



Waterstofionenconcentratie en vertering in de maag van eenige vertebraten

<https://hdl.handle.net/1874/324232>

Ag. 192, 1938.

**WATERSTOFIONENCONCENTRATIE
EN VERTERING IN DE MAAG VAN
EENIGE VERTEBRATEN**

A. M. W. MENNEGA

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

s.
cht

8

WATERSTOFIONENCONCENTRATIE
EN VERTERING IN DE MAAG VAN
EENIGE VERTEBRATEN

PROEFSCHRIFT

WATERSTOFIONENCONCENTRATIE
EN VERTERING IN DE MAAG VAN
EENIGE VERTEBRATEN

WATERSTOFIONENCONCENTRATIE
EN VERTERING IN DE MAAG VAN
EENIGE VERTEBRATEN

Diss. Utrecht, 1938

**WATERSTOFIONENCONCENTRATIE
EN VERTERING IN DE MAAG VAN
EENIGE VERTEBRATEN**

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS
PROF. DR. J. BOEKE, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER GENEESKUNDE, VOLGENS
BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSI-
TEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
TE VERDEDIGEN OP WOENSDAG 29 JUNI 1938
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

ALBERTA MARIA WILHELMINA MENNEGA
GEBOREN TE NIJMEGEN

Drukkerij J. van Boekhoven - Utrecht - Amsterdam

**BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.**

VOORWOORD.

Het is mij een groot voorrecht bij het beëindigen van mijn universitaire opleiding U allen, Hoogleeraren, Lectoren en Privaat-docenten in de faculteit der wis- en natuurkunde mijn dank te kunnen betuigen, voor hetgeen Gij gedurende mijn studie jaren tot mijn vorming hebt bijgedragen.

Dat hierbij tot U, Hooggeleerde JORDAN, Hooggeachte Promotor allereerst mijn gedachten uitgaan zal niemand, die U kent, verwonderen, want van welk een overwegend belang waren voor mij niet Uw colleges en practica, waarbij Gij nooit naliet ons te wijzen op problemen, die ook achter schijnbaar eenvoudige zaken zich verschuilen kunnen. Dat ik als Uw assistente en ook nog gedurende den tijd daarna, die voor het bewerken van dit proefschrift noodig was, van Uw inzicht en critiek heb mogen profiteeren, stemt mij tot groote dankbaarheid. Daarnaast zij het mij vergund, Mevrouw JORDAN en U te zeggen, hoezeer ik steeds de bij U ondervonden gastvrijheid op prijs gesteld heb.

Hooggeleerde PULLE, Gij weet hoezeer de plantensystematiek steeds mijn belangstelling heeft gehad; aan den tijd, dien ik in Uw laboratorium doorbrengen mocht, denk ik dan ook met veel genoegen terug.

Hooggeleerde KLARENBEEK, gaarne betuig ik U mijn dank voor de zoo welwillende wijze, waarop Gij de Röntgenapparatuur in Uw laboratorium ter beschikking hebt gesteld.

Zeergeleerde VONK, Gij hebt den stoot gegeven tot het ontstaan van dit boekje, dat voor mij onafscheidelijk verbonden zijn zal met de herinnering aan de groote belangstelling, hulp en medewerking, die Gij er van begin tot einde aan gegeven hebt. Van hoe groote waarde het voor mij geweest is, onder Uw leiding gewerkt te hebben, blijkt ook steeds weer bij mijn verderen arbeid.

Zeergeleerde LANJOUW, een woord van dank wil ik gaarne tot U richten voor de vele hulp, die ik van U mocht ondervinden.

Zeergeleerde KUIPER, ik dank U voor de bereidwilligheid, waarmede Gij mij de noodige vogels hebt verschaft.

Ook U allen, die op eenigerleiwijs aan het Laboratorium voor Vergelijkende Physiologie verbonden zijt, wil ik hartelijk bedanken voor de vele belangstelling en hulp, die Gij mij steeds betoond hebt.

Tenslotte wil ik niet nalaten te zeggen, hoe de vriendschap met mijn jaargenooten een van de aangenaamste herinneringen aan mijn studietijd zal blijven.

HOOFDSTUK I.

INLEIDING.

Bij het onderzoek der spijsverteringsenzymen verkeert men in de gunstige omstandigheid, dat men buiten het dier ongestoord hun werking kan bestudeeren. Onder de bij dit onderzoek gevonden eigenschappen die van biologisch belang zijn, nemen het p_H -optimum en het temperatuur-optimum een voornamelijk plaats in. Na vaststelling dezer optima rees natuurlijk aanstonds de vraag, of de enzymen in het dierlijk lichaam ook onder dergelijke optimale voorwaarden werken en zoo neen, hoever zij daarvan verwijderd zijn. De eigenschappen van het milieu, waarin de enzymwerking plaats vindt, moesten dus worden vastgesteld. Nagegaan moest worden in hoeverre deze constant zijn en welke factoren in dit milieu een rol spelen.

Voor de temperatuur is de gestelde vraag niet moeilijk te beantwoorden: bij de homoiotherme dieren is de temperatuur in de maag gelijk aan de lichaamstemperatuur van het dier en bij de poikiotherme wisselt zij evenals die van het dier met de temperatuur van de omgeving. De vraag in hoeverre de temperatuur-optima der enzymen overeenkomen met de temperatuur van het dier is nog maar zeer ten deele beantwoord. Dit punt zal later ter sprake komen (zie hoofdstuk IV).

Wij zullen ons bij dit onderzoek voornamelijk bezighouden met de p_H van het milieu, waarin de enzymen werkzaam zijn en ons beperken tot de vertebraten. In hoeverre deze p_H overeenkomt met het p_H -optimum der enzymen is voor den darm vrij gemakkelijk te onderzoeken. De darminhoud is immers een tamelijk homogene massa, waarvan de p_H gemakkelijk bepaald kan worden, indien men zorgt koolzuurverlies te voorkomen. Op grond van vroegere metingen, waarbij aan deze laatste voorwaarde

niet was voldaan, heeft men langen tijd den darminhoud voor alkalisch gehouden. Door een groot aantal nieuwere onderzoekingen werd echter uitgemaakt, dat de inhoud gemiddeld ongeveer neutraal is en dat de afwijkingen naar den zuren kant zelfs meestal grooter zijn dan die naar den alkalischen. Wanneer men nu de optima der spijsverteringsenzymen met deze voor den darminhoud gevonden p_H -waarde vergelijkt, dan blijkt, dat de koolhydraatsplitsende enzymen ongeveer onder optimale voorwaarden werken, maar dat de eiwitsplitsende enzymen en de lipasen in dit opzicht afwijkingen vertoonen. Vooral voor peptidasen ligt het p_H -optimum vaak een p_H -eenheid of meer hooger dan de p_H van den darm. Toch kunnen deze enzymen bij de p_H van den darminhoud een zeer behoorlijke werking ontplooiën. Daarbij moet in aanmerking genomen worden, dat in het darmkanaal (in tegenstelling tot proeven in vitro) verschillende factoren hiertoe meewerken: 1e. de darmbeweging, 2e. afscheiding van steeds nieuwe enzymen, 3e. afvoer van splitsingsproducten door de resorptie, waardoor in vitro optredende remmende werkingen gedeeltelijk kunnen worden opgeheven. Niet onmogelijk is ook dat activatoren een ongunstige ligging van het p_H -optimum in sommige gevallen kunnen compenseeren (zie VONK 69).

Moeilijker te beantwoorden is de vraag of er in de maag overeenstemming bestaat tusschen het p_H -optimum voor de pepsine-werking en de feitelijke zuurgraad, aangezien in de maag geen homogeen mengsel ontstaat. Dit laatste feit werd het eerst door GRÜTZNER (25) vastgesteld in een reeks van publicaties omstreeks 1905. Hij voedde de dieren met verschillend gekleurd voedsel. Na eenigen tijd werden de dieren gedood, de maag bevroren en vervolgens opengezaagd. Het voedsel bleek nu een zeer bepaalde gelaagdheid te bezitten; het eerst gegevene lag tegen het slijmvlies, het later gegevene meer naar binnen enz. De randlaag was dus het eerst met pepsine en zoutzuur in contact gekomen. Dat het zuur niet door menging de diepere lagen

bereikt, kon worden aangetoond door het voedsel te mengen met lakmoespoeder. Het bleek nl., dat dit slechts langzaam van de oppervlakte af in kleur veranderde. In bijzonderheden vertoont de laagsgewijze ligging veel verschillen naar gelang van den vorm en bouw van de maag. Hierop zal later worden teruggekomen. Uit deze resultaten volgt, dat de vertering aan de randlaag van het voedsel zal beginnen; is die verteerd en vervloeid, dan wordt zij door de maagbewegingen afgeschoven naar de pylorus en kan het mengsel van pepsine en zoutzuur op een volgende laag zijn werking uitoefenen. Deze voorstelling werd in beginsel door verschillende onderzoekers aanvaard, o.a. door COHNHEIM (13, *a*, *b*; 32) en zijn leerling TOBLER (68*a*). Deze laatste heeft bij katten, die gevoed waren met door Congorood gekleurde melk, een duidelijke blauwe randlaag in de fundus en een blauwe kegel in het antrum pylori aangetoond.

Ook SCHEUNERT (58, *a*, *b*) heeft een groot aantal proeven gedaan — volgens de methode van GRÜTZNER — over de vulling van de maag, o.a. bij hond en paard. Hij toonde aan, dat de maag geleidelijk leeggeschoven wordt en dat niet zooals LONDON veronderstelde de koolhydraten het eerst de maag verlaten. Als overgang tusschen de eenkamerige maag van het paard en de samengestelde der herkauwers heeft hij de tweedeelige hamstermaag onderzocht. De voormaag zonder pepsineklieren is hier streng gescheiden van de kliermaag. In de kliermaag zou de gelaagdheid duidelijk gehandhaafd blijven, maar in de voormaag waar de droge voedingsstoffen binnenkomen, treedt dikwijls vermenging op. Tevens werd de zuurgraad tijdens de vertering met lakmoes gecontroleerd. De eerste 2 uur bleek de voormaag steeds neutraal te zijn en de kliermaag zwak zuur, na 3 uur wordt ook de voormaag zuur zonder dat echter ooit zoutzuur of pepsine aan te toonen is. (In de kliermaag heeft de fundus een 4 maal hooger pepsinegehalte dan de pylorus).

Deze voorstellingen omtrent de gelaagdheid van het

voedsel in de maag werden door Röntgenonderzoek, voor zoover deze methode daartoe geschikt was, bevestigd (zie KLEE, Handb. d. norm. path. Physiol. III en de daarin geciteerde onderzoekingen van GROEDEL, DIETLEN en KIENBÖCK en het werk van CANNON: The mechanical factors of digestion (12)).

Tijdens het ontstaan dezer verschillende onderzoekingen werden betrouwbare methoden voor het meten der waterstofionenconcentratie uitgewerkt, zoodat men de reële zuurgraad der lichaamsvloeistoffen kon bepalen. Voor het enzymonderzoek gaf dit aanleiding tot de bepaling van p_H -optima, waarbij dat voor pepsine op ongeveer 2 gevonden werd (zie OPPENHEIMER, „Die Fermente”, Bd. II en Supplement). De verschillen in optimum, die de pepsinewerking voor verschillende substraten vertoont, zijn in tegenstelling tot trypsine niet groot ¹⁾.

Nadat deze optima bepaald waren, zou men verwacht mogen hebben, dat de vraag in hoeverre het pepsine-optimum met de p_H van de maag overeenkomt opnieuw gesteld zou zijn. Dit is echter nagenoeg niet geschied. Wel vindt men in de literatuur vele p_H -bepalingen van maagsap: voor den hond vond men na schijnvoeding 0.80—0.97 en voor den mensch 0.92—1.58 (ROSEMANN in Handb. d. norm. path. physiol. III). Ook de p_H welke de maaginhoud aanneemt na een zg. proefontbijt, meestal bestaande uit thee met weinig droog brood, werd vaak onderzocht. Hoewel deze laatste methode voor de kliniek zeer belangrijk is, zegt zij natuurlijk niets over de p_H -waarde, die de verschillende deelen van den maaginhoud aannemen na het gebruik van een normalen maaltijd. McCLENDON (43) heeft de p_H van den maaginhoud bepaald na een gewonen maaltijd, hetzij door uithevelen, hetzij door een kleine waterstofelectrode te laten inslikken.

¹⁾ Althans indien gewerkt wordt in een milieu van zoutzuur of zoutzuur en glyeocol. Stoffen die invloed op de hydratatie van het eiwit hebben, kunnen het optimum aanzienlijk verschuiven, RINGER (56), NORTHROP (49). Dit kan echter onder physiologische omstandigheden buiten beschouwing blijven.

Daarbij werden waarden gevonden van 2.5—1.0. Echter is de positie van deze electrode natuurlijk moeilijk te controleeren, zoodat men niet precies weet, waar gemeten wordt en of niet de electrode zelf menging bewerkt. NAGL (48) gaf aan honden verschillend voedsel en bepaalde, nadat de maaginhoud was uitgebraakt, de p_H . Gemiddeld was deze voor alle voedingsvloeistoffen en voor alle verteringstijden 3.47.

Na vleesch	totale aciditeit 0.44 % HCl p_H tus-
	schen 1.35 en 4.94, gem. 3.42.
Na koolhydraten	totale aciditeit 0.15 % HCl p_H tus-
	schen 1.85 en 5.39, gem. 2.99.
Na vet	totale aciditeit 0.13 % HCl, p_H gem.
	3.99.

DANZIGER (14) bepaalde bij een hond de p_H van den maaginhoud, die na verschillende tijden uit een hooge duodenaalfistel verkregen kon worden. Hij vond zelden lagere waarden dan 3.5, enkele malen 3, vaak ook 4 en daarboven.

Al deze waarnemingen zeggen weinig over de p_H van de bepaalde lagen van de maag en speciaal niets over die van de randzône.

Verder zijn eenige onderzoekingen aan lagere vertebraten verricht. VONK (69) bepaalde de p_H van maaginhoud bij de snoek. In een tusschenstadium (met half verteerde visch) was de p_H 4.65—4.92, aan het einde van een verteringsperiode of tijdens hongeren 5.6—6.8. Voor de haaiensoort *Acanthias* was deze waarde veel lager: eerste stadium van de vertering 2.32—3.17 tweede stadium 2.36—3.22. Dit komt overeen met waarnemingen van vroegere onderzoekers, dat de titreerbare aciditeit in het maagsap van Selachii veel hooger is dan bij Teleostei (VAN HERWERDEN (28)). Daarnaast werd in extracten van den maagwand bij den snoek een veel sterkere pepsinewerking gevonden dan bij *Acanthias*. VONK heeft de veronderstelling geopperd, dat hier een zekere com-

pensatie zou bestaan en dieren met lage zuurgraad veel pepsine, dieren met hooge zuurgraad minder pepsine zouden afscheiden. Bij kikvorschenvond VONK voor den maaginhoud een p_H van 2.20—3.75 na voeding met vleesch. In dezelfde publicatie vergeleek hij de p_H -optima van pepsine bij verschillende lagere vertebraten en vond dat deze geen groote verschillen vertoonden (69a). Voorts bleek dat het pepsine-gehalte zich bij snoek, varken, kikvorsch en *Acanthias* verhield resp. als 60 : 15 : 8 : 4.

Vogels zijn voor zoover mij bekend op dit punt niet onderzocht. Sinds de beroemde onderzoekingen van REAUMUR en SPALLANZANI heeft men zich met de vertering der vogels betrekkelijk weinig bezig gehouden.

Uit dit overzicht blijkt, dat de p_H -waarden, die voor den maaginhoud na een volledig maal gevonden zijn, geenszins overeenkomen met het p_H -optimum voor pepsine. Vooral bij de snoek is deze afwijking zeer groot, maar ook bij andere dieren zoo belangrijk, dat het pepsine bij de gevonden p_H -waarden maar zeer weinig werkzaam kan zijn. Het ligt voor de hand aan te nemen, dat zure deelen van den inhoud mét pepsinewerking door het onderzoek vermengd werden met andere minder zure, waarin alsnog geen vertering plaats had. VONK heeft verondersteld, dat speciaal bij dieren, die, zooals de snoek, een prooi in zijn geheel opnemen, een randlaagje van den inhoud, waarop direct zoutzuur en pepsine worden afscheiden een voor de vertering gunstige p_H zou kunnen krijgen. Zoolang voor de p_H -meting slechts waterstoelelectroden ter beschikking stonden, was voor de metingen steeds te veel materiaal noodig en ook was dit dikwijls te consistent, om deze voorstelling te kunnen toetsen. Sinds echter het gebruik van de glaselectrode mogelijk gemaakt heeft uitsluitend door het plaatsen van twee electroden op een half vloeibaar voorwerp de p_H op een bepaalde plaats te meten, werd deze vraag voor

onderzoek toegankelijk. Wij zullen hier alleen de resultaten beschrijven van dergelijke p_H -metingen op verschillende plaatsen in den maaginhoud van diverse vertebraten, welke het mogelijk maken zich een juist beeld van het verteringsproces in de maag te vormen. Hiertoe moest ook voor de gebruikte dieren het pepsine-optimum bepaald worden.

