

LATVIJAS UNIVERSITĀTES SALĪDZINOŠĀS ANATOMIJAS UN  
EKSPERIMENTĀLĀS ZOOLOĢIJAS INSTITŪTA DARBI

PUBLICATIONS

OF THE INSTITUTE OF COMPARATIVE ANATOMY AND  
EXPERIMENTAL ZOOLOGY OF THE LATVIAN UNIVERSITY

---

№ 7

*L. Āboliņš.*

*Maksimālas zarnelpošanas iespaids uz **Misgurnus fossilis** zarnas anatomiju. Eksperimentāls gala zarnas respiratoriskās funkcijas pierādījums.  
(The influence of the maximal bowel-respiration on the anatomy of the bowel of **Misgurnus fossilis**, Summary.)*

R I G A

---

1924

# MAKSIMALAS ZARNELPOŠANAS IESPAIDS UZ MISGURNUS FOSSILIS ZARNAS ANATOMIJU. EKSPERIMENTĀLS GALA ZARNAS RESPIRATORISKAS FUNKCIJAS PIERĀDĪJUMS.

Leo Āboliņa.

(No Saīdzinošās anatomijas un eksperimentālās zooloģijas institūta.)  
Dir.: Prof. Dr. N. G. Lebedinsky

## Darba saturs:

Priekšvārds. Darba uzdevums. Literatūras pārskats: a) eksperimentāla rakstura literatūra, b) anatomiska literatūra. Paša pētījumi. Pētījumu tehnika: a) eksperimentu gaita, b) mikroskopiska tehnika. Pētījumu rezultāti: a) daži vispārīgi novērojumi, b) normas zarnas anatomija, c) eksperimentu histoloģiskie rezultāti, d) kop-savilkums un teoretiski slēdzieni. Literatūra. Tabulu paskaidrojums. Tabulas.

## Priekšvārds. Darba uzdevums.

*Misgurnus (Cobitis) fossilis*, pēc *Boulenger'a* sistematikas, pieder pie *Teleostei* kārtas, *Ostariophysi* apakškārtas, *Cyprinidae* saimes, *Cobitidinae* grupas. Visus *Cobitidinae* (tai starpā bez *Misgurnus fossilis* arī pārējos mūsu vietējos — *Nemachilus barbatula* un *Cobitis taenia*) raksturo vairāk vai mazāk attīstīta zarnelpošanas funkcija.

Zivs mitinās dūņainos, lēni tekošos ūdeņos un, glābdamās mitrās dūņās, viegli pārcieš ūdens baseina izkalšanu. Ir bijuši gadījumi, kad tā atrasta gandrīz pilnīgi sausos zemes dobumos. Šinīs gadījumos dzīvnieks noturēts par kādu īpašu „zemes zivi”, no kā cēlies arī nosaukums *Misgurnus (Cobitis) fossilis (Leydig)*. Latviskais nosaukums — dūņu pikste — būs cēlies no zivs īpašības reaģēt uz satveršanu ar īpašu pīkstošu skaņu: pēdējā ceļas no tā, ka no zarnas tiek izspiests viņu piepildošais gaiss.

Karstā laikā caur izgarošanu lielā mērā mazinās ūdenī šķīdinātā skābekļa parciālais spiediens. Kad ūdens baseins, kurā zivs mitinās, izžūst, ūdenī vispār ir aprobežots skābekļa daudzums. Visos tais gadījumos, kad ūdenī šķīdinātā skābekļa nepietiek normalai žaunelpo-

šanai, zivs pāriet no pēdējās uz zarnelpošanu, bieži lietojot abus elpošanas aparatus vienā laikā. Pats process norisinās tādā kārtā, ka zivs paceļas līdz ūdens līmenim, ieņem mutē gaisu un puslokā uz leju apgriežoties ātri izvada to caur baribkanalu un analcaurumu burbuļu veidā uz āru.

Gala zarnas sieniņa spēlē šē respirācijas virsmas lomu un ir atiecīgi histoloģiski būvēta.

Mana darba galvenais uzdevums bij — atrast, kādas pārmaiņas ienes šinī pīkstes zarnas histoloģiskā būvē piespiesta pastāvīga zarnelpošana, kā arī eksperimentālā ceļā pierādīt pašu gala zarnas respiratisko funkciju.

Šo temu izvēlējos savam diploma darbam uz Prof. Dr. N. Lebedinsky kga priekšlikumu. Par temas atvēlēšanu, kā arī par pastāvīgo interesi un padomiem pie darba izvešanas izsaku šē savam šefam izjustu pateicību.

### Literaturas pārskats.

#### A) Eksperimentāla rakstura literatūra.

Pirmais šo zivi pētījis un tuvāk aprakstījis *Erman's* (1808), nodarbojoties ar novērojumiem par pneumatiskā pūšļa gāzēm un dzīvnieku elektrību. Lai pārliecinātos par pīkstes zarnelpošanas spējām, *Erman's* izdarījis vairākus mēģinājumus. Viņš turējis zivis traukos ar ūdeni un novērojis, ka atkarībā no zivju skaita, pēdējās gan biežāk, gan retāk, bet caurmērā ik 15 minutes lietojušas zarnelpošanu. Novērojums turpinājies dažus mēnešus un pa visu šo laiku novērotājam nav gadījies manīt, ka šis elpošanas process kādreiz būtu ticis pārtraukts. Ka norītais gaiss nenonāk žaunās vai kādā citā kermeņa daļā, bet zarnā, liecina turpmākais mēģinājums. *Erman's* atpreparējis dzīvai zivij vienus sānus tā, ka kļuvusi redzama zarna, uzsējis tādu zivi uz dēlīša un ievietojis traukā. Katru reizi, kad zivs norijusi gaisu, bijis redzams, ka zarna piepildās ar gaisu un jaunienākušais gaiss izspiež iepriekšējo. Pēc tam zarna atslābst un paliek pa pusei piepildīta ar gaisu līdz jaunam elpojenam. *Vena subintestinalis* asinis paliek arvien tumšākas, bet pēc ieelpojiena pieņem atkal spilgti sarkanu, arteriālu krāsu. Žaunelpošana viena pati pie šīs zivs nespēj apmierināt organisma prasības pēc skābekļa. Augstā, bet tikai dažas collas platā traukā zivi vieglāk novērot, un tad ir redzams, ka pēc gaisa ieelpojiena žaunu kustības uz 10—15 min. pavisam apstājas. Pēc tam žaunelpošana sāk pamazām atjaunoties, arvienu straujāk, līdz, acīmredzot, viss apkārtējais ūdenī šķīdūšais skābeklis izmantots, un zivs atkal paceļas ieelpot gaisu. *Erman's* novērojis, ka pat dažas kubikpēdas lielos ūdens baseinos zarn-

