5 % Blod og 21 % Ilt i Blodet kun er 15,8. At dette, alt andet lige, er et for Svømmefuglenes Respiration stærkt begunstigende Moment er tydeligt, men om det er Hovedmomentet ved den Evne, de have til at taale Aandedrætssuspension, er dermed ikke afgjort. For de forskellige Dyrearter kunne nemlig ikke alle øvrige Faktorer sættes lige, specielt er Forbruget af Ilt pr. Kilo og Time meget varierende. Medens det for et Menneske og for større Pattedyr omtrentlig kan sættes til 700 Kubik^{cm} pr. Kilo og Time, saa er det hos smaa Dyr som Svømmefugle betydelig højere, nemlig lavt regnet omkring 2000 Kubik^{cm} pr. Kilo og Time. Hvor længe et Dyr kan undvære Aandedræt og dog vedblive at være fuldt kraftigt, afhænger naturligvis ikke alene af den Mængde Ilt, det har disponibelt i sit Blod, men ogsaa af Størrelsen af Forbruget i en given Tid. Naar de dykkende Dyr som Svømmefuglene kunne udholde under livlige Bevægelser at undvære Lufttilgang langt længere end et Menneske

eller nærstaaende Pattedyr, kan Hovedgrunden ikke søges i den større Iltmængde, der er i Blodet, da dette rigelig opvejes af det livlige Forbrug pr. Kilo; men der maa være andre Aarsager til Stede.

Det kunde tænkes, at der ved Neddykning under Vand indtraadte et ringere Stofskifte, forbundet med et Temperaturfald. Herved kunde maaske Livet opretholdes i længere Tid, paa samme Maade som den almindelige Mus, saafremt den omgivende Temperatur er ringe, efter Bock's Undersøgelser kan blive koldblodig ved formindsket Lufttilgang og opretholde Livet ved et minimalt Forbrug af Ilt; men i bekendte Tilfælde af denne Art falder Dyret hen i en apathisk Tilstand. Noget saadant kan vel blive Tilfældet med tamme Svømmefugle (Ænder), der holdes i længere Tid neddykkede under Vand; men det er ikke Tilfældet for de vilde Svømmefugles Vedkommende, der ere Hedykkere, og som just under Dykningen udføre et betydeligt Arbejde ved at svømme; heller ikke ser man hos disse Temperaturen falde, uden at Døden indtræder. Endvidere vise Forsøg, som skulle omtales i det følgende, at Stofskiftet ikke falder under Spærring af Trachea. Det ligger da nær at antage, at Dykkefuglene ikke forringe Stofskiftet, men forandre dets Art, naar Luftadgangen forhindres. Det vil i saa Henseende være en videre Udvikling af den alle varmbloedige Dyr iboende Evne til at forlægge de forskellige Faser i Stofskiftet til forskellig Tid¹⁾. For at prøve en saadan Formodnings Berettigelse er det nødvendigt at anstille Respirationsforsøg og særlig at bestemme den respiratoriske Kvotient under forskellige Forhold. Dertil ville vi nu vende os, idet vi først betragte **Respirationen** før og efter Aareladning, samt hvad det direkte Forsøg lærer os om Aareladningens Indflydelse paa Evnen til at taale Aanddrætssuspensionen.

Med Hensyn til det sidste Spørgsmaal anstilledes følgende

¹⁾ Se Bohr og Henriques l. c.

Forsøg. Fra en Lunde udtømtes noget over Halvdelen af dens Blodmængde, og en lige saa stor Mængde 0,7 % Chlor-natrium injiceredes gennem Vena jugularis. $\frac{3}{4}$ Time efter neddykkedes den aareladte Fugl sammen med to uskadede i Kurv, $\frac{3}{4}$ Minut ad Gangen med 5 Sekunders Mellemlum, 7 Gange i Træk. Samtlige Fugle taalte Neddykningen godt, dog var den aareladte noget mattere end de normale, Den aareladte Fugl havde i dette Tilfælde for Vægtenheden noget mindre Ht i Blodet end almindelige ikke dykkende Fugle, der ikke taale en Aandedrætssuspension som den beskrevne. Den større Blodmængde hos Dykkefuglene er da ikke det væsentligste Moment for deres særlige Evne, men naturligvis savner den ikke Betydning herfor, og den aareladte Fugl var jo ogsaa noget mattere efter Dykningen end de normale. I det følgende Forsøg paa en Lomvi bestemtes tillige det respiratoriske Stofskifte før og efter Aareladningen. I Trachea var indlagt en Kanyle, hvorfra der aandedes igennem Müllerske Ventilflasker; Trykket i disse, der spærres med Vand, maa gøres muligst ringe, da Fugle paa Grund af deres særlige Respirationsmekanisme ikke kunne overvinde selv mindre betydelige Tryk. Fra Udaandingsflaskerne førtes Luften gennem et lille Gasuhr; under Vejs toges kontinuerlig Prøve af Expirationsluften over Kviksølv. Gasuhret var gjort særdeles letbevægeligt, idet den sædvanlige Tandhjulsoverføring fuldstændig var udeladt. Forsiden af Gasuhret dannes da af en Glasplade, der er forsynet med en cirkulær Inddeling, og Randen af den bevægelige Tromle bærer en Viser; herved kan Brøkdelen af en hel Omdrejning aflæses. Antallet af hele Omdrejninger bestemmes ved, at Viseren en Gang under hver Omdrejning strejfer et tyndt Guldblod, hvorved der sluttes en elektrisk Kontakt. Analysen af Expirationsluften udførtes med Pettersons Apparat. Lomviens Vægt var 765 Gram. Expirationsluftens Sammensætning var: $CO_2 = 4,01\%$, $O_2 = 15,56\%$. Respirationsbestemmelsen gav pr. Kilo og Time: CO_2 853

Kubik^{cm}, $O_2 = 1263$ Kubik^{cm}; den respiratoriske Kvotient var saaledes 0,675.