Bij het uitvoeren van dit onderzoek moet natuurlijk de bouw van de maag in aanmerking worden genomen, die vooral bij zoogdieren en vogels vele verschillen vertoont.¹⁾ In het algemeen kan men echter de volgende deelen onderscheiden: een cardiale zône met cardiaklieren die veel slijm afscheiden,²⁾ een fundusgedeelte met fundusklieren, die pepsine en zoutzuur afscheiden, een pylorusgedeelte met pylorusklieren, die pepsine en slijm afscheiden en wel in veel mindere mate dan de fundusklieren. Het pepsine wordt door de hoofdcellen afgescheiden, het zoutzuur door de dekcellen, zooals in de nieuwste onderzoekingen van LINDERSTRÖM-LANG en HOLTER (39) nog eens overtuigend bewezen is. Bij visschen ontbreekt echter een differentiatie in hoofd- en dekcellen, terwijl die differentiatie bij amphibiën nog weinig gepro-
nonceerd is (zie KRANENBURG (36)). Bijzonderheden over den bouw van de maag der verschillende dieren worden bij de afzonderlijke waarnemingen behandeld.

In hoofdstuk III zullen achtereenvolgens behandeld worden de waarnemingen bij visschen, amphibiën, reptielen, vogels en zoogdieren.

Over het verband tusschen het temperaturoptimum van pepsine en de lichaamstemperatuur hebben wij bij verschillende dieren enkele waarnemingen kunnen doen, welke in hoofdstuk IV besproken zullen worden. Tevens bevat dit hoofdstuk de bepalingen van het p_H -optimum bij een aantal dieren.

¹⁾ Vergelijkend anatomische gegevens bij OPPEL (50), PERNKOPF (53), KRANENBURG (36), BIEDERMANN (7).

²⁾ Deze zône komt alleen bij zoogdieren voor.

HOOFDSTUK II.

METHODIEK.

Voor de bestudeering van de vertering na opname van voedsel komen vier methoden in aanmerking en wel:

1. de methode der *postmortale afbinding*. Het darmkanaal wordt direct na den dood van het dier vrij geprepareerd en op verschillende plaatsen afgebonden, zoodat de inhoud van diverse deelen afzonderlijk onderzocht kan worden.

2. De *fistelmethode* zooals die door PAWLOW en zijn school is uitgewerkt. Hierbij is het groote voordeel, dat een zelfde proefdier verscheidene malen gebruikt kan worden en dat op bepaalde tijden na een maaltijd de inhoud uit de maag kan worden genomen. Bovendien bestaat door het aanleggen van verschillende fistels de mogelijkheid om van een zeer bepaalde plaats een monster te krijgen. Voor het onderzoek van den totalen maaginhoud kan ook een hoog duodenaalfistel zeer bruikbaar zijn. Een overzicht over de ligging van het voedsel in de maag kan echter met deze methode niet verkregen worden.

Bovendien levert het aanleggen van fistels bij bepaalde dieren, zooals bij visschen, groote moeilijkheden op.

3. De *maagsondemethode*. Deze komt het meest voor klinische doeleinden in aanmerking. Na een proefontbijt slikt de patiënt een slang in, waardoor op verschillende tijden de inhoud uit de maag geheveld kan worden. Op het gebruik der methode ten behoeve van physiologische doeleinden is door SICK (62), WHEELON (71), GORHAM (23) en KUPELOFF (37) ernstig kritiek geoeffend. Maagbewegingen en terugstroomen van duodenuminhoud kunnen groote veranderingen geven, die niet te controleeren zijn.

4. De *Röntgenmethode*. Deze is, sedert CANNON in 1898 daarvan voor het onderzoek van de maag gebruik maakte, een belangrijk hulpmiddel geworden bij de bestudeering

van de mechanische functie van de maag en van de vormveranderingen van het voedsel tijdens de vertering.

Voor het meten van de maagbewegingen is nog een tweede methode in gebruik, de *ballonsonde* van MORITZ waarmee tijdens de vertering de druk in verschillende deelen gemeten kan worden. Deze methode is ook bij vogels (MANGOLD (41)), bij de kikvorsch, bij *Testudo* en visschen (PATTERSON (40, 52)) enkele malen gebruikt. Door LONDON wordt van meer fistels en verscheidene ballonafsluitingen voor verschillende deelen van het darmkanaal gebruik gemaakt. Een groot bezwaar is natuurlijk, dat al dit technisch ingrijpen het normale verloop van de functies in belangrijke mate moet storen.

Voor het hier gestelde probleem leverde de onder 1 genoemde methode der postmortale afbinding de beste kans op succes op. Tevens is gepoogd met de Röntgenmethode iets van de maagbewegingen bij de onderzochte dieren waar te nemen. Dit gaf echter ernstige moeilijkheden: bij vogels door de ligging van de maag achter het sternum en bij visschen, omdat de dieren buiten het water gefotografeerd moesten worden. Deze proeven hebben dan ook nog niet veel positief resultaat opgeleverd.

De methode der postmortale afbinding werd als volgt uitgevoerd: Van de proefdieren die op een bepaalden tijd na den proefmaaltijd gedood werden — door vernietiging van het centrale zenuwstelsel of door chloroform, de reigers door een schot in den kop —, werd de maag zoo snel mogelijk vrij geprepareerd. Op verschillende plaatsen werden maag en darm afgebonden, o.a. bij het begin van den dunnen darm en bij de grens van fundus en oesophagus.

Om veranderingen door verlies van gasvormige stoffen zooveel mogelijk te voorkomen werden in maag- en darmwand gaten geknipt, die juist groot genoeg waren om de glaselectrode en hevel door te laten. Wanneer de geheele oppervlakte op deze manier onderzocht was, werd de wand opengeknipt en de p_H van het met filtreerpapier

gereinigde slijmvlies gemeten en tevens van de diepere lagen van den inhoud.

In enkele gevallen, vooral wanneer de inhoud reeds dun en tamelijk vloeibaar was, werd een brei gemaakt van deze bestanddeelen en de p_H ter contrôle gemeten met de waterstofelectrode.

Om in de inleiding gegeven redenen, werd voor de metingen niet van de waterstofelectrode, doch van de glaselectrode gebruik gemaakt.

De glaselectrode heeft het groote voordeel dat de bepaling zeer snel gedaan kan worden en geen verandering in den inhoud van de maag brengt.

Het principe van deze electrodes, die in 1909 het eerst door HABER en KLEMENSIEWICZ (26) vervaardigd zijn, berust op het vermogen van een zeer dunne glasmembraan om als waterstofelectrode te fungeeren¹⁾. Zij gebruikten een bolvormige glaselectrode. Hier kon deze vorm echter geen dienst doen, daar het geheele bolletje ondergedompeld moet zijn in de vloeistof, waarvan men de p_H wenscht te meten. Wij bezigden de buisvormige electrode, die MAC INNES en DOLE (44) hebben ingevoerd en die ook door andere onderzoekers bij biologisch werk gebruikt is (SEEKLES (61), DUSPIVA (18), THIEL en GEMSA (67)). Een nadeel is dat hierbij de glasmembraan nog dunner moet zijn dan bij de bolvormige electrode.

Voor het vervaardigen van de electrode wordt onderaan een buisje van 7 cm lengte met een inwendige doorsnede van 4—5 mm, een membraan van CORNINGglas No. 015 gesmolten. De buis is tot een hoogte van 2 cm gevuld met 1 N HCl, verzadigd met chinhydrone, dat afgesloten is met een laagje paraffineolie. Als tweede electrode doet een normaal-calomelelectrode dienst. Beide electrodes zijn verbonden door een hevel gevuld met KCl-agar; aan den kant waar de hevel in contact staat met de te meten vloeistof is hij tot een zeer dunne punt uitgetrok-

¹⁾ Zie voor bijzonderheden van deze electrodes bij ELEMA (21) en SEEKLES (61).

ken, die het mogelijk maakt hem vlak naast de glaselectrode op het preparaat te plaatsen. De glaselectrode kon met een schroefinstelling zeer voorzichtig op het oppervlak gebracht worden.

De p_H wordt direct afgelezen met behulp van een Cambridge-toestel, dat voor deze metingen speciaal geconstrueerd is (Electrometer Valve Potentiometer). Ter vermindering van hierbij zeer gemakkelijk optredende storingen, is het heele apparaat op een paraffineplaat opgesteld. Bovendien wordt er voor gezorgd in de kamer een zoo constant mogelijke temperatuur te houden. Vóór elke meting moet bovendien gewacht worden tot de temperatuur van de elektrode en die van het preparaat gelijk zijn, daar geringe temperatuurschommelingen reeds een belangrijke verschuiving van de uitkomsten der bepaling ten gevolge hebben.

Is de elektrode langen tijd in ionenvrij water bewaard dan moet zij ongeveer 15 min. in de ijkvloei stof staan, alvorens het evenwicht zich instelt. Is dit echter eenmaal het geval, dan kunnen de volgende metingen onmiddellijk na elkaar geschieden. Dit is speciaal van groot belang bij CO_2 -houdende vloeistoffen, zooals darminhoud. Een opstelling in een aparte, gesloten ruimte wordt hierdoor overbodig. Na iedere bepaling wordt de membraan afgespoeld met gedestilleerd water en met filtreerpapier gedroogd; bij sterke verontreiniging, speciaal door eiwit, wordt hij eenigen tijd in chroomzuur geplaatst.

Iederen dag moet opnieuw tegen een standaardoplossing (phosphaatbuffer p_H 6,80) geijkt worden. Als controle op de juistheid van de methode zijn enkele malen verteeringsvloei stoffen zoowel met de waterstofelektrode, als direct daarna met de glaselectrode gemeten; dit gaf steeds bevredigende resultaten. Ook werden enkele ijkingscurven met verschillende buffers opgesteld; het bleek dat de waarden beneden p_H 1,50 bij de glaselectrode hooger lagen, bijv. met waterstofelektrode 1,18, met glaselectrode 1,31, maar aangezien een dergelijke p_H bij het

maagonderzoek niet voorkomt stoorde deze afwijking hier niet. Boven 1,50 bleef de fout altijd binnen 1% van een p_H -eenheid.

Voor de pepsinebepaling werd gebruikt de methode van GRÜTZNER zooals deze door RINGER (56) is uitgewerkt, waarbij pepsine werkt op gedroogd, fijn verpoederd en met karmijn of spritblauw gekleurde fibrine. Het voordeel van deze methode is, dat de fibrine goed kan worden afgewogen en de colorimeterwaarde een maat is voor de pepsinewerking. Zij kan echter alleen gebruikt worden voor vrij korten tijd (tot 1 uur) daar anders de kleurstoffen ook zonder pepsinewerking in oplossing gaan. Voor langere tijden werd gebruik gemaakt van de bepaling der vrij gekomen COOH-groepen met de formoltitratie van SÖRENSEN. De juiste uitvoering dezer methoden wordt in hoofdstuk IV nader aangegeven.

HOOFDSTUK III.

§ 1. *Metingen van de p_H in de Maag van Visschen.*

p_H van den maaginhoud bij de *snoek*.

Zoals in het voorgaande hoofdstuk uiteengezet werd, is het juist bij de snoek geweest dat aan VONK de tegenstrijdigheid tusschen de p_H van den maaginhoud en de optimale p_H voor de pepsinevertering opviel. VONK veronderstelde, dat de beweging van het voedsel in de maag een belangrijk aandeel in de vertering zou hebben. Inderdaad gelukte het hem aan te toonen, dat in een geschud buisje met verteringsmengsel bij p_H 4,48 reeds na $2\frac{1}{2}$ uur een veel sterkere vertering optrad dan bij een niet geschud contrôlebuisje. Ook werd een natuurlijk substraat — gedroogde kikkerspieren — sneller verteerd, dan fibrine. Wat echter verondersteld, maar *niet* bewezen werd, was de aanwezigheid van een dun laagje aan de oppervlakte van het voedsel in de maag, dat in direct contact met het afgescheiden maagsap staat en daardoor zuurder zijn zou dan de overige inhoud. Het bewijs voor het bestaan van een dergelijke laag zal in de volgende proeven geleverd worden.

De visschen die voor het onderzoek gebruikt zijn, waren afkomstig uit de omgeving van Utrecht. Direct na de vangst werden zij overgebracht in een groot bassin, waarin zij maandenlang gehouden konden worden. Een week voor de proef werden de dieren zonder voedsel in een kleiner aquarium geplaatst om er geheel zeker van te zijn dat de maag leeg was bij het begin van de proef.

Het grootste deel van de gebruikte snoeken kreeg een voorntje van ongeveer 40 g als voedsel bij de proef;

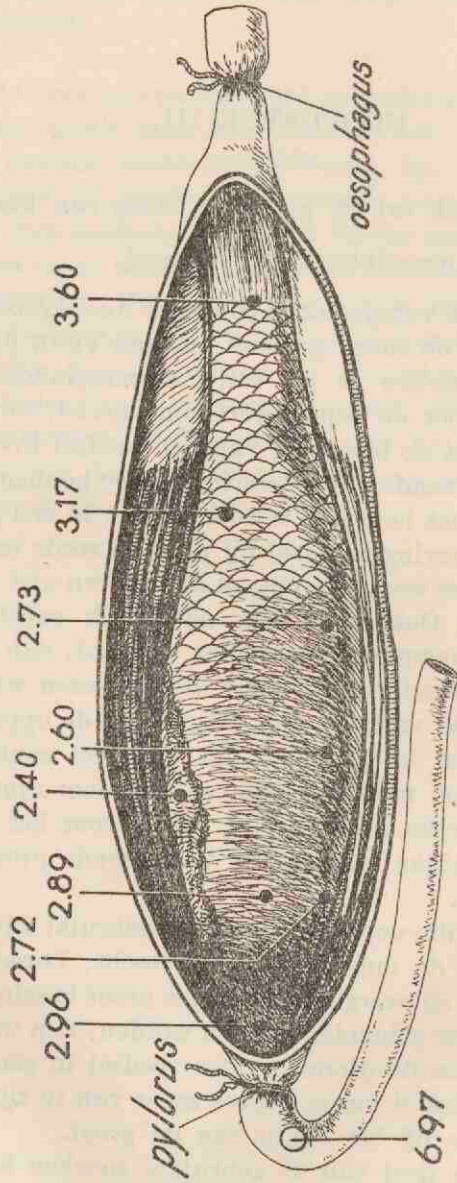


Fig. 1.

Maag van snoelt No. 4. Maagwand opengeknipt. Getallen geven de pH op de voorn aan.

enkele dieren werden door middel van een glazen buis, die tot in de maag gebracht kon worden, met gehakt vleesch of met spons gevoerd. Meestal ving de snoek de voorn zeer spoedig. Steeds gaat van de prooi eerst de kop naar binnen, ook al wordt het dier bij den staart gegrepen, waarschijnlijk omdat anders de schubben moeilijkheden geven, verg. WUNDER (72). Op verschillende tijden na het verslinden van de prooi werden de snoeken gedood.

De vertering gaat zeer langzaam, een snoek van 500 g heeft na 7 uur nog haast niets verteerd, een snoek van 950 g verteert een voorn in 125 uur. Door VONK en WUNDER wordt eveneens opgegeven dat het gemiddeld 4 dagen duurt voordat de maag ledig is.

De inhoud van de maag is behalve in de laatste stadia der vertering altijd zeer consistent, zoodat de bij het vrijleggen der maag optredende contractiegolven van pylorus naar oesophagus, de p_H niet kunnen beïnvloeden. Steeds gaat de vertering van een voorn op dezelfde manier. Eerst wordt de in de pylorus geschoven kop aangetast, dan de weeke deelen aan de buikzijde, tegelijkertijd de schubben en huid aan de rugzijde, de staart blijft het langste intact, daar deze geruimen tijd in de oesophagus ligt en niet met eiwit-verterende enzymen in aanraking komt¹⁾. Is de kop geheel opgelost, dan worden de volgende deelen langzaam opgeschoven naar de pylorus. In fig. 1 is de gevulde maag van de snoek na een verterings-tijd van 50 uur afgebeeld.

Om niet van alle 15 onderzochte exemplaren het volledige proefprotocol weer te geven, zijn in tabel I de waarden voor de p_H in elk der maagafdeelingen vermeld. Tabel II (pag. 23) bevat het protocol van de waarnemingen bij één der dieren. Over het algemeen was de onderlinge overeenstemming der metingen goed, speciaal wat betreft het afnemen van den zuurgraad in diepere lagen van den inhoud.

¹⁾ DECKER (15) meent in de oesophagus eveneens pepsine aangetoond te hebben; verg. hoofdst. IV.

Tabel I. PH in de maag van de *snoek*.