elpošana, kaut gan retāk, tomēr tikusi lietota un tādēļ, pēc autora domām, nav uzskatāma par papildelpošanu vajadzības gadījumam (blosse interimistische Nothhülfe), bet par zivs galveno elpošanas veidu. Lai pierādītu šo uzskatu, autors uzstādījis sekošus mēģinājumus. Ielējis traukā vārošu ūdeni un tūlīn pārklājis pēdējo ar eļļas kārtu. Kad ūdens atdzisidams pieņēmis istabas temperatūru, caur plāno eļļas kārtu ūdenī ielaista viena pīkste. Tādā gaisa tirā ūdenī, kurā citas sugas zivis īsā laikā nobeigtos, pīkste dzīvoja vairākas nedēļas (tik ilgi turpinājās mēģinājums), lietodama zarnelpošanu. Visu laiku nebij nomanāmas ne mazākās žaunu kustības. Toties zarnelpošana likās pastiprināta, jo līdz līmenim pacēlusies zivs atjaunoja zarnas gaisu ikreiz 2—3 reizes no vietas, kamēr tais apstākļos, kur žaunelpošana nebij pilnīgi izslēgta, pietika viena gaisa malka. Otrā mēģinājumā zivs dzīvoja tais pašos apstākļos, tikai ar to starpību, ka zem eļļas kārtas tika izstiepts tikliņš, tā ka zivij bij laupīta iespēja pacelties līdz līmenim un atjaunot zarnā gaisu. Īsā laikā dzīvnieks palika nemierīgs un vairākkārt mēģināja izlauzties caur tikliņu. Spēcīgās žaunu kustības palika krampjainas, dzīvnieks iegrima asfiktiskā apdulluma stāvoklī un pēc vienas stundas bija nobeidzies. „Ich glaube hieraus den Schluss ziehen zu können, dass bei diesem merkwürdigen Thiere die Function des Darmkanals die der Kiemen wirklich ersetzt,“ domā autors. Ka pīkste nevar iztikt bez zarnelpošanas pat tad, kad ūdenī skābekļa diezgan, pierāda beidzamais autora eksperiments. Autors turēja zivis lielā baseinā ar svaigu ūdeni. Viņam izdevās aizsprostot ar vasku dzīvnieka analcaurumu. Dzīvnieks diezgan reti, bet tomēr rīja gaisu un, tā kā izlietotam gaisam nebij izejas, bet zarnelpošana neskatoties uz to turpinājās, dzīvnieks palika arvienu lielāks, nemierīgi peldēja pa baseinu un otrās dienas beigās uzpūsts šūpojās ūdens virspusē. Normali zivs mierīgi guļ trauka dibenā. Tikai trešā dienā, kad caur nemitīgu muskuļu kontrakciju vaska aizbāznis bij izsviests un gaiss ar troksni no piepūstās zarnas iztecējis, pīkste pēc kāda laika atkal nomierinājās un ieņēma parasto stāvokli trauka dibenā. Vēl viens eksperiments, kuŗu pavadīja pa analcaurumu atdalītā gaisa ķīmiskā analīze, pierādīja, ka „die Luft im Darmkanal dieser Fische ihren Gehalt an Sauerstoffgas ebenso vollkommen verliert, als in der Lunge eines warmblütigen Thieres“. Ir pilnīgi saprotami tādēļ, ja *Erman's* raksta: „Es gibt nach meiner jetzigen vollkommenen Ueberzeugung einen Fisch, bei dem der Darmkanal die Zwecke der Lunge erfüllt, der folglich ohne Kiemen-Respiration leben kann, wenn nur eine Circulation von respirabler Luft im Darmschlauche unterhalten wird“.

Turpmākie pētnieki tikai papildināja *Erman'a* novērojumus. *Leydig's* (1853) interesējies galvenā kārtā par pīkstes zarnas histoloģisko būvi. Viņa rīcībā bijuši tikai 2 Mainā ķerti eksemplari. Pēc *Leydig'a*, pīkste spēj vairākas dienas izdzīvot mitrā traukā bez ūdens. *Baumert's* (1853) stādījis sev par mērķi pīkstes zarnelpošanas fizikali — ķimisku analīzi, bet paraleli apraksta arī dažus vispārējus novērojumus. Šie apraksti galvenos vilcienos sakrīt ar *Erman'a* novērojumiem. *Baumert's* sevišķi pastrīpo to apstākli, ka abi *Misgurnus fossilis* elpošanas veidi norit samērā nekārtīgi, bez noteiktas pastāvīgas ritmikas, gan paātrinoties, gan palēninoties jeb pavisam apstājoties. Arī *Baumert's* novērojis, ka pēc katra zarnelpošanas akta parastā žaunvēdināšana uz kādu laiku pilnīgi apstājas, lai pēc tam atkal pamazām atjaunotos.

Sevišķi interesanti *Baumert'a* pīkstes elpošanas ķīmijas pētījumi. Novērodams zivju žaunu un ādas elpošanu līdz malām piepildītos, hermetiski noslēgtos traukos, un traukos, caur kuņģiem pastāvīgi cirkulējis skābekļa bagāts ūdens (tādos apstākļos autors nav ne reizi novērojis zarnelpošanas aktu), autors nāk pie dažiem slēdzieniem, no kuņģiem svarīgākais sekošais. *Misgurnus fossilis* elpošanas lielākā intensitāte salīdzinot ar *Thinca* u. c. izskaidrojas ar lielo asinstrauku bagātību zarnā, bet svārstīgais koeficients 0,015 c c. — 0,036 cc. (skābekļa tilpums uz 1 ķermeņa svara gr. 1 stundā) izskaidrojas ar nekārtīgu elpošanas raksturu. Lai iegūtu zarnelpošanas rezultātā atdalītās gāzes, *Baumert's* uzstādījis sekošu asprātīgu mēģinājumu. 5 litrus lielu retortveidīgu trauku piepildījis ar svaigi destilētu ūdeni, novietojis trauku ar dibenu uz augšu un ielaidis tāni caur kakliņu aiz diedziņa vienu pīksti. Eksperiments turpinājās vienu stundu, pīkste varēja ieelpot gaisu tikai nolaižoties līdz trauka kakliņa malai, un atdalītās gāzes sakrājās retortes dibenā. Rezultāti bija caurmērā sekoši.

100 atdalītās gāzes tilpumos:

Slāpekļa 87,02 — 88,23

Skābekļa 11,18 — 10,61 (starp 10—13); bet pēc *Bischof'a* (1818) 9,26—9,56.

Ogļskābes 1,18 — 1,16 (zem 2).