Derefter spærredes Trachea i 2 Minutter, hvorpaa der udførstes 5 kunstige Respirationer hver paa 60 Kubik^{cm}. Umiddelbart efter lukkede^s Trachea atter i 2 Minutter og Spærringen afløstes af 5 kunstige Respirationer; denne Turnus gentoges 5 Gange i Træk. Den 4de Gang var Udaandingsluftens Sammensætning: $CO_2 = 10,23\%$, $O_2 = 11,95\%$; efter 5te Gang var Respirationen meget anstrængt. Derefter udtømtes 44 Gram Blod (circ. 48 % af Blodmængden), der erstattedes med 0,7 % Chlornatriumopløsning. En halv Time efter bestemtes atter det respiratoriske Stofskifte. Udaandingsluftens Sammensætning var: $CO_2 = 2,75\%$, $O_2 = 19,81\%$; pr. Kilo og Time fandtes: udskilt $CO_2 = 861$, optaget $O_2 = 1471$ Kubik^{cm}, respiratorisk Kvotient = 0,585. Der anstilledes en Turnus som ovenfor beskrevet med 2 Minutters Spærring og 5 kunstige Respirationer, 5 Gange i Træk. Umiddelbart efter den 5te Gang døde Fuglen. Ved 4de Gang var Sammensætningen af Udaandingsluften: $CO_2 = 7,92\%$, $O_2 = 11,84\%$. Aareladningen har her som i foregaaende Forsøg bevirket ikke et Ophør, men vel en Svækkelse af Evnen til at taale Luftsuspension. Sammenligning mellem de to Respirationsforsøg viser, at Kulsyreudskilningen er bleven saa godt som uforandret, medens Iltoptagningen er stegen ikke saa lidt efter Aareladningen. Ved Sammenligning af Expirationsluften umiddelbart efter 4de Gangs Spærring af Trachea i ovenstaaende Turnusforsøg viser det sig, at Iltforbruget her er saa godt som uforandret efter Aareladningen, medens Kulsyreudskilningen er tagen betydelig af. Aareladningen bevirker saaledes et Fald i den respiratoriske Kvotient, og Forsøget synes at vise, at Blodmanglen mere rammer Kulsyredannelsen end Iltforbruget. Det er værd at lægge Mærke til, da de Forsøg, som vi nu ville gaa over til, over Stofskiftet umiddelbart efter Aandedrætssuspension vise en stærk Forøgelse af Kulsyredannelsen, naar Aandedrættet atter gives

frit. Det kunde herefter synes, som den større Blodmængde hos Dykkefuglene nok saa meget havde Betydning for en Kulsyredannelse som for et Iltforbrug.

For at undersøge et af de for vort Spørgsmaal vigtigste Punkter, nemlig Forandring af **Stofskiftet ved Suspension** af Aandedrættet, gik man frem paa den Maade, at der først udførtes et normalt Respirationsforsøg i Løbet af 10 Min. Umiddelbart derefter spærredes Trachea, i Reglen i c. 4 Minutter. Strax efter Ophør af Spærringen bestemtes Respirationen for den nærmest paafølgende Tid saaledes som følgende Exempel viser.

Lomvi, Vægt 600 Gram. Samtlige Luftmængder ere udtrykte i Kbcm. ved 0° og 760^{mm} Tryk. Trachea er spærret fra Kl. 11^h3'—11^h7'.

	Normal Respiration	Efter Spærringen
Expirationsluft	1365	995
% CO ₂	5,88	10,49
% O ₂	12,71	9,71
Udskilt CO ₂	80	104
Optaget O ₂	122	115
Pr. Kilo { Udskilt CO ₂ .	800	2080
og Time { Optaget O ₂ .	1220	2300
$\frac{CO_2}{O_2}$	0,651	0,905
Varighed	10 ^h 49'—10 ^h 59'	11 ^h 7'—11 ^h 12'

Efter at Trachea havde været spærret i 4 Minutter, blev der altsaa i de næste 5 Min. optaget 115 Kbcm. Ilt. Da Fuglen ikke havde respireret i de 4 Min., der gik lige forud for denne Optagelse, repræsenterede de 115 Kbcm. egentlig en Iltoptagelse for 9 Min. I de 10 Min., der gik forud for Spærringen, var