No. snoek	Gewicht in grammen	Voedsel	Verterings- tijd in uren	Inhoud van de maag	Pars oesophageale		Fundus		Pylorus	
					Oppervlakte voedsel	Wand	Oppervlakte voedsel	Wand	Oppervlakte voedsel	Wand
1	—	voorn	6½	alleen kop half verteerd.	6.94	5.83	5.64	4.40	3.99	3.71
2	700	"	27	half verteerd.	4.90	—	4.78-3.19	—	3.79	—
3	780	"	28	sterk verteerd.	2.93	—	2.61-2.16	—	2.46	—
4	550	"	52	kop weg, laatste helft intact.	3.60	4.96	3.17-2.40	2.54	2.89	2.72
5	725	"	53	idem.	5.94	—	3.56-2.49	—	2.62	—
6	600	"	69	half verteerd.	4.20	—	3.60-3.16	3.44	3.24	—
7	750	"	72	idem.	3.90	—	3.15-2.48	—	3.00	—
8	420	"	80	een derde deel verteerd.	6.76	—	3.26-3.22	3.42	2.90	3.77
9	1000	"	125	alles verteerd.	—	6.55	—	3.63-2.40	—	6.00
10	910	8 g gehakt	24	fundus oppervl. verteerd; pylor. gelei.	5.92	—	2.86-2.39	3.07	3.39	4.24
11	475	"	28	idem.	3.69	—	3.29-2.90	2.99	2.95	2.74
12	520	"	48	In fundus en pylor. geleiachtige massa	—	6.79	2.85-2.40	2.84	2.63	3.00
13	360	spons	3½	pylorus leeg.	5.40	—	4.81-4.26	5.0-3.2	—	5.27
14	500	"	24	idem.	6.24	—	3.16-2.50	3.10	—	2.50
15	—	"	22	idem.	—	6.89	5.20-3.99	5.30	—	3.30

Tabel II (fig. 1). *Snoek 4*, gewicht 550 gram. Gedood 52 uur na den maaltijd. Kop van de voorn niet meer te herkennen, de huid tot de helft weg en het vleesch voor een groot gedeelte geleiachtig, de staart nog geheel onaangetast.

p_H op de voorn:

staart in pars oesophageale ¹⁾	3,60
begin fundus, bovenzijde voorn	3,17
„ „ „ onderzijde „	3,16
„ „ „ „ zonder schubben	2,73
fundus 3 cm vóór pylorus, rug voorn	2,40
„ 3 „ „ „ buik „	2,60
„ 2 „ „ „ „ „	2,90
„ 2 „ „ „ „ „	2,72
pylorus	2,96

p_H diepere laag, onderzijde van de voorn:

fundus 3 cm vóór pylorus, 2 mm diep	2,80
„ 3 „ „ „ 3 „ „	4,70
„ 2 „ „ „ 2 „ „	3,30

p_H van den darm:

direct na de pylorus	6,97
7 cm na de pylorus	7,20
12 cm na de pylorus	7,58
einddarm	7,80

p_H van den maagwand:

pars oesophageale	4,96
begin fundus	2,51
fundus 3 cm vóór pylorus	2,56
„ 2 „ „ „	2,72

¹⁾ De verdeling in pars oesophageale, fundus en pylorus is overeenkomstig de histologische bouw. De pars oesoph. is een verwijding van den slokdarm zonder enzymafscheiding; de fundus is buisvormig, circa 7 cm lang, hierin worden pepsine en zoutzuur afgescheiden. De pylorus bevat slijmklieren, die in bouw met de cilindervormige epitheelcellen overeenkomen, dit deel van de maag is 1 cm lang en niet duidelijk begrensd tegen de fundus (OPPEL (50), PERNKOPF (53)).

Wij zien hieruit, dat de p_H op de prooi van de oesophagus naar de pylorus toe afneemt, in de pylorus echter weer iets hoger is dan in de fundus.

In de pylorus kan ook eigenlijk niet meer gesproken worden van een oppervlaktelaag; de weinige ce welke deze bevat zijn breiig tot vloeibaar. Berekend uit de waarnemingen bij 7 dieren, die tusschen de 24 en 80 uur verteerden, is de p_H hier gemiddeld $3,20 \pm 0,31$ bij kortere verteringstijden meest hoger. (Een uitzondering maakt snoek 3, waarbij na 28 uur de p_H in de pylorus reeds 2,46 is. De inhoud bevatte ook meer vloeistof dan gewoonlijk het geval is, dit zou misschien een gevolg kunnen zijn van de extra lange voorafgegane hongerperiode).

Of deze hogere p_H in de pylorus veroorzaakt wordt door neutralisatie van het maagsap door de eiwitafbraakproducten of het gevolg is van terugvloeijing van darmsap, gelijk dat bij vogels een normaal verschijnsel is, is niet met zekerheid te zeggen. Het is echter onwaarschijnlijk, dat bij een normale vertering darminhoud in de maag terugvloeit, noch de consistentie, noch de kleur van den pylorusinhoud wijzen hier op. Ook zou in dat geval de p_H wel tot een hogere waarde stijgen, zooals dat het geval is bij honden, waar sap uit de pylorus, met een duodenaal fistel verkregen, na een vetrijken maaltijd een p_H van 6 kan hebben BOLDYREFF (9). Waarschijnlijker is het, dat het door de peristaltiek van den maagwand in de pylorus getransporteerde sap, door het ontstaan van lagere eiwitafbraakproducten een hogere p_H krijgt. Bovendien wordt in de pylorus geen zoutzuur afgescheiden.

De laagste p_H werd bijna steeds gemeten 2 à 3 cm van de pylorusspier, dat is even voor de grens tusschen pylorus en fundus. Gemiddeld voor een verteringstijd van 24 tot 80 uur is deze p_H $2,90 \pm 0,38$.

Van de fundus naar de oesophagus toe neemt de zuurgraad af en worden de variaties van de zuurwaarde veel grooter. Over het algemeen is de p_H op het beschubde

gedeelte bij den staart ongeveer 4,90, met als minimum 3,60 en als maximum 6,76. Was de zuurwaarde laag, dan was er ook geen spoor van vertering.

Om na te gaan of de soort van het voedsel ook invloed heeft op de p_H , werden enkele dieren met vleesch of met spons gevoerd door een glazen maagsonde (zie tabel I snoek 10—15). Hoewel de p_H dan over het geheel iets lager is dan bij de vertering van een voorn, kan men toch bij dit geringe aantal onderzochte exemplaren geen waarde hechten aan deze verschillen. In elk geval is ook hier de laagste waarde 2,40.

Er blijkt dus inderdaad in de maag een oppervlakte-laag te bestaan met een vrij hoge waterstofionenconcentratie, die de hoogste waarde (p_H 2,40) op de grens van pylorus en fundus bereikt. Deze laag is slechts enkele mm dik, naar binnen neemt de p_H regelmatig snel toe. Het hangt natuurlijk van het bovenliggende weefsel af of de overgang tusschen de oppervlaktelaag en de daaronder gelegen lagen groot is of niet. Er kan bijv. op de schubben in het begin van de fundus een p_H van 3,26 heerschen, terwijl onder de schubben de p_H 5,60 is. Is de vertering al tamelijk ver voortgegaan, dan wordt dit verschil minder duidelijk. Zoo is na een vertering van 70 uur de p_H van de oppervlaktelaag 2,40, van de volgende laag 2,54, weer 2 mm dieper in het witte vleesch 3,99 en tenslotte midden in de voorn 4,80. Ook na vleeschvoeding bestaat dit verschil, bovendien verandert de kleur van het vleesch al naar de graad van vertering. Vooral op de grens tusschen oesophagus en fundus is dit zeer duidelijk. In het eerste deel zijn oorspronkelijke structuur en kleur nog geheel bewaard, terwijl in de fundus de inhoud omgeven is door een dun geleilaagje en de kleur lichtgeel is geworden. In de pylorus ligt een geleimassa zonder eenige structuur met een uniforme p_H van 2,40. In de fundus is aan de oppervlakte de p_H 2,86, in een diepere laag 3,70; in de oesophagus zoowel aan de oppervlakte als dieper in het vleesch 5,92.

Wanneer de maag met spons is gevuld, is er geen duidelijk verschil tusschen de oppervlakte en de diepere lagen, wat in verband gebracht kan worden met de goede diffusiemogelijkheid in de spons.

Zooals wij zien in tabel I wisselt de pH van den *maagwand* zeer sterk, een constante verhouding in zuurgraad tusschen inhoud en wand bestaat dan ook niet. Waarschijnlijk blijven, niettegenstaande het reinigen met filtreerpapier, teveel van de geadsorbeerde verteringsproducten aan den wand achter. In de pars oesophageale is de pH steeds hoog.

De reactie van den *darm* is voor de verschillende dieren niet overeenstemmend. Ook bestaat er geen verband tusschen zuurgraad en tijd van vertering. Gemiddeld is de pH in den dunnen darm 8 cm na de pylorus 7,06, \pm 0,30, in het laatste deel van den darm 7,31 \pm 0,39.

pH van den maaginhoud bij enkele andere visschen.

In de eerste plaats werden *baarzen* onderzocht, die met de snoek in levenswijze eenigszins overeenkomen, al verslindt de baars ook kleinere prooi.

De baars bezit een wijde en korte oesophagus, die overgaat in de vrij groote maag. De helft hiervan is een blindzak, die echter in bouw en samenstelling van het epitheel geheel gelijk is aan de rest van de maag. Direct achter de pylorus heeft de darm drie groote aanhangsels, elk 2—2½ em lang.

6 uur na het verslinden van een zestal regenwormen werden twee van de dieren gedood.

De maag bevatte een vrijwel homogene, dun-vloeibare massa.

In tegenstelling tot de snoek gaat hier de vertering snel en wisselt de pH met het voedsel, dat gegeten wordt.

Het was onmogelijk in dit mengsel nog een buitenlaag te definieeren, al was er wel eenig verschil tusschen binnenste en buitenste zône, met resp. een pH van 2,70 en 2,22; bij de oesophagus was de pH 2,89—3,26. De pylorusaanhangsels bevatten een oranje vloeistof met enkele vezeltjes, pH 7,45—6,92. De darm reageerde over het geheel zwak alkalisch tot neutraal (6,93—7,50).

Twee andere baarzen werden 6 uur na het eten van een goudvischje gedood. De visch lag gevouwen in de

maag met de half verteerde kop in den blindzak, de buikzide was grootendeels verteerd, maar het vleesch van den rug nog geheel intact. De hoeveelheid vloeistof was veel minder dan na het eten der wormen en de p_H varieerde tusschen 4,40 en 2,80. De darm was sterk uitgezet.

Tenslotte werden nog enkele *karpers*, visschen zonder maag, onderzocht. Hoewel nieuwere onderzoekers de meening, dat deze dieren in den darm pepsine afscheiden, geheel weerlegd hebben (VONK, BEAUVALLET (4)) was het toch van belang hier eenige metingen te verrichten, daar de mogelijkheid bestond dat ook in dit geval een oppervlaktelaag zou voorkomen met een p_H , afwijkende van de rest van den darminhoud. Zoo citeert WUNDER (72) de meening van SCHÄPERCLAUS. Deze auteur veronderstelt dat de peptische vertering in den darm wel plaats vindt, maar door de eigen enzymen van het opgegeten dier. De buitenlaag zou dan dus basisch moeten reageeren, de binnenste deelen zuur. Zooals uit de hieronder meegedeelde waarnemingen blijkt was dit niet het geval, hoewel het niet mogelijk was zeer nauwkeurige metingen te doen, omdat de wormen daarvoor te dun waren.

Karper I. Gevoerd met 2 wormen, die onmiddellijk na elkaar gegeten werden. 5 uur later gedood. Het dier dat het eerst ingeslikt was lag op 20 cm van de oesophagus, het tweede in de verwijding van den darm. Dit laatste exemplaar was sterker verteerd dan het andere; waarschijnlijk wijst dit er op dat de enzymen in het eerste deel van den darm sterker zijn dan in het distale gedeelte. Hiermee analoog zijn de waarnemingen van VONK (69), die in de voorste helft van den darm een sterker werkende maltase vond. Op de meest verteerde worm was de p_H overal 7,49, in de omgevende verteringsvloeistof 7,70. Op de tweede worm was de p_H 7,78 en evenzoo in het darmsap. De laatste 25 cm van den in totaal 50 cm langen darm waren leeg; p_H 6,94, bij de cloaca 7,31.

Karper II. Gedood 50 uur na het eten van 3 regenwormen. Het eerste deel van den darm was leeg, verderop gevuld met geelgroene vloeistof, halverwege lag een uitelkaar gevallen worm met een p_H van 8,30, de p_H van de omringende vloeistof was 7,86; hierna volgden nog enkele vaste bestanddeelen met p_H 8,21, dan vloeistof tot aan de cloaca met p_H 7,43.

We zien dus dat de darminhoud steeds een ongeveer gelijke p_H van 7,70 heeft, maar op de verteerde worm wisselt deze van 7,4 bij het weinig aangetaste dier tot 8,3 bij een bijna geheel ontleed dier. Vergeleken met de baars gaat de vertering hier langzamer.

Samenvatting van de resultaten bij visschen.

Uit de proeven blijkt, dat de inhoud van de maag van de snoek tijdens de vertering geen uniforme verdeling van de verschillende bestanddeelen vertoont. Op de plaatsen die in direct contact zijn met den wand van de fundus en de pylorus heeft vertering in een dun laagje plaats (enkele mm), de sterkste vertering in het deel van de maag op de grens van fundus en pylorus. De p_H die daar gevonden wordt is ook lager dan elders en komt overeen met het optimum voor de pepsinewerking dat eveneens bij een p_H van $\pm 2,40$ ligt.

Het voedsel wordt van buiten naar binnen verteerd, met dien verstande dat eerst na langer verblijf in de maag ook in dieper gelegen lagen de p_H daalt beneden 5 à 6. Tegelijk daarmee breidt het gedeelte met zure reactie zich uit van de pylorus naar de oesophagus toe.

De hoeveelheid vloeistof, die zich gedurende de vertering in de maag bevindt, is zeer gering, (hoogstens enkele cc); zij heeft echter een sterke pepsinewerking.

Bij *haaien* schijnt de vertering onder geheel andere voorwaarden te verlopen. VONK (69) vond tijdens de vertering bij *Acanthias* groote hoeveelheden sterk zuur maagsap, met p_H 2,3—2,4. Ook in oudere publicaties wordt steeds gesproken van een titreerbaar zuur dat bij

haaien sterker dan bij Teleostei zou zijn. Dit zuur zou speciaal van groot nut zijn bij de vertering van de schalen van verschillende, tot voedsel dienende dieren. Volgens VAN HERWERDEN (28) is de aciditeit van het maagsap van de hongerende haai ongeveer 0,1 % HCl, tijdens de vertering stijgt deze echter snel op 0,4—0,6 % HCl. Het was van belang geweest met de hier gebruikte methode bij haaien, en wel bij Seyllium, eenige proeven te doen om te kunnen vergelijken met de uitkomsten bij Acanthias (VONK), daar deze laatste een ander soort voedsel heeft. Echter was het door gebrek aan levend materiaal onmogelijk deze plannen ten uitvoer te brengen.

WEINLAND (70) vond bij *roggen* een secreet, dat, al naar den inhoud van de maag, wisselde tusschen basisch en zuur, BABKIN (3) vond bij *Raja* een constante afscheiding van zuur maagsap en ook DOBREFF (17) kreeg door omstulping van de levende maag naar buiten een secreet met een zuurgraad van 2,6 % HCl.

Door KARPEWITSCH (31) zijn *andere zeevisschen* onderzocht, o.a. *Cottus*, *Gadus* en *Pleuronectus*. Zonder voedsel reageert het maagsap zwak alkalisch. Na vischvoeding wordt de reactie van het secreet zuur, wanneer althans de buitenlaag verteerd is; worden de dieren gevoerd met garnalen dan geeft dat een verschuiving naar den alkalischen kant, die pas langzaam overgaat naar de lage p_H van ± 3 . Na het beeindigen van de vertering wordt de reactie weer neutraal. De darm en pylorus reageeren zwak alkalisch.

BATTLE (geciteerd naar MCCAY (42)) vindt bij de *haring* een zuur maagsap dat in staat is de hyalodentine van de vischschubben te verteren, maar niet de er onder gelegen vezellaag.

§ 2. De p_H van den Maaginhoud bij Amphibiën.

Alleen *Rana esculenta* is als vertegenwoordiger van deze diergroep gebruikt. Bij deze dieren is niet alleen

morphologisch, maar ook histologisch en physiologisch vrij veel bekend over de vertering.

GRÜTZNER (25) voerde kikvorschen met een door lakmoes blauw gekleurde meelpap, na 12 uur werden de dieren gedood; de maag werd uitgesneden en bevroren. Het bleek dat de inhoud rood gekleurd was, op een blauwe kegel in de oesophagus na; in de pylorus was de inhoud het sterkste vermengd en de zuurgraad het hoogste. Wel wordt in de samengestelde oesophagusklieren reeds pepsine afgescheiden, maar aangezien geen zoutzuur ter beschikking is, kan de vertering pas in de maag een aanvang nemen.

De maag is ook macroscopisch duidelijk in twee deelen gescheiden: een fundusafdeeling, bekleed met een rood slijmvlies en een veel kleiner pylorusdeel met wit slijmvlies. De weinig vertakte tubuleuze klieren uit de fundus zijn opgebouwd uit twee soorten cellen; korte cilindrische halscellen, die een groote gelijkenis vertoonen met de epitheelcellen en ovale basiscellen. Deze laatste zijn gevuld met secretgranula. Zij werden door HEIDENHAIN als analoog met de dekcellen der zoogdieren beschouwd. OPPEL (50) vermeldt in zijn handboek dat deze cellen zoowel pepsine als zoutzuur afscheiden, een opvatting, die ook gehuldigd wordt door LANGLEY (38) („oxyntic cells”). KRANENBURG (36) heeft door proeven bewezen, dat in de fundus geen pepsine wordt afgescheiden en daarmee HEIDENHAIN dus in het gelijk gesteld. In de pylorus bestaan de tubuleuze klieren uit kubische cellen met een weinig-kleurbaar plasma, slechts enkele der basale cellen bevatten granula. Daarom beschouwt LANGLEY deze uitsluitend als slijmklieren. OPPEL deelt deze opvatting niet, al kan hij ook geen andere functie voor de cellen opgeven, daar de verterende kracht van dit gedeelte van de maag uiterst gering is (zie hoofdstuk IV).