Vēlākā laikā izdarītā *Costachesco* analīze (sk. *Lupu* 1907) deva sekošus skaitļus:

Slāpekļa 88,04

Skābekļa 9,74

Ogļskābes 2,22

Skaitļi pilnīgi analogiski tiem, kurus gūstam pie plaušu elpošanas analīzes (cilvēks):

Ielopotais gaiss (atmosferas)	Izelpotais gaiss
Skābekļa 21	15
Ogļskābes 0,04	3—4
Slāpekļa 79	81—82

*Baumert's* līdzīgi *Carus* (1834) atzīmē arī, ka pikste var nodzīvot bez barības ilgu laiku un barībai trūkstot elpo ļoti reti. *Baumert's* pretēji *Erman'am* domā, ka zarnelpošana viena pati nespēj uzturēt zivs dzīvību, jo viņa mēģinājumos, kad žaunelpošana bijusi pilnīgi izslēgta, pikstes nobeigušās pa lielākai daļai jau pēc 24 stundām. No otras puses, arī pilnīgi svaigā ūdenī, pikstes jutušās nelabi un mēģinājušās izlauzties pie ūdens līmeņa, ja viņas kavējās zem līmeņa izstiepts tiklīš. *Jacobs* (1898) turējis divas pikstes veselu mēnesi nemainot traukā ūdeni, un tas nav atstājis nekādu sliktu iespaidu uz dzīvniekiem. Zarnelpošanas akti sekojuši viens otram ar ļoti lieliem starpbrīžiem. *Jacobs* nav arī novērojis nevienu gadījumu, kad zarnelpošana būtu tikusi pilnīgi pārtraukta.

Ļoti oriģinālā ceļā strīdu par pikstes zarnelpošanas funkcijas plašumu izšķīris, beidzot, *Calugareanu* (1907). Jau *Jolyet's* u. *Regnard* (1877) bija novērojuši, ka normalos apstākļos pikste uzņem caur žaunām  $\frac{2}{3}$  un caur zarnu  $\frac{1}{3}$  visa ielpojama skābekļa. Turpretim ogļskābes atdalīšana norisinās gandrīz pilnīgi caur žaunām.

Pieslienoties šiem novērojumiem *Calugareanu* atrod pie pikstes trīs elpošanas veidus: 1) žaunelpošana + ādas elpošana + zarnelpošana; 2) žaunu + ādas elpošana; 3) ādas + zarnelpošana.

Skābekļa absorbēšanas uzdevumu zarnelpošana var veikt gandrīz pilnā mērā, turpretim ogļskābes atdalīšanu ļoti nepietiekoši. Izslēdzot eksperimentālā ceļā žaunu un ādas elpošanu, var novērot, ka skābekļa absorbcija pamazinās par 10%, bet ogļskābes atdalīšana par 31%. Tā tad, ogļskābes atdalīšanai arī pie zarnelpošanas nepieciešama ūdens (žaunu u. ādas) elpošana. Šis apstāklis pēc *Calugareanu* domām atrod pietiekošu izskaidrojumu gāzu parciālā spiediena likumā.

Abu elpošanas veidu nepieciešamību zivs dzīvības uzturēšanā pārliecinoši demonstrē sekošs *Calugareanu* mēģinājums. Autoram izdevās uzturēt piksti pie dzīvības 40 stundas, mitrā atmosferā, kur zivs varēja izlietot tikai ādas un zarnelpošanu. Nāve sekoja aiz asiņu pārpildīšanās ar ogļskābi. *Babak's* un *Dedek's* (1907) skaita *Cobi*

*tidinae* zarnelpošanu par zināmu papildelpošanas veidu (akzessorische Respirationstätigkeit), kuŗš pie šīm zivju sugām filogenetiski izcēlies funkcionalas piemērošanās ceļā. Pie zemas  $t^0$  (vājas vielu maiņas), piem.  $5^0$  C., pie *Misgurnus* novērojama gandrīz tikai žaunelpošana un ventilētā ūdenī dzīvniekam pietiek dažu vāju periodisku žaunvāku kustējumu. Temperatūrai ceļoties, žaunelpošana pieaug un dzīvnieks sāk izlietot arī zarnelpošanu. Pirmā gadījumā novērojamas patstāvīgas enerģiskas žaunvāku kustības. Otrā, kā to jau aprakstīja *Erman's*, pēc katra zarnelpošanas akta žaunu kustības pamazām aplkust, iestājas apnoiskais intervals, un zivs mierīgi guļ trauka dibenā. Pēc tam dispnoiskās žaunu kustības pa lielākai daļai pēkšņi un spēji atjaunojas, ievadīdamas jaunu zarnelpošanas aktu. Paaugstīnot vidotņa  $t^0$  (kā arī tanī pat laikā pamazinot skābekļa saturu) traukā, var panākt ļoti biežu zarnas ventilēšanu, bet pat pie  $25^0$ C novārtā ūdenī novērojamas vēl īsas apnoiskas pauzes. Pat pie  $30^0$ C autori varēja konstatēt, ka zarnelpošana viena pati sekmīgi apmierināja pastiprināto gāzu maiņu. Autori skaita šo eksperimentu par labāko pierādījumu pīkstes zarnas gļotādiņas elpfunkcijas izsmēlošam raksturam.

*Misgurnus fossilis* zarnelpošana, tā tad, nav uzskatāma par vajadzības gadījumam rezervētu palīglīdzekli (Nothilfe), kā tas ir pie *Cobitis taenia* un *Nemachilus barbatula*. Zarnelpošana pie pīkstes ir norma fizioloģiska funkcija ar noteiktu uzdevumu un robežām. Viņa izcēlusies caur sugas funkcionalu piemērošanos īpašiem dzīves apstākļiem. Zivs dzīvības uzturēšanai nepieciešama kā žaunelpošana, tā zarnelpošana.

#### B) Anatomiskā literatūra.

Nepilnīgākas un dažā ziņā arī nesaskanīgākas ir literariskās ziņas par *Misgurnus fossilis* zarnelpošanas anatomiju. Ja pieņemam *Jacobshagen'a* (1912) uzskatu par pareizu un skaitām visu *Cephalogaster* (*Oesophagus* un *Stomachus* pēc *E. Haeckel'a* terminoloģijas) par ektodermaļu veidojumu, iznāk, ka ādas elpošana, žaunu un plaušu elpošana ir ektoderma funkcijas. Tikai retai zarnelpošanai kalpo entoderms, uzņēmdamies blakus parastām gremošanas funkcijām jaunu papilduzdevumu. Sakarā ar to pīkstes gala zarnas anatomiskā būve atšķiras no tipiskās zivs zarnas organizācijas.

Jau *Treviranus* (1814) konstatē, ka pīkstes zarna bagātīgi apgādāta ar arteriaļiem un venoziem asinstraukiem.

*Budge* (1847) pirmais atzīmē interesanto faktu, ka M. zarnas sienīņu audu sastāvā ieiet arī šķersstripotā muskulatūra. Vēlāk šo atradu-

mu apstiprināja *René du Bois-Reymond* (1889) un citi pētnieki, un šķērsstripotā muskulatūra tika atrasta arī pie dažiem citiem *Ciprinidae*.

Bet visipatnējāks un līdz ar to visvairāk pretrunīgu aprakstu ir izsaucis pikstes gala zarnas epitelijs, kuŗu dažādie autori taisni tādēļ skaita par respiratorisku, ka viņš savādāk būvēts, kā pie pārējām zivīm.