Iltoptagelsen 122 Kbcm.; 5 Mm. efter at Spærringen var ophørt, har saaledes Fuglen faaet optaget saa megen Ilt, at Virkningen af Aandedrætssuspensionen er helt kompenseret. Men hvad Kulsyreudskilningen angaar, saa er den bleven betydelig større, end den maatte blive for simpelthen at kompensere Aandedrætssuspensionen; den var for de 10 Min., der gik forud for Spærringens Begyndelse, 80 Kbcm., for de paafølgende 9 Min. 104 Kbcm. Følgelig er den respiratoriske Kvotient ($\frac{CO_2}{O_2}$) stegen betydelig, idet der under Aandedrætssuspensionen er foregaaet en Omsætningsproces, hvor Kulsyredannelsen har været i Overvægt over Iltforbruget, hvad enten Grunden hertil har været, at der ved Siden af den sædvanlige Forbrænding er foregaaet en Kulsyreafspaltning, eller at der er forbrændt Stoffer med højere Kvotient end de, der omsættes ved den normale Respiration. Den i dette Forsøg beskrevne Stigning af Kvotienten, efter at Trachea har været spærret, er et fuldstændig konstant Fænomen, som vi have fundet i talrige Tilfælde. Efter al Sandsynlighed er da Dykkernes Evne til at taale Aandedrætsmangel begrundet i deres Evne til at udvikle Energi ved en Stofomsætning, hvortil der kun udkræves et ringe Iltforbrug. Det var da at vente, at der til Tider hos disse Dyr, naar de have rigelig Adgang til Iltoptagelse, maa foregaa den omvendte Proces, hvor der bruges megen Ilt i Forhold til den dannede Kulsyre; thi der foreligger slet ingen Grund til at antage, at Omsætningen hos disse Dyr ikke, som hos andre, taget gennemsnitlig skulde være en Forbrændingsproces med en Kvotient, der svarer til den Føde, de fortærer.

Dette viser sig da ogsaa at være Tilfældet, og Kompensationen indtræder meget hurtigt; allerede 15 à 20 Min. efter at Spærringen er ophørt, er Omsætningen med en lavere Kvotient end normalt i fuld Gang. Ogsaa dette er et konstant Fænomen. Til at illustrere det tjener følgende Exempel.

Lomvi, Vægt 685 Gram. Efter det normale Respirationsforsøg (I) spærredes Trachea i 4 Min. (5^h25'—5^h29'), umiddelbart derefter udførtes Respirationsforsøg (II) af 5 Minutters Varighed, og 15 Min. efter paany et Repirationsforsøg (III); derefter spærredes Trachea igen i 4 Min. (6^h9'—6^h13'), og der udførtes atter et Respirationsforsøg (IV) umiddelbart efter, og et (V) efter 14 Min. Forløb. Derefter spærredes Trachea i 4½ Min., hvorefter der anstilledes Respirationsforsøg (VI).

	I	II	III	IV	V	VI
Expirationsluft . . .	3244	2240	1621	2963	1891	1601
% CO ₂	4,83	8,64	5,25	8,17	4,17	7,46
% O ₂	15,05	12,17	12,98	13,77	14,62	12,38
Udskilt CO ₂	155	193	84	241	78	119
Optaget O ₂	205	200	142	208	133	144
Pro Kilo { Udsk. CO ₂	1361	3375	740	4220	684	2312
og Time { Optag. O ₂	1793	3505	1245	3649	1161	2799
$\frac{CO_2}{O_2}$	0,759	0,963	0,594	1,16	0,589	0,827
Varighed	5 ^h 8'-5 ^h 18'	5 ^h 29'-5 ^h 34'	5 ^h 49'-5 ^h 59'	6 ^h 13'-6 ^h 18'	6 ^h 32'-6 ^h 42'	6 ^h 52'-6 ^h 57'

Forsøget viser tydelig udtalt, at Omsætningen med den høje Kvotient, der indtræder strax efter Spærringens Ophør, og som til Dels foregaar under selve Spærringen, kompenseres af Omsætninger med meget lav Kvotient allerede i Løbet af det følgende Kvarter.

Den fortrinsvise Kulsyreudskilning efter Aandedrætssuspension fremgaar ogsaa af et stort Antal Forsøg, anstillede paa den Maade, at Trachea spærredes i 2 Min., hvorefter der foretoges en kortvarig kunstig Respiration og atter Spærring. Rækkefølgen af Spærring og kunstig Respiration fortsættes det størst mulige Antal Gange efter hinanden. Herpaa anføres følgende Exempler.

Lomvi, Vægt 730 Gram. Først Bestemmelse af den normale Respiration; dernæst 2 Minutters Spærring af Trachea efterfulgt af 5 kunstige Respirationer, hver paa 70 Kbcm.; dette gentages 7 Gange. Ved den 7de Gang døde Fuglen.

	Expirationsluft		
	% CO_2	% O_2	$\frac{CO_2}{O_2}$
Normal	5,94	12,72	0,662
1. Gang	7,82	10,80	0,718
3. —	8,89	12,75	1,011
5. —	7,34	14,36	1,123

Lunde, Vægt 323 Gram. Spærring af Trachea 1 Minut, hvorefter der af den afspærrede Respirationsluft tages en Prøve paa 20 Kbcm., der erstattes med en lige saa stor Mængde atmosfærisk Luft; derpaa paany Spærring; gentaget 15 Gange i Træk.