Bij het door ons verrichte onderzoek werden de dieren kunstmatig gevoerd met gehakt rundvleesch of met

brood. Daar bij *Rana* een maagsapafscheiding door psychische prikkels volgens de proeven van SMIRNOW niet voorkomt, kan dit de vertering niet storen. Uit de resultaten vermeld in tabel III en in fig. 2 blijkt, in overeenstemming met de uitkomsten van GRÜTZNER, dat de zuurgraad van de oesophagus in de richting van de pylorus toeneemt. Bij voeding met vleesch is er verschil tusschen het oppervlaktelaagje en de dieper gelegen lagen; bij broodvoeding is dat niet het geval, hier reageerde de geheele maaginhoud sterk zuur: p_H 2,18 (vergelijk rat 6 en de sponsproeven bij de snoek).

De p_H van den darm was vrij hoog. Duodenum $7,84 \pm 0,26$; dunne darm $7,89 \pm 0,28$; einddarm $8,05 \pm 0,22$.

Er bestaat bij deze dieren wel meer overeenkomst tusschen de optimale p_H voor de pepsine werking en de laagste p_H in de maag, dan bij de vogels (zie pag. 35). Volgens VONK (69a) ligt dit optimum bij een p_H van $\pm 1,50$, volgens PJATNITZKY (54) tusschen 1,60 en 1,90. VONK (69a) heeft in een mengsel van den maaginhoud de p_H bepaald op 2,2 en 3,8; DELRUE (16) geeft voor de p_H van zuiver maagsap een waarde van 4,2—4,8 op. Zooals uit tabel III blijkt is de p_H in de oppervlaktelaag op de plaatsen met de sterkste vertering echter lager.

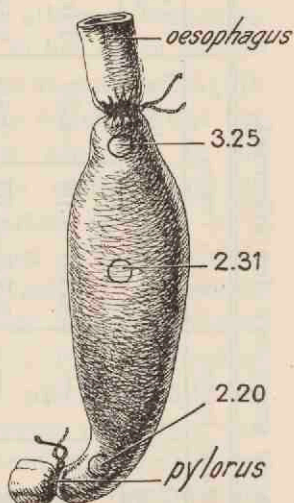


Fig. 2.
Maag van *Rana* No. 3.
Electrode door openingen
in den maagwand op den
inhoud geplaatst. Cijfers =
 p_H op voedsel.

Tabel III. P_H in de maag van den *kikvorsch*.

No. kikvorsch	Voedsel	Verterings-tijd	Begin van de fundus		Fundus		Pylorus	
			Oppervl. voedsel	Wand	Oppervl. voedsel	Wand	Oppervl. voedsel	Wand
1	Vleesch	4 uur	5.78—4.63	—	4.44—4.68	4.89	4.04—4.92	4.27
2	„	24 „	3.30	—	2.77—2.62	2.80	2.80—3.18	3.80
8	gehakt	24 „	3.20	—	2.27	—	2.20	—
3	„	46 „	3.25	3.40	2.31	2.60	2.20	4.22
4	„	77 „	3.10	—	2.81	—	2.22	—
5	Brood	44 „	2.10	2.26	2.18	2.26	2.18	2.26
6	Geen	72 „	—	3.16	—	3.16	—	3.16
7	„	60 „	—	—	—	1.80	—	2.00

§ 3. *Reactie van den Maaginhoud bij eenige Reptielen.*

De opgaven in de literatuur met betrekking tot de vertering in de maag van reptielen beperken zich tot enkele mededeelingen. LANGLEY (38) heeft een beschrijving gegeven van een ringslang, die 24 uur na het eten van een kikvorsch werd gedood. Vertering was alleen te bespeuren aan het achterlijf van de kikker dat in het begin van de maag lag, het kopgedeelte in de pylorus was belangrijk minder aangetast; hieruit trekt hij de conclusie dat het pepsinegehalte naar de pylorus toe afneemt. In de hieronder besproken gevallen was de vertering op de grens van fundus en pylorus het sterkst.

Over den bouw van de klieren en hun verdeling in de maag is weinig bekend. Wel heeft KAHLE (30) gewerkt over de histologie van de maag van *Testudo graeca*. Evenals bij *Rana* wordt ook daar in den slokdarm pepsine afgescheiden, de klieren zijn echter niet duidelijk begrensd ten opzichte van de fundusklieren, er bestaat een geleidelijke overgang. De fundusklieren zijn donker gekleurd en gevuld met granula, in tegenstelling met de pylorusklieren die helder zijn en gevuld met vloeistof. Toch is zijn meening dat er door de maagklieren pepsine en zoutzuur afgescheiden wordt en dat hier geen dekcellen voorkomen.

Van eenige *ringslangen*, die mij ter beschikking stonden en die ook in gevangenschap kikvorschen aten kon de p_H in de maag bepaald worden.

Het eerste exemplaar, van 75 cm lengte, werd ruim 12 uur na het inslikken van een kleinen kikvorsch gedood. De prooi lag nog geheel in de sterk uitgezette maag, voor een deel zelfs nog in de oesophagus. In de maag bevonden zich de romp en de achterpooten, hier was de huid verteerd tot een kleine hoeveelheid slijmerige vloeistof met p_H van 3,85. De laagste p_H van 3,20 had de dij van den

kikvorsch op 2 cm afstand van de pylorus, waar de vertering het verst was voortgeschreden. In de fundus varieerde de p_H van de oppervlaktelaag van 4,04 tot 3,56; het verschil met de onderliggende onaangetaste deelen was zeer duidelijk, daar bedroeg de p_H bijv. 5,60. In de pylorus was de p_H 3,86.

Een tweede ringslang, 100 cm lang, werd ruim 24 uur na het verslinden van een kleinen kikvorsch onderzocht. Uitwendig was in de maagstreek het lichaam niet meer gezwollen, inderdaad bleek de vertering al grootendeels beëindigd te zijn. De oesophagus was leeg, in de 8 cm lange maag bevonden zich aan de zijde van den slokdarm de kop en schoudergordel van de kikvorsch, de romp was geheel verteerd tot een breiachtige massa, van de achterpooten waren nog slechts de tibiae over, die ook reeds sterk aangetast waren. De huid van den kikker was overal geheel opgelost. De p_H op de oppervlaktelaag was vrijwel uniform, voor de dieper gelegen deelen hooger, al naar de graad van vertering zooals ook uit tabel IV blijkt.

Tabel IV. p_H in de maag van ringslang II,
24 uur na den maaltijd gedood.

	Inhoud	Wand
p_H oesophagus	—	6,90
begin van de maag	—	5,07
1 cm na de oesoph. op poot v. d. kikvorsch	2,14	
2½ „ „ „ „ „ „ „ „	2,75	
2½ „ „ „ „ „ kop „ „	2,80	
4 „ „ „ „ in verteerd weefsel	2,79	
2 „ voor de pylorus „ „ „	2,53	
2 „ „ „ „ 2 mm dieper	3,32	
in pylorus	3,22	
pylorus		4,16

p_H van den dunnen darm direct na de		
	pylorus	5,70
„	3 cm verder . .	6,70
darmwand op dezelfde plaats . . .		6,30
dunne darm 10 cm na de pylorus .		6,88
darmwand 10 „ „ „ „ .		6,74
dunne darm 15 „ „ „ „ .		7,59
darmwand 15 „ „ „ „ .		7,50

Uit een vergelijking tusschen deze twee dieren zien wij dat met het voortgaan der vertering de p_H daalt tot een waarde, die overeenkomt met die van het pepsineoptimum (hoofdst. IV).

Getracht werd ook bij enkele landschildpadden den inhoud van de maag te meten, maar door moeilijkheden met het voeden der dieren zijn deze proeven niet uitgevoerd.

§ 4. p_H van den Maaginhoud bij Vogels.

Als vleeschetende vogels, die een prooi in zijn geheel inslikken, kwamen op de eerste plaats de reigers in aanmerking, daarnaast zijn enkele bepalingen gedaan bij torenvalken en bij een kerkuil.

In het algemeen is de maag bij vogels in twee afdelingen verdeeld: een kliermaag en een spiermaag; de oesophagus gaat over in de kliermaag, waar de spiermaag onmiddellijk op volgt. De verhouding in grootte van deze twee deelen hangt samen met de levenswijze: men kan in het algemeen zeggen, dat de zaadeters een kleine kliermaag en een sterk ontwikkelde spiermaag hebben, deze laatste heeft dan een dikken wand en is van binnen bekleed met een hard secret. Bij vleescheters is de kliermaag naar verhouding iets grooter en de spiermaag veel minder ontwikkeld. Bij den reiger is de kliermaag evengroot als de spiermaag en zelfs dikker van wand.

Algemeen wordt morphologisch de spiermaag opgevat als de pylorus. Dan moeten wij de klieren, die de harde stof afscheiden die den wand bekleedt, als functioneel veranderde pylorusklieren beschouwen. Enzymen worden hier niet geseerneerd. De harde wandbedekking is bij de reigers slechts dun, zij kan tijdens de vertering zelfs geheel ontbreken; bij de valk en uil is er steeds een dun laagje. De groene kleur van deze laag schrijven sommige auteurs (BIEDERMANN (7)) toe aan teruggestroomde gal. Bij vogels schijnt het veelvuldig voor te komen dat darminhoud in de maag terugvloeit. Niet alleen is dit het geval bij uilen, roofvogels en reigers, waar door antiperistaltiek een deel van de onverteerbare producten uit de maag wordt verwijderd, maar ook bij de vertering, bijv. in de krop, schijnen deze bewegingen een belangrijke rol te spelen. Zoo hebben KLUG en TEICHMANN (33) in den krop van duiven en ganzen pepsine aangetoond, die daar uitsluitend uit de maag gekomen kon zijn. Ook naar onze eigen waarnemingen bij een reiger, waarbij de vertering reeds in de oesophagus begon, waar een p_H van 3 heerschte, schijnt deze terugvloeiing als normaal verschijnsel bij de vertering zeer goed mogelijk.

De kliermaag bezit een dik epitheel met reeds macroscopisch duidelijk herkenbare kliervelden. Hierin liggen de samengestelde klieren, die het pepsine en het zoutzuur leveren; in de halscellen van deze tubuleuze klieren wordt het HCl gevormd, in de basiscellen het pepsine.

Bij de *reigers* volgt op de lange rekbare oesophagus de zakvormige maag. Op de grens van klier- en spiermaag bevindt zich een uitstulping van de spiermaag, het z.g. pyloruszakje, dat de overgang naar den darm vormt, (in fig. 3 is dit niet te zien). Histologisch hoort dit zakje volgens de meeste auteurs nog tot de maag, hoewel SWENANDER (geciteerd naar OPPEL (50)) op grond van den klierbouw juist meent het als het begin van den darm te moeten opvatten. In ieder geval wordt

er nooit onverteerd voedsel in aangetroffen; de p_H komt overeen met die van de maag. Een dergelijk zakje vindt men alleen bij reigers, ooievaars en sterntjes, allen dieren die tegelijk met hun voedsel veel water

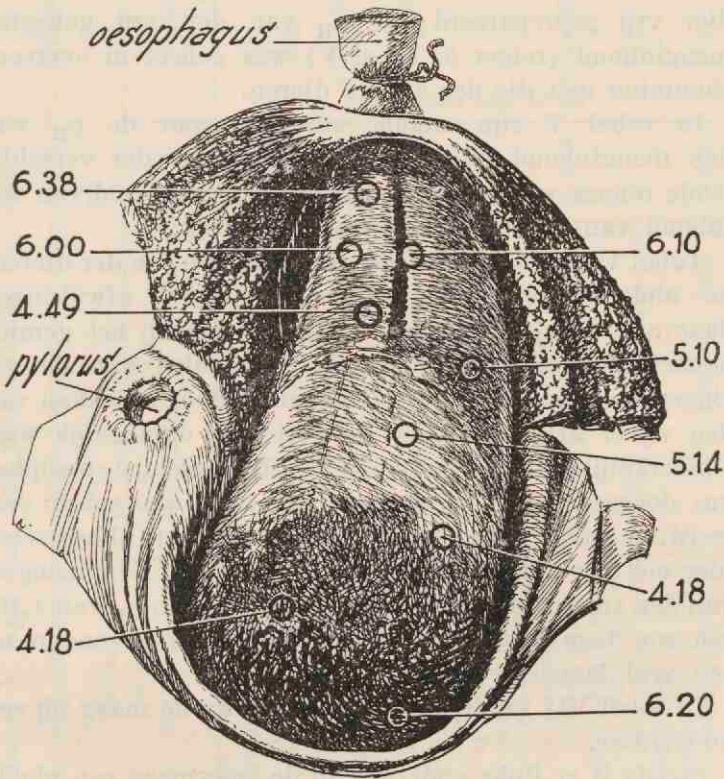


Fig. 3. Maag van *reiger* No. 5; gedood $3\frac{1}{2}$ uur na voeding. Maagwand opengeknipt. Getallen hebben betrekking op den zuurgraad van de oppervlaktelaag van den inwend.

opnemen. De darmen zijn dun en lang (180 cm), de korte blindedarmen monden vlak bij de cloaca uit en bevatten zoo goed als geen verteringsvloeistof.

De vogels werden gevoerd met schelvisch; zij spoelden de visch altijd in den vijver van de kooi en direct na het inslikken werd rijkelijk water gedronken. Dit leverde bij

de bepaling van de p_H in de maag wel eenig bezwaar op, daar de vloeistof, die bij het neerleggen van het gedoode dier vermoedelijk langs den inhoud vloeit een verandering van de werkelijke waarde teweeg zou kunnen brengen. Daarom werd eenmaal de maag aan het *staande* dier vrij geprepareerd; de p_H van den vrij gelegden maaginhoud (reiger 5, tabel V) was geheel in overeenstemming met die der andere dieren.

In tabel V zijn enkele waarden voor de p_H van den maaginhoud en van den maagwand der verschillende reigers weergegeven. Fig. 3 geeft een beeld van den inhoud van de maag na $3\frac{1}{2}$ uur vertering.

Tabel VI geeft het volledig protocol van één der dieren, de andere exemplaren vertoonden geen afwijkingen daarvan, behalve misschien reiger 4 waarbij het gemiddelde lager lag, waarschijnlijk tengevolge van de geringere verdunning in de maag, daar door afdekken van den vijver drinken tijdens de vertering onmogelijk was. Opmerkelijk was ook, dat de ingeslikte visch bij de oesophagus doorgesnoerd was, de kop in de maag was geheel verteerd, de romp in de oesophagus onaangetast, al heerschte hier ook een ongewoon lage p_H van 2,90. Een mengsel van den totalen maaginhoud gaf ditmaal een p_H van 4,10, een zoo lage waarde werd anders slechts gevonden na een veel langeren verteringstijd.

In tabel VII vindt men de reactie van de maag bij een hongerdier.

Steeds is er links onderaan in de spiermaag een plaats met een hogere p_H , hier bevinden zich de onverteerbare resten. Bij voedsel zonder zulke ballaststoffen, bijv. biefstuk, is de p_H in de spiermaag wèl uniform.

De gemiddelde p_H van het oppervlaktelaagje is in de kliermaag 5,72, in de spiermaag 5,19, hoewel hier noch zoutzuur, noch enzym afgescheiden wordt. Het verschil tusschen de oppervlaktelaag en de dieper gelegen deelen van het voedsel is bij deze dieren minder duidelijk dan bij den snoek, zoo is de p_H op de buitenlaag van de visch in

Tabel V. pH van den maaginhoud bij reigers.

No. reiger	Verteringsstijd	Voedsel	Toestand van den maaginhoud	pH				Pylorus-zakje
				Oesophagus	Kliermaag	Spiernaag	Spiernaag	
2	45 min.	schelvisch	maag en oesoph. gevuld. Veel vloeistof in spiermaag.	6.54	6.09	—	5.63	5.61
6	70 "	biefstuk	Beginnende vertering in spiermaag.	6.38	5.30	5.66	4.80-4.40	4.79
3	1½ uur	schelvisch	Visch 5 cm in oesoph., vertering alleen in spiermaag.	6.57	5.89-5.29	5.75	4.90-4.50	5.10
4	2½ "	"	Visch in de kop v. visch in de maag, afgesnoerd op de grens van oesoph./klierm., 1 cm proximaal klierm. geen vertering, in maag wel.	2.90	3.56	4.14	4.72-3.68	3.85
5	3½ "	"	oesoph. leeg. In spierm. vertering en onverteerb. prod.	6.38	6.10-4.50	—	4.18	3.95
7	7 "	"	maag leeg.	—	—	—	—	—
1	24 "	geen	vliegen in de kliermaag en spierm.	4.39	2.40	3.10	2.54	3.30

de maag van den reiger bijv. 5,00, in de diepere laag 5,66.

De vloeistof, die bij het prepareren van de maag uitstroomde, werd opgevangen en de p_H zowel met de glaselectrode, als ter contrôle met de waterstofelectrode gemeten. Deze twee metingen gaven bevredigende overeenstemmende uitkomsten. De p_H van deze vloeistof, bestaande uit water met daarin gesuspendeerde deeltjes, was gemiddeld 5,30.