*Leydig's* (1853) bija pārsteigts no lielās asinstraiku bagātības gala zarnas gļotādiņā; viņš nevarēja pie toreizējās tehnikas atrast pēdējā epiteliu un tādēļ izteica domas, ka šī gļotādiņa sastāv tikai no smalka kapilaru tīkla, kuŗš atbalstās uz parenchimatiska rakstura savienotāj-audiem. Biezais kapilaru tīkls un šaurās parenchimas spraudziņas starp to: visa aina lielā mērā atgādina plaušu *mucos'u*. Līdzīga funkcija ir izsaukusi līdzīgu anatomisku būvi.

*Ebert's* (1862) stāsta par gļotādiņā brīvi guļošiem asinstraikiem, kuŗu cilpās atrodoties pa vienai, vai grupās pa 2—5 cilindriskām šūnām. Viņš domā, ka pārāk spēcīgā asinstraiku attīstība pikstes zarnā kavē normālu epiteliņa izveidošanos.

Arī *Edinger's* (1876) atrod virs gļotādiņas izliekušos kapilaru tīklu atsevišķu kupolveidīgu loku izskatā. Šis tīkls pa lielākai daļai nav pārklāts ne ar kādiem šūnu elementiem.

*Lorent's* (1878) apraksta daudzkārtainu cilindrisku epiteliu, sastāvošu no divām šūnu rindām, kuŗu pamatos guļ bieži arī rindās grupētas ieapaļas šūnas. Bieži virs cilindriskā epiteliņa atrodama vēl endotelijam līdzīga, plakana šūnu kārtā.

Arī *Paneth* (1888) atrod cilindrisko epiteliu, bet vienkāršo. Endoteliju viņš nevar konstatēt.

Zināmu skaidrību šais pretrunīgos uzskatos ienesa *Jacobs* (1898). *Jacobs* konstatē dažādo gļotādiņas anatomisko raksturu zarnās priekšgalā (tuvu pie „kungā”) un viņas pakaļgalā. Zarnas priekšgalu raksturo stipri attīstītas gļotādiņas krokas. Viņu visu izklāj augsts vienrindains cilindrisks epitelijs ar gluži tādu pat raksturu, kā pie citām zivīm. Šinī daļā asinstraiku samērā maz, bet daudz gļotšūnu. Tālāk uz pakaļgalu krokas paliek arvien zemākas, kapilaru arvien vairāk, gļotšūnu mazāk, un epitelijs, sevišķi reljefa zemākās vietās, plakanāks. Pēdējā zarnas daļā, gala zarnā, tanīs vietās, kur epiteliņā iedodas kapilari, viņi izsauc epiteliņa elementu pārkārtošanos telpā. Zem kapilaru spiediena cilindriskās epiteliņa šūnas modificējas, izstiepijas; kodoli šinīs šūnās pārvietojas vai nu gļotādiņas virspuses virzienā un nogulstas paraleli virsmai, radot endotelijam līdzīgu ainu, vai arī, biežāk, ceļo *submucosa's* virzienā, radīdami *mucos'a* nekārtīgas kodolu grupas. Pēdējās pie paviršākas novērošanas var atgādināt daudzkārtaino epiteliu.



Starp šīm kapilāru bagātām epitēlija daļām atrodas tādas bez kapilāriem; šinīs vietās epitēlijs tipiski vienrindains, cilindrisks. Arī *Calugareanu* (1907) domā, ka gala zarnas gļotādiņas kapilāri nedz brīvi neiedodas zarnas *lumen'a*, nedz arī viņus pārklāj endotēlijveidīgas šūnas. Kapilārus šķir no zarnas iekšas modificēto epitēlijšūnu plānī, izstieptie, kopā sadevušies augšgali.

Pēc *Jacobs* un *Calugareanu* pētījumiem jāskaita par pierādītu tas fakts, ka pikstes gala zarnas epitēlijs, līdzīgi visu pārējo zivju zarnu epitēlijiem, ir vienkāršais cilindrisks, tikai apkārtējo audu modificēts. Paliek vēl jautājums par šī kaimiņaudu modificējošā iespaida cēloņiem.

*Jacobs* par tādu cēloni pieņem zarnelpošanas funkcijas izsauktu asintrauku aktīvu savairošanos un iespīšanās epitēlijā. Uzskats zināmā mērā sakrīt ar *Ebert'a* un *Edinger'a* novērojumiem. Citu ļoti interesantu izskaidrojumu pielaiž *Helene Lupu* (1914.).

Viņa novērojusi, ka gremošanas perioda beigās (22—24 stundas pēc barības uzņemšanas) visa ekskrementu masa sakrājas „kuņģī“ un spirāliski grieztā viduszarnā (*Mesogaster*). Caur to gala zarna (*Opisthogaster*) paliek tukša un var netraucēti kalpot zarnelpošanas mērķim. Bagātīgais gļotšūnu skaits „kuņģī“ un viduszarnā apvelk visu ekskrementu masu ar gļotu maisiņu (*Sac muqueux*). Arī gala zarnas (*Opisthogaster*) iekšpuse izklājas ar gļotu kārtu, kuņu atdala starp parastām epitēlija šūnām grupās novietotās gļotšūnas. Pateicoties kuņģa šķērsstrīpotās muskulatūras enerģiskai kontrakcijai lielās ekskrementu masas defekācija caur šo glumo vidotni norisinās viegli, nebojājot vārigo gala zarnas sienīņu. Pēc defekācijas nevajadzīgais gļotu maisiņš nomūk no zarnas sienīņas un tiek izmests ārā. Pie nākamās defekācijas atkārtojas tas pats process. Gala zarnā gļotšūnu samērā maz un viņas apvienotas grupās pa 6—8. Šīs gļotšūnas katra gremošanas perioda laikā pārcieš zināmu evolūciju. Perioda sākumā šūnās uzkrājas gļota. Šūnas paliek lielākas, izplēšas un kriptu veidā iegrimst pakļājošā *mucos'a*. Līdz ar to, starp katrām divi kriptām atrodošies savienotājaudi līdz ar kapilāriem tiek spiesti uz āru pret epitēliju. Šis spiediens izsauc jau agrāk aprakstītās epitēlija modifikācijas pikstes gala zarnā. Pēc defekācijas kriptas deģenerē, gļotšūnas atjaunojas no apakšējām bazālšūnām, ieliekumi izlīdzinās un, kamēr jaunās gļotšūnās nav vēl sākusies gļotu atdalīšana, trūkst arī atsevišķo spiediena centru. Zarnu izklāj vienāds cilindrisks epitēlijs ar kutikulāro membrānu. Šinī isā laika sprīdī zarnelpošana caur biezo epitēlija kārtu nav iespējama. Nākamā momentā sākas atkal gļotu rašanās gļotšūnās, kriptu izveidošanās un kapilāru iespīšanās epitēlijā. Līdz ar to atjaunojas zarnelpošanas iespējamība.

Lai galīgi pieņemtu vienu vai otru izskaidrojumu, vajadzīgi, acimrēdzot, vēl jauni pētījumi ar attiecīgu jautājuma nostādījumu. Jādoma, abi fizioloģiskie momenti viens otru neizslēdz. Jautājums paliek tikai par viena vai otra momenta filogenetisko prioritāti un līdz ar to par to ceļu, kādu gājusi zarnelpošanas attīstība.