	Expirationsluft	
	% CO_2	% O_2
1. Gang	5,84	9,18
2. —	7,15	6,81
3. —	9,49	5,87
4. —	11,41	5,09
6. —	13,51	5,56
9. —	13,67	6,84
12. —	13,25	8,16

Lomvi, Vægt 780 Gram. Spærring af Trachea 2 Minutter, derefter tages en Prøve af den afspærrede Respirationsluft paa 54 Kbcm., der erstattes af en lige saa stor Mængde atmosfæ-

risk Luft, hvorpaa paany Spærring; gentages i denne Rækkefølge 4 Gange, uden at Fuglen dør.

	Expirationsluft	
	% CO_2	% O_2
1. Gang	6,72	7,84
2. —	9,92	4,02
3. —	12,14	4,30
4. —	15,81	4,17

I dette sidste Forsøg bliver Iltoptagningen efter 2den Gang fuldstændig konstant; Kulsyreudskilningen er derimod under hele Spærringens Forløb stærkt stigende. Disse Forsøg vise os da samme Forandring i det respiratoriske Stofskifte under Spærringen, som vi fandt af Respirationsforsøgene anstillede umiddelbart efter Spærringens Ophør.

En anden Fremgangsmaade, egnet til at belyse disse Forhold, er **Indaanding af iltfattig Luft**. Ogsaa herved vil der blive Brug for Evnen til at lade de sædvanlige Stofskifteomsætninger erstattes ved saadanne, hvor Kulsyreafspaltning træder i Forgrunden. Naturligvis vil man kun kunne vente stærkt udprægede Resultater, naar Ilten findes i Respirationsluften i en saadan Procent, at dens Optagelse vel endnu kan finde Sted, men med Besværighed. Hvor et saadant Punkt ligger, er imidlertid en Del forskelligt. Dette ses blandt andet deraf, at den Luft, der bliver tilbage i Luftsækkene, ved fuldstændig Spærring af Trachea til Fuglens Død kan indeholde fra 1,5 til over 4 % Ilt. Det vilde ved et Forsøg med Indaanding af iltfattig Luft derfor være heldigt at have en hel Række af Luftblandinger til sin Raadighed og at prøve dem successivt paa samme Individ. Hertil udfordres imidlertid et større Antal Gasometre, end vi ved de særlige Forhold, som Arbejdet udførtes under, var i Besiddelse af, og vi maatte derfor nøjes med at lave en enkelt Luftblanding af passende Sammensætning og se, om vi tilfæl-

dig skulde have naaet det rette. I alle Tilfælde fandt vi i god Overensstemmelse med, hvad vi hidtil have set ved disse Fugles Respiration, en Stigning af Kvotienten, saaledes f. Ex. i følgende Forsøg.

Lunde, Vægt 350 Gram. Indaanding af en Luftblanding, der indeholdt 6,54 % Ilt og 0,05 % Kulsyre.

Expirationsluft 3478 Kbcm.							
	% CO_2 1,53						
	% O_2 5,13						
pr. Kilo og Time	<table style="display: inline-table; border-left: 1px solid black; border-right: 1px solid black;"> <tr> <td style="padding: 0 5px;">udskilt CO_2</td> <td style="padding: 0 5px;">882 Kbcm.</td> </tr> <tr> <td style="padding: 0 5px;">optaget O_2</td> <td style="padding: 0 5px;">835 —</td> </tr> <tr> <td style="padding: 0 5px;">$\frac{CO_2}{O_2}$</td> <td style="padding: 0 5px;">1,06</td> </tr> </table>	udskilt CO_2	882 Kbcm.	optaget O_2	835 —	$\frac{CO_2}{O_2}$	1,06
udskilt CO_2	882 Kbcm.						
optaget O_2	835 —						
$\frac{CO_2}{O_2}$	1,06						
Varighed 7 ^h —7 ^h 10'.							

Da Kvotienten normalt altid hos disse Dyr er omkring 0,7, er der saaledes foregaaet en i Forhold til Ilten betydelig Kulsyreudskillelse.

Endnu stærkere træder dette frem i det følgende Forsøg.

Lunde, Vægt 350 Gram. Inspirationsluftens Sammensætning:

6,80 % Ilt, 0,01 % Kulsyre.							
Expirationsluft 2737 Kbcm.							
	% CO_2 2,65						
	% O_2 6,26						
pr. Kilo og Time	<table style="display: inline-table; border-left: 1px solid black; border-right: 1px solid black;"> <tr> <td style="padding: 0 5px;">udskilt CO_2</td> <td style="padding: 0 5px;">2253 Kbcm.</td> </tr> <tr> <td style="padding: 0 5px;">optaget O_2</td> <td style="padding: 0 5px;">333 —</td> </tr> <tr> <td style="padding: 0 5px;">$\frac{CO_2}{O_2}$</td> <td style="padding: 0 5px;">6,05</td> </tr> </table>	udskilt CO_2	2253 Kbcm.	optaget O_2	333 —	$\frac{CO_2}{O_2}$	6,05
udskilt CO_2	2253 Kbcm.						
optaget O_2	333 —						
$\frac{CO_2}{O_2}$	6,05						
Varighed 4 ^h 39'—4 ^h 45'.							

I ovenstaaende Forsøg, hvor Iltoptagelsen kun er ringe, er Kulsyreudskilningen pr. Kilo og Time endda særdeles høj sammenlignet med den normale Kulsyreudskilning hos Lunden.