Tabel VI. Reiger 3. 1½ uur na opname van een schelvisch van 130 g gedood. Maag buidelvormig, kliermaag 3 cm lang, spiermaag 6 cm lang en 6 cm breed. Visch nog 5 cm in de oesophagus; de kop in de spiermaag grootendeels verteerd, alleen been en graten over, in de kliermaag de visch geheel intact gebleven. Pyloruszakje gevuld met de zelfde verteringsvloeistof als zich in de maag bevond.

p_H op den staart van de		
visch in oesophagus	5,76	
p_H op den staart van de		
visch in oesophagus 1 cm distaad	6,57	
p_H op den staart van de		
visch in oesophagus 2 cm ,,	6,38	
vischlichaam begin kliermaag	5,89,	2 mm diep 6,40
,, einde ,,	5,31	
,, begin spiermaag	4,78	
kopresten midden ,,	4,53	
graten bodem ,,	4,90	
ingang pyloruszakje	4,82,	2 mm diep 5,63
p_H maagwand oesophagus	6,39	
begin kliermaag	5,75	
begin spiermaag bij		
pylorus	5,24	
onderin spiermaag	5,17	
p_H uitgestroomde vloeistof	5,10	
p_H mengsel van den totalen inhoud		
(vaste stof + vloeistof)	6,20	

Tabel VII. Reiger 1, hongerdier. Maag $5\frac{1}{2}$ cm lang, vooral de spiermaag relatief klein. Als inhoud 2 vliegen, één in de kliermaag, één in de spiermaag. De spiermaag groene, sterk geplooide wand.

p_H	op de vlieg in de kliermaag	2,15
	in vloeistofdruppel in het midden van de kliermaag	2,40
	op de vlieg in de spiermaag	2,54
p_H	maagwand begin kliermaag	4,39
	„ midden „	3,10
	„ onderin spiermaag	3,15
	„ bij pyloruszakje	3,10
	„ in het pyloruszakje	3,34
p_H	darm vlak na „	6,50

De *darminhoud* reageerde in het algemeen neutraal of eenigszins zuur. Voor het duodenum was de gemiddelde p_H 6,74, voor den dunnen darm 6,97 en voor den endeldarm 6,90.

Zoals uit tabel VIII te zien is, heeft ook bij de valk de darminhoud een lage p_H .

Bij twee *torenvalken*, die mij ter beschikking stonden werd eveneens van het voedsel in de maag de p_H bepaald.

Het eerste exemplaar werd $1\frac{1}{4}$ uur na het eten van 4 stukjes rundvleesch van $4\frac{1}{2}$ g, met chloroform gedood. Bij het openen van het dier, bleek het grootste deel van het vleesch zich nog onveranderd in de kropachtige verwijding van de oesophagus te

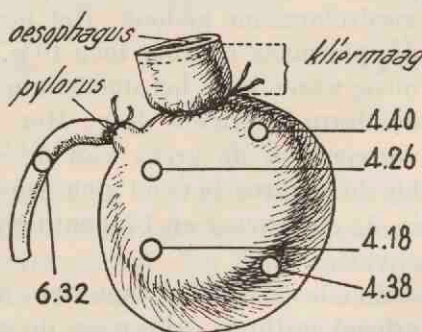


Fig. 4. Maag van *torenvalk* No. 1. Kliermaag leeg, spiermaag gevuld. Cijfers = p_H van de oppervlakte van den inhoud.

bevinden. De rest was samengeperst tot een stevigen grauwen bal in de spiermaag (zie fig. 4). De kliermaag was

leeg. Het pyloruszakje is hier niet meer dan een overgang naar den darm.

Tabel VIII. p_H van den maag- en darminhoud bij torenvalken.

		Valk I	Valk II
oppervl. v.h. vleesch grens klier-/spiermaag		5,30	3,71
„ „ „ midden v.d. „		4,38	4,28
„ „ „ „ „ „		4,38	4,30
„ „ „ bij het pyloruszakje .		4,18	4,21
diepere laag „ midden v.d. spiermaag		4,86	4,90
„ „ „ bij de pylorus		4,18	—
maagwand kliermaag		6,20	6,17
„ begin spiermaag		4,56	—
„ onderin „		4,97	4,31
„ pyloruszakje		4,71	—
darminhoud 1 cm na de pylorus		6,32	—
„ 8 cm „		6,15	6,15
„ 20 cm „		6,26	6,49

Het tweede exemplaar at in 45 minuten 30 g rundvleesch in 7 stukjes verdeeld; 4 uur na het begin van de voedselopname gedood. Het gewicht van het voedsel in de spiermaag bedroeg toen 10 g. De slokdarm en de kliermaag waren leeg, het duodenum was met vloeistof gevuld, de darm overigens leeg. Het vleesch was het sterkste verteerd op de grens van de spier- en kliermaag, ook bij de pylorus bevond zich een breijachtige massa; onder in de spiermaag en binnenin was het vleesch nog geheel onverteerd.

Zooals tabel VIII laat zien, was ook bij dit dier de p_H vrijwel uniform, alleen op de grens van klier- en spiermaag lager.

Over het geheel gaat hier de vertering niet zoo snel als bij de reigers: in de 4 uur na het begin van de voedselopname is slechts 2/3 van het vleesch uit de maag verdwenen. In aansluiting hieraan kregen twee van de vogels

met karmijn gekleurd gehakt, de eerste excretie van de kleurstof had na 40 uur plaats.

Tenslotte werd een *kerkuil* onderzocht. Na een hongerperiode van 16 uur kreeg het dier 5 stukjes vleesch, te zamen 25 g wegende, te eten; $4\frac{1}{2}$ uur na dezen maaltijd werd het gedood. Na het openen van de buikholte contracteerde de maag nog regelmatig 10 maal per minuut, dat is frequenter dan bij den snoek of kikkvorsch, maar de intensiteit van de bewegingen was geringer.

Op één stuk na was al het vleesch in de spiermaag samengeperst tot een stevige massa. Zooals uit tabel IX blijkt wisselde de p_H slechts weinig, ook een dieper gelegen laag had dezelfde p_H als de oppervlakte.

Tabel IX. p_H maaginhoud bij een kerkuil na vleeschvertering gedurende $4\frac{1}{2}$ uur.

p_H vleesch in de kliermaag	3,90
„ begin spiermaag	4,53
„ onderin „	4,66
p_H vleeschbrei na menging totale maaginhoud	4,56
p_H wand van de kliermaag	4,72
„ „ „ spiermaag	4,90

Samenvatting van de metingen bij vogels.

Vergelijken wij de resultaten bij deze drie verschillende vogels verkregen, dan blijkt er een groote overeenkomst te bestaan tusschen de valk en uil. Bij beide heeft de vertering uitsluitend in de spiermaag plaats, het voedsel dat hier niet direct in kan, wordt in de oesophagus bewaard (te vergelijken met den krop bij de graaneters). Daar het voedsel de kliermaag snel passeert, kan het enzym slechts in de spiermaag zijn werking uitoefenen. Door de voortdurende contracties wordt de inhoud steeds in beweging gehouden en komen dus telkens

nieuwe porties in aanraking met het naar beneden druppelende enzym.

Bij de reigers is de toestand eenigszins anders, daar hier de twee afdeelingen van de maag niet zoo streng gescheiden zijn tijdens de vertering. Het voedsel bevindt zich in beide deelen, een vermenging en kneding kan niet plaats vinden daar de ingeslikte prooi onverdeeld in de maag geschoven wordt.

Toch is ook in dit geval de vertering het krachtigste in de spiermaag. De muscularis van dit deel is slecht ontwikkeld, waarschijnlijk zal dus het sterke maagsap de belangrijkste rol spelen bij de vertering. Het sap in een lege maag reageert zuur (2,40), maar tijdens de vertering is de p_H hoog, evenals dat bij de andere vogels het geval is. Zelfs in de totaal opgeloste voedselbrei daalde de p_H nooit beneden 3,50. Toch ligt ook voor de vogels het pepsineoptimum bij p_H 2,40 en is zelfs aan den basischen kant van de werkingskromme de vertering minder goed, dan bijv. bij den snoek.

Ook de hooge lichaamstemperatuur van 41° (66) kan geen voldoende verklaring zijn voor de buitengewoon krachtige vertering (zie hoofdst. III).

BIEDERMANN (7) heeft reeds verondersteld, dat bij de graaneters de spiermaag de belangrijkste functie voor de vertering zou bezitten, mede in verband met het feit dat er nooit voedsel in de kliermaag gevonden wordt.

McLAUGHLEY (45) heeft met de chinhydronelectrode de p_H van het spijsverteringskanaal van de kip gemeten en vindt daar de volgende waarden: kliermaag 5,59; spiermaag 3,39; duodenum 6,29; ileum 6,22. Zooals wij gezien hebben komen deze waarden zeer goed met onze uitkomsten overeen. Nu is er bij deze dieren ook weinig bezwaar tegen het vermengen van den inhoud, daar een eigenlijke oppervlaktelaag niet bestaat bij graaneters, waar een brei in de maag ligt, die gemakkelijk doortrokken wordt met maagsap.

§ 5. *Reactie van den Maaginhoud bij enkele Zoogdieren.*

Bij de zoogdieren treden groote verschillen in den bouw van de maag op, dikwijls in verband met de levenswijze.

In het algemeen kunnen wij twee maagtypen onderscheiden, de eenkamerige maag der vleescheters en de samengestelde maag der herkauwers. Tusschen deze beide bestaan alle mogelijke overgangen. Histologisch onderscheidt zich de maag van vele zoogdieren van die der andere diergroepen door het bezit van cardia-klieren; deze liggen in een apart gedeelte, om de monding van de oesophagus, dat reeds macroscopisch te herkennen is door de lichtroze kleur. De fundusklieren scheiden in de hoofdcellen pepsine en in de dekcellen zoutzuur af. (BETHES Handbuch der norm. und path. Phys. Bd. III). De pylorus bevat hoofdzakelijk slijm-vormende cellen, maar er komen nog verspreid met hoofdcellen verwante cellen in voor, zoodat ook in de pylorus pepsine geproduceerd wordt (LINDERSTRØM-LANG (39)).

Zooals in de inleiding reeds vermeld is, is er over de maagvertering bij zoogdieren tamelijk veel gewerkt, vooral de resultaten van GRÜTZNER (25), COHNHEIM (13), TOBLER (68a), SCHEUNERT (58b), SUN (65), McLAUGHLEY (45) en ABRAHAMSON (1), zijn in verband met de uitkomsten van dit onderzoek van belang.

Als proefobjecten zijn, mede om redenen van practischen aard, de *rat* en de *kat* gekozen. De kat bezit een enkelvoudige zakvormige maag, die van de rat is eenigszins tweekamerig: de linkerkamer is uitsluitend voorraadsruimte, in de rechter waar de enzymen afgescheiden worden, heeft de eigenlijke vertering plaats.

PH van den maaginhoud van *ratten*.

Ratten van ongeveer 130 g kregen, nadat zij 24 uur gevast hadden, gedurende 15 minuten gehakt vleesch te eten; daarna werden zij, tusschen 1 en 4½ uur na het einde

van den maaltijd, gedood. De voormaag is steeds sterk gevuld, dikwijls zoo dat bij het prepareren de wand scheurt. De inhoud van de voormaag heeft nog de roode kleur en normale structuur behouden, daarentegen is in de fundusafdeeling de buitenste laag geleachtig en grijs geworden. Meestal bevinden zich in de pylorus nog oude voedselresten, niettegenstaande de dieren 24 uur voor het begin van de proef gehongerd hebben.

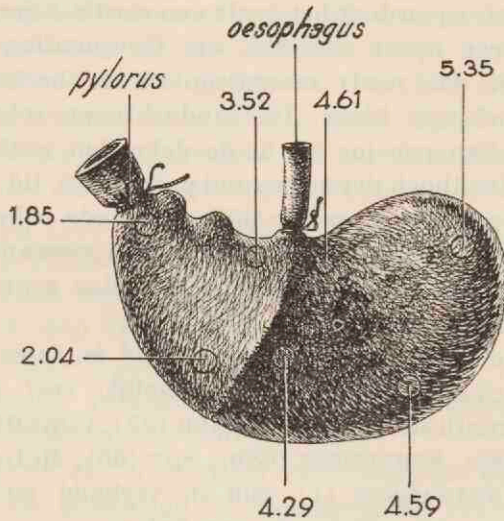


Fig. 5.

Maag van rat No. 3. Vertering $4\frac{1}{2}$ uur.
Getallen = p_H opp. voedsel.

De zuurwaarden loopen in de verschillende afdeelingen van de maag sterk uiteen. Over het algemeen is de p_H in de voormaag hoog, om bij den overgang naar de fundus plotseling te dalen; in de pylorus is de p_H laag. De uitkomsten van de metingen bij dieren, die na verschillende tijden gedood zijn, zijn te vinden in tabel X en in fig. 5.

Met zijn methode van gekleurd voedsel heeft GRÜTZNER reeds gevonden dat de voormaag niet anders dan een

Tabel X. p_H in de maag van de *rat*. Van de kolommen onder elk maagdeel bevat de eerste de p_H aan de oppervlakte van het voedsel, de tweede de p_H van den maagwand.

No. Rat	Verterings- tijd	Voedsel	p_H						
			Pars oesophagale	Cardia	Fundus	Pylorus			
2	1½ uur	4 g vleesch	4.72—4.37	3.47	—	3.80	4.23	2.20	3.51
4	1½ "	6 g "	5.04—3.66	3.04	4.51	3.30	4.11	2.66	5.11
1	4 "	6 g "	6.32—6.22	—	3.66	2.70	3.06	1.83	3.05
3	4½ "	7 g "	5.35—4.29	—	3.52	2.04	3.99	1.85	3.58
5	3½ "	6 g "	6.60—5.60	5.80	4.00	2.65	3.99	1.74	4.19
6	1 "	haver	5.50—4.38	—	—	4.20	—	4.48	—

voedselbewaarplaats is, waarin een neutrale reactie heerscht gedurende de eerste uren na de voeding. Na 2 uur echter is ook de voormaag rood gekleurd; GRÜTZNER veronderstelt, dat tegelijk met het zoutzuur ook pepsine in het voedsel dringt en de vertering daar toch reeds begint. Dit lijkt mij weinig waarschijnlijk, eerder wordt de zure reactie door melkzuur veroorzaakt.

Evenals bij de andere dieren bestaat ook bij de ratten een verschil in zuurgraad tusschen de oppervlakte van het voedsel en de dieper gelegen deelen; in de voormaag is dit onderscheid echter zeer gering, in de nauwe pylorus ontbreekt het geheel.

Om na te gaan of de voeding wellicht invloed heeft op de p_H werd een rat met haver gevoed. De p_H één uur na den maaltijd is overal 4,30; misschien is dit toe te schrijven aan de geringe sapafscheiding en de snellere diffusie van het sap in den breiachtigen inhoud (ook bij den kikvorsch was de p_H uniform na voeding met brood, pag. 31).

Als men voor een dergelijke maag de gemiddelde waarde bepaalt, dan blijkt dat plaatselijk gevonden waarden hiervan sterk kunnen afwijken en men van den werkelijken toestand geen zuiver beeld krijgt. Zoo is bijv. voor rat 5 (tabel X) de p_H in de pylorus 1,74, in de fundus aan de oppervlakte 2,65, in de voormaag tusschen 5 en 6, na dooreenmengen van den totalen maaginhoud 4,98. Waarschijnlijk ligt hierin ook de verklaring voor het feit dat andere auteurs zulk een hooge p_H in de maag van de rat vinden, o.a. SUN (65).

p_H van den maaginhoud van *katten*.

Om zooveel mogelijk de natuurlijke wijze van voeding na te bootsen kregen een vijftal katten, na een dag hongeren, enkele grof gesneden stukken rundvleesch tezamen ongeveer 25—50 g wegende. Het vleesch werd zonder kauwen naar binnen geslikt, in de maag stapelden de stukken zich keurig op en bleven daar onvermengd liggen tot zij geheel verteerd waren (zie fig. 6). Vloeistof

is er haast niet in de maag tijdens de vertering, hoogstens eenige druppels in de fundus. Bij de eerste kat, die 1½ uur na het eten van 60 g vleesch gedood werd, was de maag nog geheel gevuld met de op elkaar geperste stukken

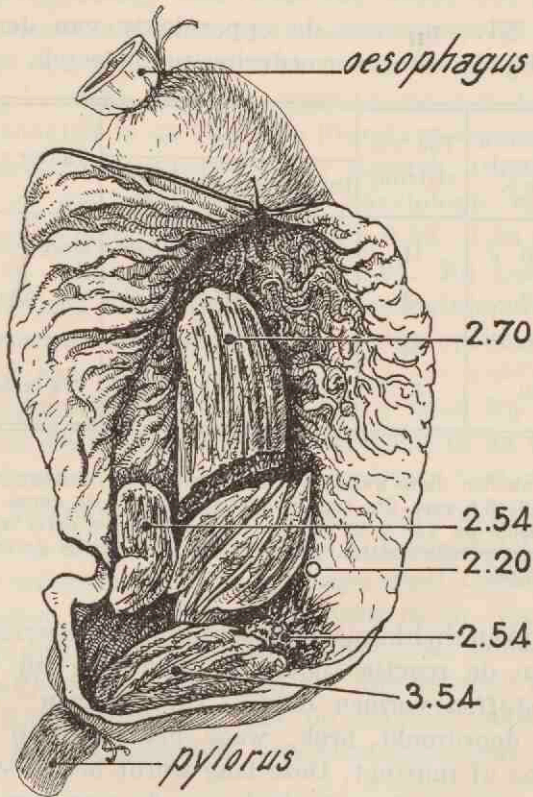


Fig. 6. Maag van *kat* No. 3.
Getallen geven de pH na 6½ uur vertering.

vleesch, die slechts aan den buitenkant eenigszins ontleed waren. Bij exemplaar 4 was na 8 uur van 30 g vleesch slechts één stukje over en ook dit was reeds half verteerd, dat wil zeggen het was de helft kleiner geworden, niet tot een brei. Bij dit laatste dier was de pH in het vleesch gelijk aan die van de buitenlaag: 2,34, terwijl er anders,

bij korteren tijd en meer voedsel een duidelijk verschil bestond, bijv. de buitenlaag 3,24, binnenin 5,60.