## PASA PĒTĪJUMI.

### Pētījumu tehnika.

#### A) Eksperimentu gaita.

Jau no 1920. g. oktobra līdz 1921. g. martam, ilgāk kā 5 mēnešus, biju turējis vienu *Misgurnus* akvarijā ar upes smilti, dažiem augiem un ūdeni, kuš reizēm tika atjaunots. Dzīvnieks visu laiku bij bez barības, gulēja trauka dibenā, elpoja samērā reti un bij stipri samazinājies savos apmēros. Martā zivi iefiksēju [№ A], lai vēlāk novērotu bada iespaidu uz iekšējiem orgāniem. Eksperimentus uzsāku 6 augustā 1921. g. ar 35 *Misgurnus fossilis* eksemplariem, kuši bija noķerti kādā upītē netālu no Ogres. No tiem tūlīt tika iemidzināti un iefiksēti divi eksemplari (№№ B un C), kā normali kontrol dzīvnieki. No 8. līdz 23. augustam izdarīju iepriekšējus novērojumus pie 2 zivīm, turot tās atdzisinātā novārtā ūdenī, 1500 cm.<sup>2</sup> platā akvarijā pie 4 cm. dziļa ūdens slāņa, tā ka uz katru dzīvnieku nācās 3 litri ūdens. Zivis bieži lietoja zarnelpošanu. No 12 aug. vienu zivi turēju minimalā novārtā ūdens daudzumā — 0,6 litr., pie 2—3 cm. dziļuma. 14. aug. zivs nobeidzās, cik vērojams, aiz nepietiekošas ķermeņa virsmas slapināšanas. Tādēļ nākamajos mēģinājumos bij jāņem vairāk ūdens. 28. aug. visas 32 zivis sadalīju divi grupās. 8 eksperimentējamie eksemplari tika turēti 400 cm<sup>2</sup> platā zaļā stikla akvarijā, līdz istabas temperatūrai atdzisinātā novārtā ūdenī. Ūdens tika gar vienu akvarija sienīņu (lai izvairītos no gaisa absorbēšanas caur burbuļu rašanos) uzmanīgi ieliets pēdējā līdz 40 cm. augstam līmenim, tā ka uz katru dzīvnieku nācās 2 litri ūdens. Trīs reizes nedēļā ūdens tika mainīts. No sākuma akvarija dibenā bij plāna smilts kārtā. Vēlāk tā tika izņemta, lai neievestu eksperimentā lieku gaisu, kušu mitrā smilts varēja absorbēt, jo bij izrādījies ka dzīvnieki labi jūtas arī pilnīgi tīrā stikla traukā. Augu akvarijā nebij. Pārējās 24 zivis, kā kontrol dzīvniekus, turēju augiem apstādītā akvarijā ar smilšu substratu. Akvarija ūdens tilpums bija 37,5 litr., dziļums 0,25 mt. Ūdens laiku pa laikam tika pa daļām mainīts un ventilēts. No sākuma neviena zivju grupa netika bojota.

Abas grupas sāku barot tikai oktobra vidū. Kaut gan dzīvnieki bij pietiekoši spīrgti arī bez barības, barošanas nolūks bij — izslēgt varbūtējo bada iespaidu uz skābekļa asimilācijas procesu. Baroju ar smalkos gabaliņos sagrieztām sliekām, ik 2—3 dienas, pietiekošā daudzumā. Rupjākās barības atliekas tika izņemtas pēc tam, kad zivis bij paēdušas, smalkākās pie jaunās ūdens maiņas.

Eksperimentētjamie dzīvnieki vispārīgi daudz biežāk lietoja zarnelpošanu nekā kontrol dzīvnieki.

28. decembrī nobeidzās pirmā eksperimentējamā pīkste. Pēc 4 mēnešu ilgas dzīves novārtītā ūdenī, pie pastāvīgas maksimālas zarnelpošanas, dzīvniekos sāka parādīties pirmās paguruma zīmes.

Tādēļ tūlīņ otrā dienā iefiksēju pirmo eksperimentēto eksemplaru, № 1. 5. janvārī nobeidzās atkal divi dzīvnieki. 7. janvārī iefiksēju № 2 un № 3. 11. janvārī abus pārpalikušos pārnesu jaunā traukā ar 25 cm. augstu ūdens līmeni un 3 litriem ūdens uz katra dzīvnieka. 15. janvārī no abiem nobeidzās atkal viens, pārpalikušo, № 4, 17. janvārī iefiksēju. Sasniegtais eksperimenta maksimālais gaņums bija 4 mēneši 20 dienas.

Pa visu šo laiku no kontrol dzīvniekiem nobeidzās tikai 1, pie tam vismazākā zivs, par kuŗu varēja domāt, ka tā nobeigusies barības trūkuma dēļ, jo viņa nevarēja norīt pat smalki sagrieztus sliekas gabaliņus. Bez tam, novērojumi rādīja, ka jaunie dzīvnieki, vispārīgi, grūtāk panes akvarija dzīves apstākļus.

Pārpalikušās 20 zivis 22. janvārī atkal sadalīju 2 grupās. Eksperimentam iedalīju 6 zivis, akvarijā ar 10 litriem ūdens, pie 25 cm. augsta līmeņa. 2. un 7. martā nobeidzās 2; 8. martā, pēc  $1\frac{1}{2}$  mēneša (rēķinot akvarijā ar normalu ūdeni pavadīto laiku, pēc  $6\frac{1}{3}$  mēn.) iefiksēju № 5. 28. martā tikko nobeigušos paspēju iefiksēt 1 zivi [№ 6]. 1. aprīlī iefiksēju № 7 un № 8 (eksperimentējušies  $2\frac{1}{4}$  mēn.).

Pa šo laiku arī kontrol akvarijā no 14 dzīvniekiem nobeidzās 3 (vismazākie), palika 11.

27. aprīlī no šiem 11 eksemplariem atkal atdalīju eksperimentam 4 un ievietoju akvarijā ar 12 litr. ūdens pie 30 cm. augsta līmeņa. Tūlīņ 30. aprīlī nobeidzās viens, un paspēju to, tikko nobeigušos, iefiksēt [№ 9]. 4. maijā pārpalikušiem 3 mazākiem pievienoju vēl 2 eksemplarus, vienu lielu un vienu mazu. Tanī pašā dienā nobeidzās viens no mazākiem [№ 10]. 9. jūnijā iefiksēju № 11 (eksperimentējies  $1\frac{1}{4}$  mēneša); 13. jūnijā № 12 un № 13 (eksperimentējušies  $1\frac{1}{2}$  mēneša). Pieskaitot akvarijā ar normalo ūdeni pavadīto laiku, № 7 un 8 iefiksēti pēc 7 akvarijos pavadītiem mēnešiem, № 11 pēc  $9\frac{1}{3}$  mēn. un

№12, 13 pēc  $9\frac{1}{2}$  mēnešiem. 16 jūnijā nobeidzās pēdējais eksperimentējamais eksemplars.