I nedenstaaende Forsøg med en Lomvi af Vægt 720 Gram er tillige den normale Respiration bestemt før Indaanding af den iltfattige Luft. Denne indeholdt 5,38 % Ilt og 0,03 % Kulsyre. Der udførtes først et normalt Respirationforsøg (I).

Forsøget med iltfattig Luft (II) udførtes først efter at Fuglen havde aandede nogle Litre af Blandingen. Respirationen anstrængt.

	I	II
Expirationsluft	5762	4154
% CO_2	2,50	2,03
% O_2	17,56	4,53
Pr. Kilo { Udskilt CO_2	1181	1154
og Time { Optaget O_2 .	1796	456
$\frac{CO_2}{O_2}$	0,66	2,53
Varighed	2 ^h 52'—3 ^h 2'	3 ^h 9'—3 ^h 15'

Dette Forsøg frembyder særlig Interesse, idet Kulsyreudskillelsen under Indaandingen af den iltfattige Luft har holdt sig saa godt som fuldstændig lige stor med den normale Kulsyreudskillelse, medens Iltoptagelsen kun er $\frac{1}{4}$ af den normale.

Forsøgene med iltfattig Luft støtte saaledes i høj Grad den ovenfor udviklede Anskuelse om, at Støfskiftet hos disse Dyr forandrer sin Natur, naar der kun er ringe Adgang til Ilt.

I de hidtil omtalte Forsøg har Iltprocenten været højere end i den Luft, der kan udsuges af Luftsækkene, efter at Døden er indtraadt ved Trachealspærring. Forsøger man at lade Iltmanglen i den indaandede Luft være ringere end 1,5 %, faar man et overraskende forskelligt Billede, idet Fuglene da dø i meget kort Tid, langt hastigere end ved Spærring af Trachea, saaledes som følgende Forsøg vise.

En Lunde aandede ren Brint. Efter at der var indaandede 400 Kbcm. i 1 Minut 45 Sekunder, stod Respirationen fuldstændig stille, og Fuglen var reflexløs; der indlededes strax kunstig Respiration af atmosfærisk Luft, hvorefter den hurtig rettede sig. Paa en anden Lunde, der ligeledes aandede ren Brint, ophørte Respiration og Reflexer efter 1 Minut 55 Sek.; kunstig Respiration bragte den atter til Live. Den hurtige Kvælning af iltfri Luft ses ligeledes af følgende Forsøg:

Efter at en Lomvi havde indaandet ren Brint i $\frac{1}{2}$ Minut, spærredes Trachea; der kom strax i Modsætning til, hvad man ellers ser, hæftige Kramper; Død indtraadt efter $\frac{1}{4}$ Minut.

I de Tilfælde, hvor Respirationen igen kom i Gang, indtraadte en tetanisk Tilstand, som ikke i Forsøg af nogen anden Art blev iagttagen. At det ikke var Brinten, som herved havde nogen Indvirkning, men Manglen paa Ilt, ses af følgende Forsøg, hvor der indaandedes Kvælstof.

En Lomvi aandede i 1 Minut 645 Kbcm. Luft af følgende S sammensætning:

Ilt = 1,08 %, Kvælstof = 97,08, Kulsyre = 1,84.

Derpaa spærredes Trachea i $1\frac{1}{2}$ Minut, hvorefter den afspærrede Luft indeholdt 6,12 % Kulsyre og 1,53 % Ilt. Da Spærringen ophørte, aandede Fuglen atmosfærisk Luft, og der indtraadte strax en tetanisk Tilstand, der varede i 15 Minutter. Efter at Fuglen i en halv Time havde indaandet atmosfærisk Luft, aandedes atter kvælstofholdig Luft af ovenstaaende S sammensætning. Efter at der i $1\frac{3}{4}$ Minut var aandet 940 Kbcm., indtraadte Døden. Kunstig Respiration havde ingen Virkning. Expirationsluften havde under Kvælstofaandingen følgende S sammensætning:

3,59 % Kulsyre, 2,12 % Ilt.

Den i ovenstaaende Forsøg anvendte Respirationsluft (1,05 % Ilt) aandedes dernæst af en Lunde; efter at der i $2\frac{3}{4}$ Minut var passeret c. 1 Liter kvælstofholdig Luft, døde Fuglen og kunde ikke bringes til Live ved kunstig Respiration. Expirationsluftens S sammensætning var:

2,79 % Kulsyre, 1,34 % Ilt.

Sammenfatte vi ovenstaaende Forsøg, se vi da, at de undersøgte Dykkefugle ikke ere i Stand til i kendelig længere Tid end almindelige varmbloedige Dyr helt at undvære Ilttilførsel. Endvidere kan bemærkes, at Døden indtræder ved Stilstand af Respirationsbevægelse og næsten samtidig Tab af al Reflex. Lykkes det ved rettidig kunstig