Van de op verschillende plaatsen van de maag gemeten waarden geeft tabel XI een overzicht.

Tabel XI. p_H van de oppervlakte van den maaginhoud bij de *kat* na voeding met vleesch.

No. kat	Gevoerd vleesch in g.	Tijd van vertering	p_H			Vulling v. d. maag
			Cardia	Fundus	Pylo-rus	
1	60 g	1½	4.57	3.73	3.78	sterk gevuld
2	40 ..	4¼	4.08	3.28-2.84	3.35	30 g inhoud over
3	30 ..	6½	—	2.70-2.54	3.54	10 g inhoud over
4	30 ..	8	—	— ¹⁾	2.34	1 g in de pyl.

De p_H van den darm was over het algemeen zeer constant en varieerde tusschen 5,6—6,5 voor den twaalfvingerigen darm; de dunne darm had een gemiddelde p_H van 6,42; bij kat 4 met een leegen darm lager dan bij de dieren met gevulden darm. De endeldarm had steeds de hoogste p_H , gemiddeld 7,04.

Vergelijken wij hiermee de beschrijving die KESTNER (32a) geeft van de reactie tijdens de vertering bij honden: „Vaste stoffen vormen in de „Hauptmagen“ een met speksel doordrenkt brok, waar het maagsap van de buitenlaag af indringt. Deze laag wordt het eerste vloeibaar gemaakt en door de druk van de maagbeweging in het antrum pylori geschoven, terwijl de spijsbrok in het midden van de maag rustig blijft liggen. Zoo is het dus duidelijk dat de aciditeit van den maaginhoud gering is, terwijl toch een sterk zure vloeistof de pylorus verlaat.” Hij verwerpt alle verband tusschen een bepaalde p_H en het openen van de maagsphincter, dat is alles slechts

¹⁾ In de leege maag was de p_H van den wand in de fundusstreek 2,55; de geringe hoeveelheid maagsap, die zich daar bevond had een p_H van 2,20.

schijn. Wel verdwijnt als regel eerst de vloeistof (bij het proefontbijt de thee, bij melk de wei), maar dat neemt niet weg, dat de pylorus geen filter is, zooals velen zich dat voorstellen.

Deze opvatting van KESTNER wordt dus geheel gesteund door het resultaat der hier weergegeven metingen, waaruit ook blijkt, dat in de maag als geheel genomen een p_H heerscht, die niet overeenkomt met de waarden, die gewoonlijk in de klinische literatuur vermeld worden. Zoo geeft bijv. ROSEMAN in BETHES Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie op, dat bij den mensch de p_H van het maagsap 0,92—1,58 is, bij den hond na schijnvoeding 0,80—0,97. Bij gezonde volwassenen zou de aciditeit van den maaginhoud gedurende de vertering steeds 4.10^{-2} zijn, dus optimaal voor de werking van pepsine.

In tegenstelling met COHNHEIM vonden wij bij de kat de p_H in de pylorus steeds hooger dan in de fundus, in welke laatste dan ook de belangrijkste vertering plaats vindt. Vergelijk hiermee de hooge waarden, die DANZIGER (14) kreeg voor sap uit een hoog duodenaal fistel.

De verkregen waarden stemmen goed overeen met de uitkomsten van McLAUGHLIN voor de p_H van maag en dunnen darm bij katten, alleen voor het colon geeft hij een veel hooger zuurgraad op. Zijn getallen zijn: 3,34; 6,90; 5,25 (verkregen met de chinhydronelectrode bij dieren in alle mogelijke voedingstoestanden).

HOOFDSTUK IV.

VERGELIJKING VAN DE MAAGEXTRACTEN VAN VERSCHILLENDE DER ONDERZOCHE DIEREN TEN OPZICHTE VAN p_H -EN TEMPERATUUR-OPTIMUM EN VAN DE STERKTE.

§ 1. *Algemeene Methodiek.*

De pepsine-preparaten uit het slijmvlies van de maag zijn bij alle dieren op dezelfde wijze verkregen. Direct na de meting van de p_H werd de maag schoon gespoeld, met filtreerpapier gedroogd, het slijmvlies vrij geprepareerd en gewogen, met een schaar zoo fijn mogelijk verdeeld en in een mortier met het 5-voudige volume aan glycerine onder toevoeging van zeezand tot een brei geroerd. Gedurende minstens 5 dagen werd bij een temperatuur van ongeveer 5° geëxtraheerd, vervolgens gecentrifugeerd of bij grootere hoeveelheden gecolleerd. De zoo verkregen enzymhoudende vloeistof kan maandenlang zonder in sterkte te verminderen bewaard blijven.

De bepaling van de optimale p_H voor de werking van de pepsine geschiedde bijna steeds met de methode van GRÜTZNER (25a), zooals die door RINGER (56) gemodificeerd en ook door VONK (69a) gebezigd is. Deze methode berust op de vertering van met karmijn gekleurde fibrine; hierbij neemt de kleur van de vloeistof aan intensiteit toe met het voortschrijden der eiwitvertering (bepaald in een Autenrieth-colorimeter). De methode is quantitief, omdat de fibrine na kleuren en drogen, door zeven op bepaalde korrelgrootte wordt gebracht, zoodat zij nauwkeurig kan worden afgewogen.

Karmijnfibrine kan niet gebruikt worden bij de bepaling van het temperatuuroptimum, aangezien de kleurstof bij hogere temperatuur ook zonder enzymwerking oplost en het te onnauwkeurig is hiervoor correcties aan te brengen. Met spritblauw gekleurde fibrine kan, althans

bij proeven over niet te langen tijdsduur, wel gebruikt worden, maar toch verdient titratie de voorkeur. De laatste methode werd toegepast op ongekleurde fibrine, biefstukpoeder of vischpoeder — alle drie gedroogd bij 60°. Voor de bepaling van de vertering werd de formol-titratie van SÖRENSEN gebruikt. Naast de proefoplossing werd na denzelfden tijd tevens een contrôlebuisje met dezelfde stoffen maar met 2 min. verhit enzym getitreerd. Het verschil tusschen deze twee waarden geeft de vertering aan.

Het gebruikte buffermengsel bestond uit $\frac{M}{10}$ glycocol en 0,1 N HCl. De p_H werd voor het begin van de vertering gemeten in het buisje met opgekookt enzym en deze waarde vergeleken met de p_H in het verteringsmengsel aan het einde van de proef. In het algemeen geschieden de bepalingen met de glaselectrode, enkele malen echter ter contrôle met de waterstofelectrode.

§ 2. *Bepaling van het p_H -optimum voor de Pepsine-werking bij verschillende Dieren.*

Door de onderzoekingen van VONK (69a) was bekend, dat het optimum voor extract uit de snoekemaag bij vertering van fibrine bij p_H 2,44¹⁾ ligt. Zooals uit tabel XII blijkt vinden wij hier overeenkomstige waarden, het optimum ligt zoowel bij den snoek als bij den reiger bij een begin- p_H van 2,46. Dit is ook het geval, wanneer biefstuk als substraat wordt genomen (tabel XIII). Bij den reiger bestaat er dus geen overeenstemming tusschen de zuurgraad in de maag en het p_H -optimum voor het pepsine; uit de resultaten met de vertering van fibrine valt misschien af te leiden dat het maagsap bij een hoogere p_H iets werkzamer is dan het pepsine van den snoek.

1) Eindwaarde.

Tabel XII. 50 mg karmijnfibrine 30 min. gezwollen en 30 min. verteerd door 1 cc op de helft verdund extract. Temperatuur 20°.

gly- coeol cc	HCl cc	pH- begin	pH- einde	Color. schaal ¹⁾	
				Snoek	Reiger
2	8	1,38	1,98	49	45
3	7	1,78	2,14	41	22
5	5	2,23	2,62	20	15
6	4	2,46	2,98	0	0
7	3	2,98	3,17	32	54
8	2	—	3,39	84	62
9	1	3,84	3,87	geen kleur	geen kleur

Tabel XIII. 80 mg biefstukpoeder 20 min. gezwollen, 60 min. verteerd met 1 cc reigerpepsine. Temperatuur 37½°. Formoltitratie.

glycoeol cc	HCl cc	pH-begin	pH-einde	cc 0,125 N NaOH verbruikt
3	7	1,84	1,84	0,11
4	6	2,40	2,44	0,51
5	5	2,60	2,65	0,26
6	4	2,85	2,92	0,32
7	3	3,07	3,17	0,10
8	2	3,41	3,56	0,14
9	1	3,74	—	0,00

HYKES (29) vond bij den baars een maximale werking van het maagsap op karmijnfibrine en op blokjes gestold kippeneiwit bij een p_H van resp. 1,65 en 1,80. Deze

¹⁾ Een lage colorimeterwaarde gaat samen met een sterke kleuring (vergaande vertering), omgekeerd is bij 80 de kleurintensiteit en dus de vertering zeer gering.

waarden zijn ongeveer gelijk aan die, welke gewoonlijk voor zoogdieren opgegeven worden en die door VONK ook bij *Testudo*, *Rana* en *Acanthias* gemeten zijn. Daar HYKES niet vermeldt of de gevonden zuurwaarden betrekking hebben op den eind- of begintoestand van de vertering, zijn deze bepalingen hier herhaald met de titratiemethode. Blijkens onze uitkomsten (tabel XIV) ligt het optimum wel bij een buffermengsel met p_H 1,68, maar door de toevoeging van het enzym verschuift dit naar een beginwaarde van 2,00.

Tabel XIV. p_H -optimum van het pepsine van de baars.
50 mg fibrine 20 min. gezwollen, 30 min. verteerd
door 1 cc enzym bij 20°.

Buffer	p_H -begin vertering	p_H -einde vertering	cc NaOH verterings- mengsel	cc NaOH Contrôle	Vershil
1,48	1,85	2,05	1,55	1,45	0,10
1,68	2,02	2,27	2,09	1,89	0,20
1,85	—	—	2,12	1,99	0,13
2,09	—	—	2,09	2,01	0,08
2,34	2,54	—	1,97	1,90	0,07

Bij de landschildpad heeft VONK (69a) bepaald, dat het pepsineoptimum ligt bij p_H 2,20—2,47 aan het einde van de vertering. Daar de verschuiving tijdens de vertering meestal ongeveer 0,17 bedraagt, komt dit overeen met een beginwaarde van 2—2,3. Uit onze bepalingen blijkt het optimum bij een beginwaarde van 1,80 te liggen, terwijl ook bij p_H 1,62 de vertering nog sterk is (tabel XV).

Wij mogen dus wel de conclusie trekken dat er, met betrekking tot de p_H waarbij de vertering in de maag optimaal is, geen overeenstemming bestaat tusschen dieren met eenzelfde levenswijze of behorende tot eenzelfde groep in het systeem. Bij snoek, reiger en valk ligt

Tabel XV. 1 cc schildpadenzym, 50 mg karmijn- resp. gewone fibrine. Verteringstijd 15 min. Temp. 19°.

Buffer in cc		pH-begin	pH-einde	colorim. waarden	Titratie in cc NaOH
Glycocol	HCl				
		1,62			0,29
3	7	1,80	1,85	0	0,37
4	6	2,01	2,10	7	0,15
5	5	2,24	2,31	25	0,11
5,5	5,5	2,30	2,39	37	—
6	4	2,48	2,58	66	0,15
6,5	3,5	2,64	2,73	78	

het p_H -optimum het hoogste, nl. bij een beginwaarde van 2,40. Bij baars en kikvorsch bij 2,0 en bij de schildpad bij p_H 1,80. Parallel aan deze verschillen van p_H -optima lopen de p_H -waarden, die wij aan de oppervlakte van het voedsel bij dezelfde dieren hebben gemeten (de vogels vallen hier buiten).

Om de door verschillende auteurs gegeven p_H -optima met elkander te kunnen vergelijken, is het noodzakelijk te weten of de p_H van den buffer, dan wel van het geheele mengsel voor of na de vertering gemeten werd. Mijns inziens is het aangewezen als criterium aan te nemen de p_H direct na de toevoeging van het enzym. Over het algemeen is de verschuiving tijdens de zwelling en de verschuiving veroorzaakt door de toevoeging van het extract, grooter dan tijdens de vertering. Bij de filtratie over glaswol aan het einde van de proef is de verschuiving slechts gering, tenminste in zure oplossingen. Blijven deze gefiltreerde oplossingen langeren tijd staan dan wordt de p_H steeds hoger, waarschijnlijk ten gevolge van het voortgaan der vertering, terwijl de eiwitten die als buffer fungeren uit de oplossing verdwenen zijn.

§ 3. *Invloed van de Temperatuur op de Werking der Pepsinen.*

De identiteit van de pepsinen der vertebraten onderling is steeds een strijdpunt geweest voor de talrijke onderzoekers, die in den loop der jaren over dit probleem gewerkt hebben. Zoo veronderstelden FICK en MURISIER en later HOPPE-SEYLER, dat voor een maaginfuus van den snoek het optimum bij 15 à 20° C. zou liggen en voor pepsinen van warmbloedigen bij 40° C.

KRUKENBERG¹⁾, LUCHAU¹⁾ e.a. ontkenen dit ten stelligste; deze auteurs vonden geen verschil tusschen snoek en hond. Ook HAMMARSTEN¹⁾ stelde de laatst genoemde onderzoekers in het gelijk door zijn proeven, waarmede hij tevens kon aantonen dat de verschillen tusschen de resultaten op verschillen in de proefomstandigheden berustten; pepsine van den snoek wordt nl. in zuur milieu bij hoogere temperatuur veel sneller vernietigd dan pepsine van den hond. Bovendien maakt het verschil, welk substraat gebruikt wordt: op fibrine is bij 40° de verteringskracht van beide enzymen gelijk, maar op gestold kippeneiwit werkt het pepsine van den hond vele malen krachtiger. RAKOCZY (55) heeft deze onderzoekingen voortgezet. Hij vindt ook in verschillende opzichten een afwijkend gedrag voor honde- en snoeke-maaginfusies. Zoo is hondepepsine bij 18° even sterk als snoekepepsine ten opzichte van fibrine, blokjes gestold kippeneiwit worden echter door den hond 5 × sneller verteerd. Bij 30° verteert pepsine van den hond 5,9 mm van een eiwitstaafje van METT, pepsine van den snoek niets, daarentegen verteert de hond bij 15° niets en de snoek 0,15 mm; tenslotte is bij 0° het maagextract van den snoek tweemaal zoo sterk als dat van den hond. Na een verblijf van 2 uur bij 30° in zuur milieu (1/20 N HCl) is het pepsine van den snoek nog slechts half werkzaam, het pepsine van den hond blijft even sterk.

¹⁾ Geciteerd naar uitgebreid literatuuroverzicht bij Rakoczy (55).

MULLER (47) heeft de pepsinen van den kikvorsch en den mensch vergeleken en vindt daarbij een volkomen identiteit, deze proeven zijn evenwel niet onder standaardcondities verricht. Dit is wel het geval bij de onderzoekingen van PJATNITZKY (54), die met dezelfde enzymen werkte. Het maagsap van den mensch en van den kikvorsch werken gedurende 24 uur bij p_H 1,60 en bij verschillende temperaturen op eiwitstaafjes van METT. Het blijkt dat de temperatuur-werkingskrommen voor beide enzymen een geheel overeenkomstig verloop hebben, alleen ligt voor den mensch het optimum bij $50^\circ C.$, voor den kikvorsch tusschen 45 en $50^\circ C.$ Verhitten gedurende 30 minuten op $70^\circ C.$ vernietigt zoowel het pepsine van kikker als dat van den mensch. Bij lagere temperaturen, bijv. 50° gedurende 10 uur of langer is dit laatste evenwel stabiel.