Samērā lielais mirstību skaits starp eksperimentējamiem dzīvniekiem uz eksperimenta beigām viegli izskaidrojams. Mūsu jaunā institūtā toreiz nebija vēl ierīkoti akvariji ar tekošu ūdeni. Akvariji ar kontrol-dzīvniekiem gan tika bieži vēdināti un ūdens viņos atjaunots, bet neskatoties uz to viņu iemītnieku dzīves apstākļi bij, acimredzot, tālu no normaliem. Šais apstākļos arī kontroldzīvniekiem bieži trūka gaisa un ūdens  $t^0$  bij augstāka par to, pie kuņas viņi bija dabā pieraduši, tā ka pastiprināta zarnelpošana pie šiem dzīvniekiem sākās jau ilgi pirms viņu ievēšanas tiešā eksperimentā ar novārītu ūdeni. Caur to viņu izturības laiks novārītā ūdenī, saprotams, stipri saīsinājās.

Tā kā akvarijos turētos kontroldzīvniekus nevarēja vairs uzskatīt par normaliem, 31. maijā tika iefiksēts kontrolei viens svaigs, dienu atpakaļ noķerts dzīvnieks, № D.

Tā paša gada 20. septembrī iefiksēju beidzamos kontroleksemplarus, tikko noķertas, 2 dienas akvarijos nodzīvojušas zivis №№ E, F, H, I un vienu — kontrolakvarijā 13 mēnešus pārlaidušu dzīvnieku — [№ G.]

Iefiksētie dzīvnieki paši, kā arī viņu zarnas tika uzmanīgi izmērītas milimetros.

Mērījumi, kā arī eksperimentu ilgums — redzami no sekošas tabeles\*).

#### Eksperimentētie dzīvnieki.

Atzīmes N N.	Zivs garums	Zivs riņķmērs vidū	Visa barītkanala garums	Zarnas caurmērs vidū	Eksperimenta ilgums
●11 ♀ +	19,5	5,5	12	—	$1\frac{1}{4}$ ( $9\frac{1}{3}$ ) mēn.
●12 ♀ +	23	6,5	12,5	—	$1\frac{1}{2}$ ( $9\frac{1}{2}$ ) "
●13 ♂ —	16,5	3,5	7	—	$1\frac{1}{2}$ ( $9\frac{1}{2}$ ) "
5 ♂ —	17	4,5	7	0,35	$1\frac{1}{2}$ ( $6\frac{1}{3}$ ) "
7 ♂ —	20	5,5	9	0,4	$2\frac{1}{4}$ (7) "
8 ♂ —	18	5	8	0,4	$2\frac{1}{4}$ (7) "
1 ♀ +	21	6,5	8,5	0,55	4 "
2 ♀ +	23	7	9	0,45	$4\frac{1}{3}$ "
3 ♀ +	20	5,5	7,5	0,35	$4\frac{1}{3}$ "
4 ♀ +	20,5	6,5	9,5	0,55	$4\frac{2}{3}$ "

\*) Ar ● apzīmētie dzīvnieki un viņu barītkanals mērīti tikko iemidzināti, vēl nefiksēti; pārējie pēc fiksešanas — spirtā, kad objekts jau sarāvies.

Krustiņš apzīmē pilnīgu dzimumgatavību; pie tādu dzīvnieku ♀ dzimuma eksemplāriem gonadās redzamas labi izveidojušās olniņas. Bez krustiņa — jauni indivīdi, bet viņu gonādu raksturs jau makroskopiski nosakāms; „—“, gonadas makroskopiski nav vēl nosakāmas.

## Kontrol dzīvnieki.

B	+	20	7	8,5	0,3	
C		17	5,5	7	0,3	
● D	+	21	6,8	10,5	0,5	
● E	+	19	6,5	10	—	
● F	—	16	5,8	8,5	—	
● H	+	23	7,5	12	—	
● I		18	6,3	10	—	
● G	+	19,5	5	11	—	
A		18,5	3,5	8,5	0,25	5 mēneš. badojies.

## B) Mikroskopiskā tehnika.

Visu materialu, izņemot № 3, fiksēju *Zenker'a* šķīdumā. № 3, turpretim, iefiksēju sublimatā ar pikrinskābi. Paraleli tiku mēģinājis fiksēt arī formolā, bet abi pēdējie šķīdumi fiksēja krietni sliktāk. Tādēļ vēlāk pieturējos tikai pie *Zenker'a* šķīduma, sasniegdams arvienu labus rezultātus. Pirms fiksēšanas dzīvnieks tika pārnestis nelielā traukā ar apm. 4 cm. augstu ūdens līmeni, ūdenim piepilināts chloroforms ar eteri, trauks noslēgts un dzīvnieks tanī turēts apm. 35 minutes. Pēc dažas minutes ilgstošām straujām kustībām un konvulsiviem žaunu kustējieniem, dzīvnieks sāka iemigt, bet tikai pēc 1/2 stundas bij iemidzis pilnīgi. Tā tika iemidzināti kā eksperimentētie, tā kontrol dzīvnieki. Iemidzinātais dzīvnieks tika uzšķērstis vanniņā zem ūdens, baribkanals tika izpreparēts visā garumā līdz ar anus'am piegulstošo ķermeņa sienīņu un tādā veidā fiksēts. Tais gadījumos, kad galva netika pie zarnas atstāta, baribvads zem branchialās daļas tika pārsiets ar diegu un virs šīs vietas atdalīts no galvas. Ja pie atpreparēšanas gaiss nō zarnas tomēr bija paspējis iziet un pēdējā bija sakļāvusies, viņa tika viegli piepūsta un augšgals aizsiets. Ar to tika panākta respiratoriskās zarnas iefiksēšana viņas normalā elastiskā stāvoklī. Pēc fiksēšanas apm. 2 cm. gaŗā gala zarna tika sadalīta divi 1 cm. gaŗos numurētos gabalos. Griezumu serijām tika ņemts katrs 10-ais 5—10 μ biezais parafīna griezums, numurējot tos sekošanas kārtībā, sākot no anālā gala. Tādas saīsinātās šķērsgrīzumu serijas tika pagatavotas no visiem eksperimentētiem un kontrol dzīvniekiem. Griezumus krāsoju ar *Haematoxylin (Delafield)* — *Eosin* (arī *Schmorl* modifikāciju); *Haematoxylin* — *v. Gieson*; *Mallory* u. c. krāsu kombinācijām. Vislabākās respiratoriskā epiteliļa ainās deva *Haematoxylin* — *Eosin* metode; kapilāru un savienotā jaudu tīkliem vispiemērotāka bija *Mallory* kombinācija.

Pēc nāves iefiksētie dzīvnieki tika principiāli izslēgti no salīdzināšanas.