Respiration at bringe Dyrene til Live, indtræder en tetanisk Tilstand; altsaa har den kortvarige Iltmangel udøvet en betydelig Virkning paa Nervesystemet. Med Hensyn til Aarsagen til den hurtige Død kunde man tænke paa, at Blodet under Indaanding af den næsten iltfri Luft mistede for megen Ilt til Expirationsluften, der jo i Virkeligheden i de ovenstaaende Forsøg indeholder mere Ilt end Inspirationsluften. Denne Forklaring kan imidlertid ikke være fyldestgørende, da Ilttabet til Expirationsluften er for ringe til saa hurtigt at medføre Døden. I de ovenstaaende Forsøg har Lomvien fra Blodet afgivet c. 10 Kbcm. Ilt til Expirationsluften, medens den samlede Iltmængde, der indeholdtes i dens Blod kan beregnes til 33 Kbcm.; Lunden har til Expirationsluften afgivet c. 2,5 Kbcm. Ilt, medens dens Blod har indeholdt 9 Kbcm. Et Ilttab af denne Størrelse kan vi ikke tilskrive saa stor Virkning; thi ved Spærring af Trachea mister Blodet hos en Lomvi i Løbet af de første Minutter over Halvdelen af sin Ilt, og dog taales Spærring i yderligere 4 Minutter. Heller ikke kan den tetaniske Tilstand, der opstaar efter Indaanding af Kvælstof, forliges med en Forklaring som den ovennævnte; thi selv naar Spærring af Trachea drives saa vidt, som det overhovedet kan taales, og Blodet derved er blevet særdeles iltfattigt og mørkt, ses aldrig nervøse Symptomer af denne Art, naar Aandedrættet gives frit. Maaske er Grunden til den iltfri Lufts skadelige Virkning derfor snarere at søge i en Indvirkning paa Lungens Epithel, som muligvis herved sættes ud af Funktion; en saadan Omtaalelighed for Iltmangel er jo ikke ukendt hos dyriske Væv, men findes f. Ex. hos de varmlodige Dyrs Muskler og Hjerne. Den Omstændighed, at Kulsyreudskilningen ved Indaanding af Luft, der indeholder c. $5\frac{1}{2}$ % Ilt, med et minimalt Iltforbrug kan holde sig fuldstændig paa samme Højde som normalt, se Side 22, medens Døden hurtigt indtræder ved Indaanding af 1 % iltholdig Luft, kunde finde sin Forklaring, saafremt Lungecellerne som saa mange andre Væv krævede Ilt af en vis ringe Spænding

til deres Funktion. En saadan Forestilling er foreløbig kun en Formodning, men, som det forekommer mig, ikke uden en vis Rimelighed, naar Hensyn tages til de nyere Oplysninger om Lungens Rolle ved Kulsyre-dannelsen¹⁾. Hvorledes det end forholder sig hermed, vise Forsøgene, at Dykkefuglene kunne nøjes med lidt Ilt og dog under en betydelig Kulsyreudskilning vedligeholde Livet; men at de ikke helt kunne undvære Ilt selv i meget kort Tid. Heri er Grunden at søge til, at Trachealspærring ikke taales saa meget længere hos disse Dyr end hos andre; deres Særstilling beror paa i højere Grad end sædvanligt hos andre varmblodige Dyr imellem forholdsvis lange Perioder af Aandedrætssuspension at kunne nøjes med et enkelt Aandedræt.

Til Slutning skal endnu anføres nogle Forsøg med **Indaanding af Kulilte**. Efter hvad der hidtil er fremsat, laa det nær at antage, at Dykkefuglene bedre end andre Fugle kunde taale Kulilte, som, naar den ikke indaandes i for høje Procenter, væsentligst virker ved sin Affinitet til Hæmoglobin og derved vanskeliggør Iltoptagningen, medens der dog samtidig kan være lige saa megen Ilt i Indaandingsluften som i almindelig atmosfærisk Luft, hvorved man undgaar en mulig stedfindende skadelig Indvirkning paa Lungecellerne af iltfattig Luft. Forsøgene viste ogsaa, at en Luft med 1 % Kulilte taales af disse Fugle i indtil 20 Minutter. Herved stiger den respiratoriske Kvotient betydeligt²⁾; ogsaa her findes der en i Forhold til Ilten betydelig Kulsyreudskilning. Af Betydning er, at Temperaturen ikke falder under Forgiftningen. Saaledes som paavist af Bock taale enkelte varmblodige Dyr (f. Ex. Mus) Kulilten i længere Tid ved, at deres Temperatur falder til noget over Stuetemperatur, medens deres Stofskifte bliver minimalt; om noget saadant er her ikke Tale, Temperaturen har efter

¹⁾ Bohr og Henriques l. c.

²⁾ conf. Bock, Kulilteintoxication. Kbhvn. 1895.

Døden hos de kulilteforgiftede Fugle snarere vist sig højere end normalt (40°).

Lunde, normal Respirationsforsøg (I); derefter Indaanding af Kulilte indtil Respirationsbevægelserne ophørte (15 Min.); Under den første Halvdel af denne Periode toges Expirationsprøve (II), under den anden Halvdel Expirationsprøve (III). Respirationsbevægelserne bragtes atter i Gang ved en kortvarig kunstig Respiration; 2 Minutter efter udførtes Respirationsforsøg (IV).

Respirationsforsøg	Expirationsluft		
	% CO ₂	% O ₂	$\frac{CO_2}{O_2}$
I	3,43	16,35	0,67
II	3,49	18,20	1,30
III	2,31	19,23	1,35
IV	2,50	17,72	0,70

I ovenstaaende Forsøg ses tydeligt Kvotientforandringen. Af det følgende Forsøg fremgaar tillige, at den absolute Mængde af udskilt Kulsyre under Kulilteforgiftningen trods det ringere Iltforbrug kan være større end normalt.