Een andere bijdrage tot het probleem van de identiteit der enzymen is geleverd door KOSCHTOJANS en KORJUEFF (34) in hun publicaties over de trypsinen van hond, snoek, baars en poolzeekabeljauw. Bij een verteringstijd van 24 uur bij p_H 7 ligt het optimum voor alle extracten bij 40° . De auteurs veronderstellen echter, dat bij inwerking gedurende nog langeren tijd dit optimum lager zal komen te liggen ¹⁾. Het lijkt hun gewenscht de physiologische omstandigheden in aanmerking te nemen en dus voor de poolzeevisch een verteringstijd van enkele dagen te kiezen; met deze opvatting kunnen wij ons niet geheel vereenigen; immers, al blijft het voedsel vele uren in den darm, het enzym kan in dezen tijd toch zeer goed herhaaldelijk door nieuw vervangen worden. In nevenstaande tabel (XVI) zijn de resultaten van hun proeven over de resistentie tegen temperatuursverhoging weergegeven; hieruit blijkt dat tegen langdurige verhitting het pepsine van den hond veel resistenter is dan van koudbloedige dieren. Zij meenen de conclusie te mogen trekken dat de

¹⁾ BERRILL (5) heeft gevonden dat voor de amylase van Ascidiën het optimum bij $45^\circ C.$ ligt, wanneer gedurende 1 uur verteerd wordt, echter bij 12° , indien de verteringstijd 57 uur bedraagt, de tijd n.l., dat het voedsel normaal in den darm blijft.

warmteresistentie een belangrijker eigenschap is bij het vergelijken der enzymen dan het p_H -optimum. Tijdens de evolutie zou in het bijzonder de warmteresistentie veranderd en aangepast zijn aan het milieu.

Tabel XVI. Extracten bij 60° C. bewaard gedurende 24, 48, 72, 96 uur. Vertering bij 40° gedurende 24 uur bij p_H 8,04. Vertering uitgedrukt in procenten van de vertering door versch extract.

Tijd	24	48	72	96
Baars	51 %	37 %	22,6 %	19 %
Snoek	53 %	23 %	9,8 %	11,5 %
Kabeljauw ¹⁾	20,8 %	16 %	7,4 %	5 %
Hond	82 %	69 %	60 %	50,2 %

HYKES, MAZANEC en SZECSENYI (29) hebben het verteringsoptimum van pepsine voor waterig extract van de maag van den baars bepaald. De vertering is het sterkst bij 30°; evenwel schijnen er bij hogere temperaturen geen bepalingen gedaan te zijn. Groot verschil bestaat er tusschen de snelheden, waarmee verschillende substraten verteerd worden, kippeneiwit bijv. 6 × zoo snel als gelatine. Ook deze auteurs vinden dat verhitten, zelfs slechts 15 min. op 60°, een sterk remmenden invloed op de vertering heeft. Aanzuren zou het extract blijkbaar eenigszins beschermen tegen deze schadelijke werking van hooge temperaturen; want hierna wordt door verhitting op 70° gedurende 10 minuten het enzym niet vernietigd.

Bij ons eigen onderzoek hebben wij ons hoofdzakelijk bezig gehouden met de bepaling van de temperatuur waarbij de vertering maximaal is; daarnaast is de sterkte der extracten vergeleken, mede in verband met het substraat en de temperatuur.

¹⁾ Gadus calliarias.

In tabel XVII—XXI vindt men de colorimeterwaarden of de titratie-uitkomsten, uitgedrukt in het aantal verbruikte cc N NaOH, voor de diverse extracten onder de verschillende proefvoorwaarden.

Tabel XVII. Temperatuuroptimum voor *reiger*-maag-extract.

50 mg Spritbl. fibrine pH 2,39 verteerd 15 min. 1 cc extract		80 mg vischpoeder verteerd 60 min. pH 2,4 1 cc 3 × verdund extract		100 mg fibrine, pH 2,4, verteerd 24 uur, 1 cc 75 × verdund extract	
Temp.	Color. waarde	Temp.	cc NaOH	Temp.	cc NaOH
4°	82	20°	0,00	20°	0,07
18°	59	37°	0,21	37°	0,36
25°	49	45°	0,39	41°	0,40
30°	38	55°	0,37 +	50°	0,60
36°	34	65°	0,19	58°	0,52
44°	29,5	70°	0,19		
52°	6,4				
55°	2				
60°	0,8		+ slechts 40 min. verteerd		
65°	0				

Tabel XVIII. Temperatuuroptimum voor *snoek*-maag-extract.

50 mg spritbl. fibrine verteerd 10 min. ½ cc extract pH 2,38		80 mg vischpoeder verteerd 67 min. 1 cc 2 × verdund extract pH 2,48		100 mg fibrine, pH 2, verteerd 24 uur, 1 cc 75 × verdund extract	
Temp.	Color. waarde	Temp.	cc NaOH	Temp.	cc NaOH
18°	79	20°	0,16	20°	0,31
30°	31	37°	0,24	37°	0,52
41°	2	47°	0,23	42°	0,50
50°	0	52°	0,30	50°	0,40
60°	44	60°	0,20	58°	0,25
70°	geen	65°	0,10	60°	0,16

Tabel XIX. Temp.optimum voor *schildpad*-maagextract.

100 mg fibrine, pH 1,97 verteerd 35 minuten 1 cc 1 × verdund extract		100 mg fibrine, pH 1,98 verteerd 24 uur. 1 cc 50 × verdund extract	
Temp.	cc NaOH	Temp.	cc NaOH
20°	0,06	6°	0,05
30°	0,18	20°	0,15
40°	0,30	37°	0,49
50°	0,45	42°	0,53
60°	0,55	50°	0,53
		58°	0,56

Tabel XX. Temp.optimum voor *baars*-maagextract.

100 mg fibrine, pH 1,80 1 cc enzym 1 : 12½ vertering gedurende 1 uur		200 mg fibrine, pH 1,68 1 cc enzym 1 : 70 vertering gedurende 20 uur	
Temp.	cc NaOH	Temp.	cc NaOH
50°	0,52	50°	0,54
40°	0,42	40°	0,90
30°	0,35	30°	0,70
20°	0,18	20°	0,37

Tabel XXI. Temp.optimum voor *varkens*-maagextract.

100 mg fibrine verteerd 24 uur, pH 1,98 1 cc 50 × verdund extract	
Temp.	cc NaOH
18°	0,16
37°	0,40
42°	0,39
50°	0,58

Wanneer we deze tabellen beschouwen blijkt er bij een vertering gedurende 1 uur een groote overeenkomst te bestaan: het optimum ligt tusschen 55 en 60° C. alleen voor de snoek bij 52° C; bij een 24-urige vertering voor reiger, schildpad en varken bij 50° (de hoogere temp. geven in dit geval geen betrouwbare uitkomsten door de autolyse van de fibrine ¹⁾), daarentegen voor de beide visschen bij 40°. Terwijl bij de laatstgenoemden bij 20° de vertering nog aanzienlijk is, is deze bij de andere groep reeds zeer gering geworden, bij den reiger zelfs nog maar 0,07 cc NaOH tegenover 0,60 cc bij 50°. Opmerkelijk is het dat, terwijl er schijnbaar een verband bestaat tusschen de lichaamstemperatuur en de optimale temperatuur voor de vertering, de schildpadden niet met de andere koudbloedigen overeenkomen, maar met de warmbloedigen. Misschien is hier de temperatuur van het uitwendig milieu waarin deze dieren normaliter leven van invloed.

§ 4. *Vershil in Sterkte der Extracten.*

Uit tabel XVII—XXI kunnen wij ook het verschil in sterkte tusschen verschillende enzymen aflezen. Bovendien

Tabel XXII. Verschil in verteringssnelheid bij 18° en 42° C. tusschen de extracten van reiger en snoek en van varken en schildpad uitgedrukt in cc NaOH.

Substraat	pH	Temp.	Tijd in min.	Snoek cc NaOH	Reiger cc NaOH	Varken cc NaOH	Schild- pad cc NaOH
80 mg vischpoeder	2.40	18	60	0.16	0.00		
80 " " "	2.40	45	60	0.23	0.39		
200 " fibrine	2.40	18	60	0.36	0.32		
200 " " "	2.40	45	60	0.89	1.00		
100 " " "	1.98	18	90			0.08	0.08
100 " " "	1.98	42	90			0.50	0.50

¹⁾ Biefstukpoeder leent zich wel voor het onderzoek bij hoogere temperatuur, maar hiermee kon voor varken en reiger slechts een verschil van 0,03 cc NaOH gevonden worden tusschen 49° en 59°, bij 24 uur vertering.

is in tabel XXII nog een proef weergegeven, die speciaal hierop betrekking heeft. Het blijkt uit deze tabel, dat de pepsinen van varken en schildpad even sterk waren en dezelfde temperatuurafhankelijkheid hadden. Het extract van den snoek werkt daarentegen bij 18° sterker dan dat van den reiger op fibrine of vischpoeder (ook bepaald door wegen van de rest na een uur vertering), bij 42° is echter het enzym van den reiger krachtiger. Vooral na 24-urige vertering met $75 \times$ verdund enzym treedt dit verschil zeer duidelijk naar voren. Tusschen varken en schildpad bestaat bij een korten verteringstijd bij 18° of 40° geen verschil, bij een langen tijd bij temperaturen boven de 35° is het enzym van de schildpad iets sterker. Dit is anders dan men bij een koudbloedig dier zou verwachten en niet in overeenstemming met de resultaten van KOSCHTOJANS (34), die immers vond dat de resistentie van koudbloedigen geringer was dan van warmbloedigen.

De waarnemingen van RAKOCZY worden echter wel bevestigd voor zoover het den invloed van de temperatuur betreft. Dat biefstukpoeder door snoekepepsine minder goed verteerd zou worden dan door hondepepsine, is hier evenwel niet gebleken; dezelfde verschillen, die de extracten vertoonen op fibrine blijven ook bij andere substraten bestaan.

Afzonderlijk zijn snoek, baars en ringslang vergeleken t.o.v. een standaardpreparaat uit snoekemaag; hiertoe werden bepaald de tijden die noodig waren, om in elk buisje een bepaalde, zelfde kleur te verkrijgen. Het extract van de ringslang was evenals dat van den snoek in 30 minuten gelijk aan den standaard, van de baars eerst na $2\frac{1}{2}$ uur.

Uit al deze gegevens, met inbegrip van die van VONK (69a), kan men de volgende vergelijking aangaande de sterkte der enzymen opstellen: snoek: reiger: ringslang: varken: schildpad: kikker: baars als 60: 60: 60: 15: 15: 8: 8.

Dit resultaat pleit voor de veronderstelling van VONK,

dat bij dieren met weinig zuur in de maag, het pepsine sterk is. Zoowel bij den reiger, als bij den snoek en ring-slang ligt de p_H gemiddeld bij 3 of hooger, bij den kikvorsch en bij den baars bij ongeveer 2, terwijl volgens KAHLE (30) ook Testudo een sterk zuur maagsap afscheidt.

§ 5. *Het voorkomen van Pepsine in Slokdarm en Pylorus.*

Daar onder de histologen de meeningen betreffende de verdeeling en het voorkomen van enzym afscheidende cellen in maag en slokdarm zeer verdeeld zijn en het waarschijnlijk is dat er groote verschillen tusschen de verschillende diergroepen bestaan, zijn bij snoek, reiger en schildpad bepalingen met extracten uit de afzonderlijke deelen van de maag gedaan.

Bij den *reiger* is bevestigd, dat de spiermaag absoluut geen enzym bevat (tabel XXIII). Tevens blijkt de maag van een dier, dat gedurende $\frac{3}{4}$ uur verteerd heeft veel minder enzym te bevatten dan de maag van een hongerdier. Ook voor den baars is gevonden, dat er een groot verschil in sterkte van het enzym bestaat, al naar gelang de tijd van vertering; bij den snoek daarentegen is de invloed van de vulling van de maag veel minder duidelijk.

Tabel XXIII. 50 mg karmijnfibrine, 5 cc buffer met p_H 2,68, 5 cc water, 0,4 cc extract. Temp. 18° C.
Zwellen 40 min., vertering 30 min.

Reiger maagextract	p_H - begin	p_H - einde	colorim. get.
spiermaag hongerdier . . .	2,85	3,21	90 (spoor)
„ $\frac{3}{4}$ uur vertering . . .	—	—	90 „
kliermaag hongerdier . . .	—	3,34	0
„ $\frac{3}{4}$ uur vertering . . .	—	—	68,5

Deze feiten zijn natuurlijk van het grootste belang, wanneer men de sterkte van de enzymen onderling vergelijkt.

Naar aanleiding van een opmerking van GRÜTZNER (25) over het voorkomen van een zwakke pepsinewerking in de oesophagus van Testudo, is het verterend vermogen van extract uit den slokdarm en uit de maag van de *schildpad* vergeleken. Onder dezelfde proefomstandigheden is de graad van vertering van karmijnfibrine, uitgedrukt in colorimeterschaaldeelen, voor den slokdarm van Rana 0, voor die van Testudo 80 (zoo goed als niets), voor de maag van den kikvorsch 34, voor de maag van de schildpad 14. Het pepsine in de maag van Testudo is sterker dan dat van den kikvorsch, in den slokdarm echter veel zwakker.

GRÜTZNER meende dat ook de maag slechts een zwak enzym bevat, reden waarom hij aan den darm het grootste aandeel in de vertering toeschreef.

Waterige extracten uit de maag van den *snoek* en wel afzonderlijk uit de pars oesophageale, fundus en pylorus zijn vergeleken t.o.v. de vertering van karmijnfibrine. Van alle extracten is een hoeveelheid, overeenkomende met een gelijk gewicht aan slijmvlies, met fibrine en buffer in een buisje te zamen gebracht. De vertering werd voortgezet tot de kleur van elke buis gelijk was aan die van een contrôlebuis met 1 cc standaardextract na 30 min. inwerken op karmijnfibrine. Het fundusextract (uit 250 mg) bereikt na 15 min. de kleur van den standaard, het pylorusextract na 60 min. en het extract uit de oesophagus na 90 min. Ook door het in de maag brengen van stukjes spons, die na een bepaalden tijd gedrenkt met maagsap terug te krijgen waren (door dooden van den snoek), werd de sterkte van het in de maag afgescheiden sap voor de fundus en de oesophagus bepaald. Voor de pylorus was dit niet mogelijk, daar dit deel niet met spons te vullen was. Wel is afzonderlijk het deel van de fundus, dat grensde aan de pylorus, onderzocht. De spons werd

eerst uitgekookt, dan in kikkerbouillon gedrenkt, uitgeknepen en door een buis in de maag gebracht.

Na 30 min. vertering van karmijnfibrine, was de kleur van het buisje met maagsap uit de grensstreek van pylor. fundus helderrood, van het buisje met fundussap lichtrose, terwijl het buisje met oesophagussap ongekleurd gebleven was.

Hoewel we dus uit de proeven met extract van den wand gezien hebben, dat de oesophagus tot eenige vertering in staat is, is dit vermogen toch zeer gering.

HOOFDSTUK V.

BESPREKING DER RESULTATEN.

Uit de door vroegere onderzoekers gedane proeven met gekleurd en verschillend voedsel en uit Röntgenonderzoek was bekend, dat het voedsel in de zoogdiermaag niet door-eengemengd wordt, doch op bepaalde wijze in lagen ligt. Dit verklaart, dat belangrijke plaatselijke verschillen in de zuurwaarde kunnen optreden, wat wij door onze metingen konden bevestigen. Tevens is hierdoor begrijpelijk dat de p_H van den totalen maaginhoud nooit een waarde vertoont, die overeenstemt met die, waarbij het pepsine het werkzaamste is, althans niet na een rijkelijken maaltijd van vleesch of visch.

Hoofddoel van het onderzoek was na te gaan, of de tegen den maagwand gelegen laag van den maaginhoud, die dus direct met de maagklieren in contact is, misschien een p_H zou krijgen die ongeveer overeenkomt met het pepsine-optimum. Dit onderzoek, gecombineerd met het weinige wat hiervan reeds bekend was, leverde als resultaat, dat in dit opzicht 4 diergroepen kunnen worden onderscheiden.

In de eerste groep zou gebracht kunnen worden een dier als *Acanthias*, waar inderdaad gedurende de vertering de totale maaginhoud een p_H heeft van 2,32—3,22, wat nagenoeg overeenkomt met het pepsine-optimum ¹⁾.

Tot de tweede groep moeten worden gerekend de dieren waarbij uitsluitend de buitenlaag van de prooi een voor de pepsinewerking gunstige p_H krijgt. Dit is het geval bij

¹⁾ De onderscheiding van deze groep berust alleen op waarnemingen van Vonk aan *Acanthias*, waarbij niet de geheele vertering van het begin tot het einde gevolgd kon worden. Daar wij geen gelegenheid hadden uitvoeriger waarnemingen aan *Acanthias* of met andere haaiensoorten te doen, zouden wij deze onderscheiding slechts als voorloopig opgevat willen zien.

den snoek, de ringslang en in het algemeen te verwachten bij dieren, die hun prooi in zijn geheel opnemen ¹⁾).

De derde groep is iets minder scherp begrensd. Zij omvat dieren, waarbij de vertering in het begin verloopt zooals al beschreven onder groep 2 (randlaag met p_H , die gunstig is voor de pepsinewerking). In die phase van de vertering, waarin een deel van het voedsel reeds uit de maag verdwenen is, krijgt echter de geheele maaginhoud een p_H die niet ver van het pepsine-optimum verwijderd is. Tot deze groep behooren van de onderzochte dieren de kat, de rat, de baars en de kikvorsch. Zij bevat dus dieren die, zooals de kat, een groote prooi grof verdeeld opnemen, of dieren als de kikvorsch, waarbij de in zijn geheel opgenomen prooi klein is in verhouding tot den maagomvang.