## Pētījumu rezultāti.

### a) Daži vispārēji novērojumi.

Uz daudzu novērojumu pamata par eksperimentēto dzīvnieku vidējo zarnelpošanas pauci pie istabas temperatūras (13—14° R) jāpieņem 7—8 minūtes. Salīdzinot šo skaitli ar agrāko autoru novēroto 10—15 min. gaŗo pauci, kad dzīvnieki bija turēti akvarijos svaigā ūdenī, redzams, ka skābekļa trūkums ūdenī izsauc pastiprinātu zarnelpošanu. Jāatzīmē tomēr, ka minētās pauzes gaŗums var stipri svārstīties, atkarībā no zivs fizioloģiskā stāvokļa, uzbudinājuma u. t. t. Šis novērojums sakrīt ar *Baumert'a* aizrādījumu par pīkstes neregularo elpošanas raksturu. Parasti, pirmai pēc gaisa uzpeldējušai zivij sekoja otra, trešā u. t. t., vairākas uz reizi, pulkā, līdz visas nebij apmierinājušas savas prasības pēc skābekļa. Tad uz zināmu laiku iestājās pauze (gandrīz) priekš visām. Sevišķi bieži zivs rija gaisu pēc katras ūdens maiņas, bet tas, varbūt, izskaidrojams ar zināmu uzbudinājumu, kuŗu izsauc dzīvnieku traucēšana.

Atjaunojot traukā ūdeni bieži gadījās novērot savādus zivju „lēcienus“. Likās, itkā zivs, kuŗa bija pieradusi pie zināma ūdens līmeņa, tagad, pa trauka piepildīšanas laiku, pie zemāka līmeņa, dodamies ar parasto ātrumu uz ūdens virsmu iegŗābt gaisu, izšaujas cauri līmenim un pēc tam metas atpakaļ ūdenī. Bieži, sevišķi uz eksperimenta beigām, varēja novērot, ka pēc gaisa pacēlusies zivs rija vairākus gaisa malkus uz reizi, kas sakrīt arī ar agrākiem novērojumiem. Kas attiecas uz tīpiskām ļaunu kustībām zarnelpošanas paužu laikā, viņu raksturs pilnīgi sakrīt ar *Erman'a* un *Babak'a* aprakstiem. (Sk. literatūras pārskatu.)

Novembra sākumā, t. i. pēc 3 mēnešiem, varēja novērot, ka eksperimentējamo zivju *anus* stipri izspiedies un viņa trauki asins pieplūduši. Tā kā šī parādība pie kontrol dzīvniekiem tadā mērā nebija novērojama, viņu varētu uzskatīt par attiecīgu muskuļu biežākas lietošanas rezultātu, *funkcionālu hipertrofiju*. Bet ļoti var būt arī, ka pārmēģīgi biežais gaisa atdalīšanas kairinājums bij izsaucis jau patoloģiskas pārmaiņas *anus'a* muskulatūrā un glotādiņā. Pie šī jautājuma apstāšos kādreiz vēlāk, sakarā ar eksperimentēto dzīvnieku nāves cēloņu iztirzāšanu. Pateicoties minētai parādībai gāzu atdalīšana pa *anus'u* palika arvien grūtāka. No novembra arvienu biežāk varēja novērot pie eksperimentējamiem dzīvniekiem dažādas divainas pozas, kā ilgstošu karāšanos gandrīz perpendikularā stāvoklī ūdenī, karāšanos puslokā tuvu pie līmeņa, gulēšanu trauka dibenā ar vēderu uz augšu u. c. Kad kādam dzīvniekam gadījās nobeģties, pēdējās dienas pirms nāves viņš gandrīz

pastāvīgi turējās puslokā saliecies, tuvu pie līmeņa,—likās, gāzu uzpūsts. Uzšķēršot tādu dzīvnieku, zarna arvienu izrādījās gaisa piepildīta. Tādi dzīvnieki negribēja vairs ieņemt barību.

Šie pēdējie fakti, domājams, stāv ciešā sakarā ar eksperimentēto dzīvnieku nāves cēloņiem pēc maksimālā  $4\frac{2}{3}$  mēn. ilgā eksperimenta laika.

Beidzot jāatzīmē vēl viens novērojums pie kontrol dzīvniekiem. Pie šiem dzīvniekiem, sevišķi pie pašiem mazākiem, ziemā varēja novērot melnās krāsas izžušanu un baltu marmoraini grupētu plankumu rašanos uz galvas un gar sāniem, sākot no galvas (pie 3 zivīm). Vēlāk, aprīļa mēnesī, normalā krāsa sāka atjaunoties.

### b) Normalas *Misgurnus fossilis* zarnas anatomija.

Pikstes barībkanals ļoti vienkārši būvēts. Taisnā trūbiņa, tikai vienā vietā viegli spirāliski griezta, stiepjas caur visu ķermeņdobumu bez manāma ārēja sadalījuma atsevišķās daļās. Īsta dziedzerkuņģa, tāpat kā dažiem citiem *Ciprinidae*, pikstei nav; par „kuņģi“ še var saukt platāko zarnas sākuma daļu. Abas pēdējās īpašības: ārēji nediferencētais barībkanals un dziedzerkuņģa trūkums, bez šaubām, primitīvas gremošanas organu sistēmas pazīmes.

Barībkanalu saista mezenterijs, kuŗš (pretēji *Leydig'am*) vāji, bet skaidri attīstīts. Šis apstākļis ir arī citu vēlāko autoru atzīmēts.

Zarnai no apakšpuses cieši piegulst un stiepjas gar to *Vena sub-intestinalis*, no virspuses *Arteria coeliaca*. No abiem apm. 1,5—2 mm. attālumā viens no otra atiet ārkārtīgi liels skaits zaru trauku un ieburbjas zarnas sienīņās.

Salīdzinot dažāda vecuma individus, varu pievienoties *Altzinger'am*, kuŗš aprēķina pikstes barībkanala gaŗumu attiecībā pret visu ķermeni kā 3:5. Pirmais skaitlis dažreiz pat drusku jāsamazina. Dzīvnieka dzimums uz barībkanala lielumu un formu, acīmredzot, nekādu iespaidu neatstāj. Caurmērā cilindriskā barībkanalā var izšķirt sekošas daļas:

1) Taisnais, īsais (apm. 3 cm. gaŗš pie vidēji liela dzīvnieka — sk. tabeli), samērā šaurais barīb vads (*Oesophagus*) ar bālganu gļotādiņu, gareniskās, tiklveidīgi apvienotās krokās. Dziedzeru nav. Novērojumi sakrīt ar *Oppel'a* aprakstu.

2) No sirds līdz aknu kaudalai malai — apm. 2 cm. gaŗais „kuņģis“ gaišsārtā krāsā, ar biezām muskuļainām sienīņām. Viņa sākumā ietiek *Duct. hepato-pancreaticus*. Gļotādiņa smalku bieži guļošu krociņu un liekumu veidā, kuŗas pamazām paliek zemākas un „kuņģa“ piloriskā galā pavisam izzūd.