Lunde, Vægt 320 Gram. Normal Forsøg (I); derefter Indaanding af Luft med 1 % Kulilte. I de første 8 Min. aandedes 2 Litre Kulilte, og Expirationsluften opsamledes til Analyse (II). Kulilteaandingen fortsattes, og Fuglen døde efter at have aanded den nævnte Luftart i 19 Min. Mod Slutningen aftog Mængden af indaadnet Luft jævnt.

	I	II
Expirationsluft	1414	2000
% CO ₂	3,30	4,85
% O ₂	16,63	17,21
Pr. Kilo (Udskilt CO ₂	1750	2273
og Time (Optaget O ₂	2528	1678
$\frac{CO_2}{O_2}$	0,69	1,36
Værigthed	10 ^h 13'—10 ^h 18'	10 ^h 20'—10 ^h 28'

Det lykkedes kun at faa udført et enkelt Kulilteforsøg med Lomvier, da disse paa den givne Tid ikke længere kunde skaffes til Veje. Forsøget gaar ganske i samme Retning som de paa Lunder anstillede, men er endnu mere udtalt; men, hvorvidt dette er en individuel Forskellighed eller gælder Lomvier overhovedet, kan ikke afgøres.

Lomvi. Indaanding af Kulilteblanding af S sammensætning:

Kulilte = 1,07 %, Hlt = 20,76 %, Kvælstof = 78,17 %.

I de første 3—4 Minutter stærkt forcerede Respirationsbevægelser; derefter roligt Aandedræt. Død efter 20 Minutters Forløb. Efter 8 Minutters Kulilteindaanding toges i Løbet af 3 Min. en Expirationsprøve, der viste S sammensætningen:

$CO_2 = 4,35 \%$, $O_2 = 20,09 \%$, $N = 75,56 \%$.

Kulsyreudskilningen har været omkring det normale, Ilt-optagningen meget ringe; saafremt Expirationsluften ikke indeholder Kulilte, kan man af Kvælstoffet i Inspirations- og Expirationsluften beregne dens Størrelse; den er da meget nær lig Nul.

Resultaterne af Kulilteforsøgene slutte sig da nøje til det Billede af Dykkefuglenes Respiration, vi af den hele tidligere Forsøgsrække ere førte til at danne os.

Note sur le problème des nombres premiers.

Par

J.-P. Gram.

(Présenté dans la séance du 29 janvier 1897.)

En 1882 cette Académie, sur la proposition de feu le professeur Oppermann, mit au concours une question sur la théorie des nombres premiers. Sauf les mémoires connus de Riemann¹⁾ et de Tchebycheff²⁾, il y avait alors bien peu de contributions importantes à la solution de ce difficile problème, et dans le mémoire qu'à cette occasion j'eus l'honneur de présenter à l'Académie je me proposais plutôt de donner des indications générales qu'une véritable solution. Personne ne sait mieux que moi-même juger les défauts de ce travail; néanmoins je crois qu'il a pu dans une certaine mesure contribuer au grand intérêt que le problème des nombres premiers a excité dans ces dernières années chez les analystes, et qui a produit une série d'œuvres importantes qui à plusieurs égards ont déjà fait vieillir mon essai.

Mes collègues se rappelleront que j'insistais sur ce fait qu'il y avait deux points de vue tout à fait différents d'où l'on

¹⁾ Riemann's Gesammelte math. Werke. 2te Aufl., p. 145.

²⁾ Mémoire sur les nombres premiers, Journal de Liouville, t. 17.

avait abordé la question: l'un est le procédé analytique appliqué par Riemann; l'autre, qui au fond s'appuie sur des considérations appartenant à la théorie des nombres proprement dite, est représenté par le théorème de Tchebycheff.

La solution donnée par Riemann se présentait sous une forme assez incomplète, où manquaient les démonstrations de deux théorèmes généraux sur la fonction $\zeta(s)$, qui sont la base principale de la théorie tout entière. Les recherches nouvelles sur cette fonction ont jeté beaucoup de lumière sur les points obscurs du mémoire de Riemann. L'honneur en revient en premier lieu à M. Hadamard et à ses brillantes recherches sur le genre de la fonction $\xi(t)$; et si notre compatriote M. J.-L.-W.-V. Jensen se décide à publier la démonstration qu'il assure posséder du théorème que toutes les racines de l'équation $\xi(t) = 0$ sont réelles, alors la théorie de Riemann, grâce à l'œuvre de M. Mangoldt, sera portée à une conclusion préalable.

À contraire les méthodes analogues à celle de Tchebycheff sont loin d'avoir fait un pareil progrès. Toutefois, on a dépensé une grande somme de travail à développer une foule d'identités appartenant au même genre que celles dont j'ai donné des exemples dans mon mémoire. Mais je n'aurais néanmoins que peu de choses à ajouter sur ce point à l'égard des nombres premiers particulièrement. Et d'ailleurs, comme on sait, c'est plutôt dans les formules dont la portée est en quelque manière limitée que dans les pures identités, qu'on doit chercher la source de nouveaux résultats importants pour l'analyse mathématique. Moi-même j'ai dans ces dernières années appliqué mes efforts dans cette direction, mais bien que j'aie trouvé quelques résultats accessoires qui ne sont pas dépourvus d'intérêt, ils ne m'ont pas semblé assez considérables pour être publiés.