Een vierde groep omvat de waargenomen vogels, waarvan het onderzoek een voorloopig onverklaarbaar resultaat heeft opgeleverd. Hoewel de maagvertering hier zeer krachtig is en in ongeveer 6 uur afloopt, heeft de buitenlaag van den maaginhoud een p_H van omstreeks 4, wat dus voor de pepsinewerking nog zeer ongunstig is, terwijl de meer naar binnen gelegen deelen nog minder zuur zijn. Dit is zoowel het geval bij de reigers, die met hun prooi een vrij groote hoeveelheid water opnemen, als bij de andere onderzochte vogels (uilen en valken), die dit niet doen. De oorzaak van deze relatief geringe zuurwaarde van de buitenlaag ligt wel hierin, dat het voedsel de kliermaag, waar zuur en pepsine wordt afgescheiden, snel passeert en dan verder in de spiermaag wordt verteerd, waar geen enzymen worden afgescheiden. Hoe deze vertering bij een zoo ongunstige p_H zoo snel kan verlopen blijft voorloopig onopgelost. ²⁾

Het is duidelijk dat de hier genoemde groepen niet scherp begrensd kunnen worden. Overgangsvormen zijn

¹⁾ Zie echter uitzonderingen reiger groep 4.

²⁾ De mogelijkheid bestaat, dat bij deze vogels de maagbewegingen sterk zijn. MANGOLD (41b) nam echter bij de buizerd slechts zwakke contracties waar.

mogelijk. De groepen werden dan ook alleen maar opgesteld om de resultaten overzichtelijk te kunnen rangschikken en een zekere leidraad te vormen bij verder onderzoek.

Laat men de afwijkende resultaten bij vogels terzijde, dan kan men dus als algemeene conclusie vaststellen, dat de tegen den maagwand gelegen oppervlaktelaag van den maaginhoud, daar waar zij met fundusklieren in contact is, een p_H krijgt, die voor de pepsinewerking gunstig is. Naar binnen neemt de p_H zeer snel (na enkele mm) toe en vindt geen vertering plaats. Hierdoor is ook de tegenspraak, die er bestond tusschen de hooge p_H -waarde van den maaginhoud welke bij den snoek gemeten was en het lage pepsine-optimum opgeheven. De verteerde deelen worden door de maagbewegingen naar de pylorus gevoerd en zoolang deze breiachtige massa daar aanwezig is, kan daarin de vertering verder gaan. In het pylorusgedeelte is een zeer lage p_H daarvoor niet noodig, en ook niet steeds aanwezig; waar de p_H in dit gedeelte hoog is kan desnietteenstaande vertering plaats hebben, want RINGER heeft aangetoond, dat voor acidalbuminen en albumosen het p_H -optimum veel breder is dan voor de eiwitten waaruit zij ontstaan.

Ten overvloede zij er nog eens op gewezen, dat bij dieren met een bijzonder hooge p_H van den totalen maaginhoud, de vertering niet wordt mogelijk gemaakt, doordat ook het pepsineoptimum op daarmee overeenkomstige hoogte ligt. Weliswaar zijn er kleine verschillen en ligt het optimum voor den snoek en den reiger hooger dan 2 (2,4), maar het verschil met de optima van andere dieren is gering. Alleen het feit dat de randlaag van het voedsel een gunstige p_H krijgt, maakt de vertering mogelijk.

De bepaling van de pepsine-optima voor verschillende dieren leverde de volgende resultaten: snoek 2,40, reiger 2,40, valk 2,40, kikvorsch 2,00, landschildpad 1,85, baars 2,00. Ter vergelijking volgen hier enkele cijfers die VONK met ongeveer dezelfde methodiek bepaalde: varken 1,7—1,8, snoek 2,35, *Acanthias* 2,0, kikvorsch 1,55,

landschildpad 2,35. De verschillen in deze optima zijn dus bij de verschillende dieren betrekkelijk gering.

Het temperatuuroptimum, bepaald bij een half uur inwerking op met spritblauw gekleurde fibrine, lag voor den snoek bij 50°, voor de schildpad bij 60°, voor de andere dieren daartusschen. Bij bepaling op fibrine gedurende 24 uur met titratie lag het optimum voor snoek en baars bij 40°, voor de overige dieren (reiger, valk, varken, kat) bleef het boven de 50°. Zooals vroegere onderzoekers (RAKOCZY, KOSCHTOJANS EN KORJUIEFF) vonden, is dus inderdaad het pepsine van visschen minder resistent tegen hogere temperaturen. Merkwaardigerwijze gedraagt zich het pepsine van *Testudo graeca* als dat van zoogdieren. Een principieel verschil tusschen homiotherme en poikilotherme dieren schijnt in dit opzicht dus niet te bestaan. Het is mogelijk, dat de groote resistentie bij *Testudo* verband houdt met de hooge temperatuur, die dit dier in de zon kan aannemen. Om tot deze conclusie te komen zouden echter meer waarnemingen, ook met andere reptielen, noodig zijn.

SAMENVATTING.

Uitgangspunt van het onderzoek was het gebrek aan overeenstemming tusschen het lage p_H -optimum van pepsine en de relatief hooge p_H van den *totalen* maaginhoud bij normale voeding.

1. Met de glaselectrode werd de p_H van den maaginhoud van verschillende vertebraten in verschillende stadia van de vertering gemeten. Er bleek een groot verschil in zuurgraad te zijn tusschen de voedsellaag grenzende aan den maagwand en de meer naar binnen gelegen deelen van den inhoud.

2. De laagste p_H werd gedurende de vertering meestal gemeten op de grens tusschen pylorus en fundus. Deze waarde benaderde het p_H -optimum voor de pepsinewerking bij het betrokken dier.

Een uitzondering maken de vogels, waarbij de p_H in de maag steeds hooger was dan het pepsineoptimum.

3. Met de colorimetrische methode werd het p_H -optimum voor extracten uit den maagwand bepaald voor snoek, baars, reiger, valk, kikvorsch en schildpad. De hoogste waarde werd gevonden voor den reiger (2.40), de laagste voor de landschildpad (1.85).

4. Met de colorimetrische methode en met de formoltitratie volgens SØRENSEN werd het temperatuuroptimum bepaald. Bij inwerken gedurende één uur lag het optimum voor alle onderzochte dieren bij 50° . Bij vertering gedurende 24 uur kwam het voor de visschen bij 40° te liggen.

5. De sterkte van enkele der extracten onderling werd vergeleken. Voor reiger, snoek, kikvorsch en landschildpad werd de verdeeling van het pepsine over maag en slokdarm nagegaan.

LITERATUURLIJST.

1. ABRAHAMSON en MILLER: Proc. Soc. Exp. Biol. **22**, 438, 1925.
2. BABKIN, CHAISSON en FRIEDMAN: Chem. Abstracts **30**, 1936 (refer.).
3. BABKIN: BETHES Handb. der Norm. und Pathol. Physiol. Bd. III, 682, 1927.
4. BEAUVALLET, H.: C. R. Soc. Biol. 640, 1933.
5. BERRILL: Brit. Journ. exp. Biol. **6**, 282, 1929.
6. BETHES Handb. der norm und pathol. Physiol. Bd. III.
7. BIEDERMANN, W.: WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol. Bd II, 1ste helft, 1911.
8. BODANSKY, M. en ROSE, W.: Amer. Journ. of Physiol. **62**, 482, 1924.
9. BOLDYREFF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **121**, 13, 1908.
10. BOLTON, CH. en GOODHART, G.: Journ. of Physiol. **67**, 360, 1936.
11. BRAITMAIER: Beiträge zur Physiol. und Histol. der Verdauungsorgane der Vögel. Inaug. Diss. Tübingen, 1904.
12. CANNON: Amer. Journ. of Physiol. **1**, 1898; **6**, 1902.
13. COHNHEIM, O.: Zeitschr. f. physiol. Chemie **49**, 64, 1906.
- 13a. COHNHEIM, O.: Zeitsch. f. physiol. Chemie **51**, 504, 1907.
- 13b. COHNHEIM, O. en DREYFUSS: Zeitsch. f. physiol. Chemie **58**, 50, 1908.
14. DANZIGER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **202**, 1924.
15. DECKER, F.: Festsch. für KÖLLIKER, Leipzig 1887.
16. DELRUE, G.: Compt. r. Soc. Biol. **105**, 42, 1930;
- 16a. DELRUE, G.: Arch. intern. de Physiol. **36**, 1936.
17. DOBREFF, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **217**, 221, 1927.
18. DUSPIVA, F.: Zeitschr. f. physiol. Chem. **241**, 168, 1936.
19. EASTMAN, I. en MILLER, E.: Journ. biol. Chem. **110**, 254, 1934.
20. EGE, R.: Zeitsch. f. physiol. Chem. **143**, 159, 1925.
21. ELEMA, B.: Chem. Weekbl. **28**, 222 en 234, 1931; **29** Nr. 45, 1932.
22. FRIEDMAN, M. en ARMOUR, J. C.: Journ. cell. and comp. Physiol. **8**, 201, 1936.
23. GORHAM: Arch. intern. de Med. **27**, 1921.
24. GROEBBELS, F.: BETHES Handb. der Norm. und pathol. Physiol. Bd. III, 547, 1927.
- 24a. GROEBBELS, F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **224**, 687, 1930.
25. GRÜTZNER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **106**, 463, 1905.
- 25a. GRÜTZNER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **8**, 452, 1874.
26. HABER, F. en KLEMENSIEWICZ: Z. physik. Chem. **67**, 385, 1909.
27. HECHT, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. **202**, 616, 1924.
28. HERWERDEN, M. van: Ztsch. f. physiol. Chem. **56**, 453, 1911.
29. HYKES, MAZANEC en SECESENYI: C. r. Soc. Biol. **117**, 166, 1934.
30. KAHLE: Pflügers Arch. **152**, 129, 1913.
31. KARPEWITSCH, A. F.: Journ. of Physiol. U.S.S.R. **21**, 100, 1936.
32. KESTNER, O.: Bethes Handb. der norm. und pathol. Physiol. dl. XIV/1 Correlationen II/1, p. 884, 1930.
- 32a. KESTNER, O.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **205**, 34, 1924.
33. KLUG en TEICHMANN: Arch. f. anatom. Mikroskopie **34**, 235, 1889.
34. KOSCHTOJANS en KORJUIEFF: Fermentforsch. **14**, 202, 1934; **15**, 152, 1936.
35. KOLTHOFF, I. M.: Die Kolorimetrische und potentiometrische pH-Bestimmung. Berlin, 1932.
- 35a. KOLTHOFF, I. M.: Der Gebrauch von Farbenindikatoren. 3. Aufl. Berlin 1926.

- 35b. KOLTHOFF, I. M.: Säure-Basen-Indicatoren 4.¹ Aufl. Berlin 1932.
36. KRANENBURG, W. R. H.: Dissertatie Utrecht 1901.
37. KUPELOFF: Arch. intern. Med. **30**, 1922.
38. LANGLEY: Journ. of Physiol. **3**, 269, 1880.
39. LINDERSTRØM-LANG, K.: Zeitsch. f. physiol. Chem., **226**, 149, 1936.
40. LOEW, E. en PATTERSON, F. L.: Proc. amer. J. of Physiol. **119**, 361, 1937.
41. MANGOLD, E.: Sitzungs Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde in Berlin nr. 1—10, 1925.
- 41a. MANGOLD, E.: Klin. Wochensch. **8**, 1997, 1929.
- 41b. MANGOLD, E.: Proc. VII Intern. Ornithol. Congres A'dam 1930, p. 206.
42. McCAY, C. M.: Annual Review biol. Chem. **6**, 445, 1937.
43. McCLENDON, J. F.: Amer. Journ. Physiol. **38**, 190, 1915.
44. McINNES, D. en DOLE, M.: Journ. amer. chem. Soc. **52**, 29, 1930.
45. McLAUGHLEY: Science **73**, 191, 1931.
46. MEYER, H.: Zeitschr. vergl. Physiol. **10**, 712, 1929.
47. MÜLLER, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **193**, 214, 1922.
48. NAGL, F.: Arch. f. wissenschaft. und praktische Thierheilk. **58**, 198, 1928.
49. NORTHROP, J. H.: Journ. of gen. Physiol. **5**, 263, 1922.
50. OPPEL, A.: Lehrb. der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere, dl. I Magen, dl. II Schlund und Darm, Jena 1897.
51. OPPENHEIMER, C.: Handb. der Biochemie. Bd. III 2de helft, Jena 1909, Die Fermente und ihre Wirkungen. 5. Aufl. Leipzig 1925.
- 51a. OPPENHEIMER, C.: Ergänz. Werk Bd. I, 1936, den Haag.
52. PATTERSON, T. L.: Amer. Journ. of Physiol. **42**, 56, 1916; Jnl. lab. and clin. Med. **5**, 1920.
53. PERNKOPF: Handb. der vergl. Anatomie der Wirbeltiere BOLK, c.s. Bd. III, Berlin—Wien 1937.
54. PJATNITZKY, N.: Zeitsch. für physiol. Chem. **203**, 10, 1931.
55. RAKOCZY, A.: Zeitsch. für physiol. Chem. **85**, 349, 1913.
56. RINGER, W. E.: Zeitsch. für physiol. Chem. **95**, 195, 1915.
57. RONA, P.: Praktik. der physiol. Chemie Tl. I, Fermentmethoden. Berlin 1926.
- 57a. RONA, P. en WEBER, H.: BETHES Handb. der Norm. und pathol. Physiol. Bd. II, p. 910, 1927.
58. SCHEUNERT, A.: Zeitsch. für physiol. Chem. **51**, 519, 1907.
- 58a. SCHEUNERT, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **121**, 169, 1908.
- 58b. SCHEUNERT, A.: OPPENHEIMERS Handb. der Biochemie, Bd. V, 1925 en Ergänz. Werk Bd. II, 1934.
59. SCHWARZ, C.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **202**, 478, 1924.
60. SCHWIEGICK, VON: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **13**, 444.
61. SEEKLES, L.: Biochem. Zeitsch. **288**, 402, 1936.
62. SICK: D. Arch. f. Klin. Med. **88**, 169, 1907.
63. SLYKE, D. VAN en WHITE, G.: Jnl. biol. Chem. **9**, 209, 1911.
64. STRESEMANN, E.: KÜCKENTHAL Handb. der Zool. Bd. VII, 2de helft, Aves.
65. SUN, T. c.s.: Ber. ges. Physiol. **68**, 215, 1932.
66. Tabula Biologica Bd. I.
67. THIEL, A. en GEMSA, H.: Biochem. Zeitsch. **282**, 146, 1935.
68. TOBLER, L.: Zeitschr. physiol. Chemie **45**, 185, 1905.
- 68a. TOBLER, L. Ergebn. der inn. Med. und Kinderhk. Bd. 1, Berlin 1908.
69. VONK, H. J.: Zeitschr. vergl. Physiol. **5**, 445, 1927.
- 69a. VONK, H. J.: Zeitsch. vergl. Physiol. **9**, 685, 1929.
70. WEINLAND, E.: Zeitsch. f. Biol. **41**, 35 en 274, 1901.
71. WHEELON: Arch. intern. Med. **30**, 1922.
72. WUNDER: Handb. der Binnenscherei Mitteleuropas Bd. IIB, p. 228. Stuttgart 1936.

STELLINGEN.

I.

Bij de vogels bestaat geen overeenkomst tussehen de zuurgraad in de maag en de p_H waarbij de pepsine-werking optimaal is.

II.

Uit de proeven van LONDON en ALEXANDRY blijkt, dat de ureumsynthese in de lever niet plaats vindt met ornithine als kathalysator, zooals KREBS en HENSELEIT meenden aangetoond te hebben.

KREBS en HENSELEIT, Hoppe-Seyler Zeitschr. f. phys. Chem. **210**, 33, 1932.

LONDON en ALEXANDRY, idem **246**, 106, 1937.

III.

Het gebruik van de door VON EULER ingevoerde benaming „Vitazyme” verdient geen aanbeveling.

VON EULER, H., Ark. f. Kemi A 11, No. 12, 1933.

IV.

De hypothese, dat de groei van stengels en bladeren wordt geregeld door speciale hormonen: caulo- en phyllo-calinen mist tot nu toe elken grond.

WENT, F. W., Plant Physiol. **13**, 55, 1938;
Amer. Journ. of Bot. **25**, 1, 1938.

V.

De critiek van ROTHMALER en SCHWARZ op de Amsterdamsche Combinatieregels berust op onjuiste argumentatie en verkeerde interpretatie van de nomenclatuurregels.

ROTHMALER, W. en O. SCHWARZ, *Chronica Botanica* IV, 2, 127, 1938.

VI.

De opvatting van VAN STEENIS, dat woestijnen uitsluitend anthropogeen ontstaan is te eenzijdig.

VAN STEENIS, C. G. G. J., *Bull. Jar. Bot. Buitenzorg* ser. III, vol. XIV, 1936.

VII.

De Acanthocephalen vertoonen minder verwantschap met de Nematelminthen dan met de Priapulidae. Evenwel verdient het aanbeveling deze dieren in een aparte klasse te plaatsen.

KILIAN, R., *Ztsch. f. wissensch. Zoöl.* 141, 246, 1932.

VIII.

Het is gewenscht bij de opleiding van biologen meer aandacht te schenken aan de kennis der inheemsche fauna.

U

19