Si je fais une exception pour la petite communication qui suit, ce n'est pas que j'en estime plus haut la valeur absolue; au contraire je me hâte d'avouer que le raisonnement principal

est évidemment insuffisant. Mais personne, que je sache, n'a jusqu'ici entrepris de trouver directement par voie élémentaire des limites pour la quotité des nombres premiers inférieurs à une limite donnée. C'est ce que j'ai essayé de faire pour la limite 2^n , et un premier essai a toujours une certaine valeur même quand il ne réussit pas. Au reste le résultat obtenu est correct comme je le démontre dans la suite, et j'ai lieu de croire que mon procédé pourra être utile dans d'autres cas encore, même s'il ne suffit pas pour atteindre le but principal.

Dans la deuxième partie, je donne une petite modification du procédé de Tchebycheff, qui montre que les limites de la fonction $\psi(n)$ obtenues par cet auteur peuvent être un peu resserrées, fait qui toutefois est plus curieux que vraiment utile.

1.

La suite des nombres premiers se déduit de la suite des nombres naturels par la méthode du crible. Pour rendre cette méthode applicable à d'autres suites de nombres, je considère d'abord la série

$$A = 1^{-s} + 2^{-s} + 3^{-s} + 4^{-s} + 5^{-s} + \dots,$$

dont les termes sont les nombres naturels affectés de l'exposant $-s$ qui, pour rendre la série convergente, est supposé réel et >1 , mais au reste n'est introduit que pour pouvoir faire la somme de la série totale. La série qui restera, quand on aura effacé tous les termes dont la base est divisible par 2, s'obtient donc simplement en formant le produit

$$(1 - 2^{-s})A = 1^{-s} + 3^{-s} + 5^{-s} + 7^{-s} + 9^{-s} + \dots$$

Pareillement on fait disparaître le nombre premier 3 en multipliant par $1 - 3^{-s}$, et ainsi de suite. En poursuivant à l'infini, on aura, comme on sait,

$$A \cdot (1 - 2^{-s})(1 - 3^{-s})(1 - 5^{-s})(1 - 7^{-s}) \dots = 1,$$

les nombres qui entrent dans les facteurs du premier membre étant tous les nombres premiers.

Ceux-ci connus, on passe inversement à la série des nombres naturels représentée par A en développant chaque facteur $\frac{1}{1-p^{-s}}$ en série, savoir $1 + p^{-s} + p^{-2s} + \dots$, et en ordonnant le produit de tous ces facteurs d'après le grandeur des termes.

Le même procédé peut être appliqué pour former les nombres qui pour la série

$$B = 1 + 2^{-s} + 2^{-s} + 4^{-s} + 4^{-s} + 4^{-s} + 4^{-s} + 8^{-s} + 8^{-s} + 8^{-s} + \dots \\ = 1 + 2 \cdot 2^{-s} + 4 \cdot 4^{-s} + 8 \cdot 8^{-s} + \dots = \frac{1}{1-2 \cdot 2^{-s}},$$

déduite de A en remplaçant chaque nombre m par la puissance de 2 qui lui est égale ou immédiatement inférieure, jouent la même rôle que les nombres premiers à l'égard de la série A . J'appelle ces nombres les «nombres primitifs» de la suite représentée par B .

Tous ces nombres étant des puissances de 2, il en sera de même pour les nombres primitifs. Le plus petit de ceux-ci sera évidemment 2. En multipliant par $1-2^{-s}$, on obtient

$$(1-2^{-s})B = 1 + 2^{-s} + 2 \cdot 4^{-s} + 4 \cdot 8^{-s} + 8 \cdot 16^{-s} + 16 \cdot 32^{-s} + \dots$$

Il y a donc encore un nombre primitif égal à 2; mais, puisque

$$(1-2^{-s})^2 \cdot B = 1 + 4^{-s} + 2 \cdot 8^{-s} + 4 \cdot 16^{-s} + 8 \cdot 32^{-s} + \dots,$$

le nombre primitif suivant est 4. Cela donne

$$(1-2^{-s})^2 (1-4^{-s}) \cdot B = 1 + 2 \cdot 8^{-s} + 3 \cdot 16^{-s} + 6 \cdot 32^{-s} + \dots$$

Viennent ensuite deux nombres primitifs égaux à 8, trois à 16, etc., en sorte qu'on obtient

$$\frac{1}{1-2 \cdot 2^{-s}} = \frac{1}{(1-2^{-s})^2} \cdot \frac{1}{1-4^{-s}} \cdot \frac{1}{(1-8^{-s})^2} \cdot \frac{1}{(1-16^{-s})^3} \cdot \frac{1}{(1-32^{-s})^6} \dots$$

Désignant en général par t_n le nombre des nombres primitifs égaux à 2^n , on aura pour les plus petites valeurs de n les nombres t_n ci-dessous:

$n =$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	...
$t_n =$	2	1	2	3	6	9	18	30	56	99	186	335	...

Il est évident que les nombres t_n seront toujours des