3) Plānā, sārtā (no gļotādiņas, ne muskulaturas), 3—4 cm. garā, viegli spirāliski grieztā vidējā zarna (*Mesogaster*). Gļotādiņa gandrīz gluda, samtaina, ar vieglu smalku tiklojumu, ar sīkām gareniskām krociņām pārsvarā.

4) Īsā (2—2,5 cm.) plānā, platā, respiratoriskā gala zarna (*Opisthogaster*) sārtā krāsā. Viņa velkaš starp gonadām taisnā virzienā uz *anus'u*. Iepriekšējās daļas gļotādiņas raksturs turpinās arī šīnī daļā, tikai gareniskās krociņas pamazām izzūd, un paliek tikko saskatāmas, cirkulāri grupētas vieglu izliekumu rindas.

Barībvadu šķiņ no „kuņģa“ (no ārpuses nemanāms) spēcīgs sfinkters, vidējo zarnu — viegls gredzenveidīgs iežņaugums.

Barībkanala sieniņas histoloģiskā būve sekoša:

<i>Oesophagus</i>	„Kuņģis“	<i>Mesogaster</i>	<i>Opisthogaster</i>
	<i>Serosa</i>		<i>Serosa</i>
Longitudin. gludā muskulat.		Longitudin. gludā muskulat.	
Longitudin. šķērsstīr. muskulatura		.....	
Cirkulārā	”	.....	
Longit. šķērsstīr. muskulatura	”	.....	
Cirkulārā gludā muskulatura		Cirkulārā gludā muskulatura	
	<i>Submucosa</i>		<i>Submucosa</i>
gļotādiņa {	<i>Mucosa</i>	gļotādiņa {	<i>Mucosa</i>
	Epitelijs		Epitelijs

Šis iedalījums zināmā mērā sakrīt ar *Altzinger'a* novēroto un to papildina.

No visiem minētiem audiem ar respirācijas funkciju tiešā sakarā stāv tikai epitelijs un *mucosa*. Pīkstes gļotādiņas savienotājaudiem piemīt retikulāro audu raksturs. Šūnu elementu samērā maz. Dominē cirkulārā un vertikālā virzienā ejošas, spēcīgi attīstītās elastiskās šķiedras. Šī biežā šķiedru tīkla pinumos izkaisīti mazie iegarenie savienotājaudu kodoli un lielā vairumā arī apaļie, tumšākie leukociti, kuņģu sevišķi daudz gļotādiņas izliekumos, epitelijs tuvumā. Sevišķi raksturīgi izpaužas savienotājaudu fibrilārā daba tieši zem epitelijs — *mucos'a*. Še fibrīli uzkrītoši resni un spēcīgi. Viņu grupējums pilnīgi saskan ar gļotādiņas reljefu. Spēcīgas šķiedras aptek epitelijs cirkulārā virzienā, iedodamās katrā gļotādiņas izliekumā koniska tīkla veidā (sk. zīm. 1 un 3, I. tab.). Viss epitelijs pilnīgi atbalstās uz šī šķiedru tīkla. Funkcionāla atbalsta nozīmē ir pilnīga tiesība runāt par pīkstes respiratoriskās gļotādiņas „fibrilāro skeletu“. Jādomā, ka šim elastiskajam „skeletam“ liela nozīme: viņš satur pa respirācijas laiku pieplūstošo



asiņu spiedienu un pa asiņu atplūduma laiku pats atslābst. Ar to mazāk elastiskais epitelijs pasargāts no pārāk ātrām spiediena maiņām; viņam atliek tikai pasīvi atkārtot elastiskā „fibrilārā skeleta“ kustības. Tais gadījumos, kad, kā vēlāk redzēsim, ar asinīm pildītas lakunas izveidojas tieši zem epitelijs un nav audu, kuri varētu mazināt asiņu spiedienu, epitelijs virs lakunām bieži tiek pārrauts. Elastiskais fibrīļu „skelets“ var spēlēt lielu lomu arī pie respiratoriskās virsmas palielināšanas un respiratorisko gāzu presēšanas caur zarnu.

Šī *mucosa's* savienotājaudu lielā respiratoriskā nozīme man šķe sevišķi jāpastrīpo, jo, cik zinu, līdzšinējie autori šim apstāklim piegriezuši maz vērības.

Ģlotādiņas virsmu, tieši virs *mucosa's* savienotājaudiem, izklāj vienkāršs cilindriskais epitelijs ar tipiskiem iegareniem kodoliem. Epitelijs šūnu pamatos sastopamas *H. Lupu* (1914) aprakstītās bazālšūnas. Starp epitelijs šūnām vietām iespiekušies leukocīti. No virspuses epitelijs pārklāts ar kutikularo membrānu, tomēr visur viņu nevarēja saskatīt. Šāds tipisks cilindriskais epitelijs sastopams tikai nedaudz vietās. Visās pārējās vietās viņš modificēts tā, kā to ir aprakstījuši jau *Jacobs*, *Lupu* un *Calugareanu*. Bet arī šinīs vietās ir iespējams konstatēt, ka modificēto audu izejforma ir bijusi — vienkāršais cilindriskais epitelijs.

Visos preparātos sastopams tipisks pakavveidīgs šūnu grupējums (sk. zīm. 4. tab. I.) pie kam, saskaņā ar *Lupu* aprakstu, nedaudzās tipiski cilindriskās ģlotšūnas arvien ieņem pakava ieliekumu, radot tādā kārtā kriptu. Izliekumos turpretim šūnas zaudē tipiski cilindrisko formu, paliek stūrāinas, stieptas vai plakanas, sevišķi tur, kur izliekumā iedodas vairāk elastisko fibrīļu ar kapilāriem. Bieži šīs šūnas iegūst pie tam vēdekļveidīgu grupējumu. Starp vēdekļa staru kārtībā guļošām stieptām epitelijs šūnām iedodas līdz pat izliekuma virsmai kapilāri. Bet šos pēdējos tomēr arvienu šķīr no zarnas iekšas izstiepto epitelijs šūnu kopā sadevušies plakanie virsgali. Dažos lielākos izliekumos šīs vēdekļveidīgais šūnu sakopojums pārgājis citā, pilnīgi nekārtīgā (sk. zīm. 2. tab. I.) Starp epitelijs šūnām iespieušies kapilāri atspieduši dažas epitelijs šūnas bazālā virzienā, citas *lumen'a* virzienā un izjaukuši viņu kārtīgo rindaino grupējumu. Bet arī šie kapilārus no ģlotādiņas virsmas šķīr plāna kārtīna plakaniski orientētu, modificētu epitelijs šūnu. Normali, kapilāri nekur brīvi nepaceļas virs ģlotādiņas.

Negribu šie iztirzāt jautājumu, cik lielā mērā literatūrā minētā *Lupu* hipotēze saskan ar faktiskiem novērojumiem. Bet man vairākos gadījumos ir izdevies konstatēt, ka tur, kur zem epitelijs novērojams

lielāks asiņu pieplūdums, biežāka kapilāru tīkla veidā, taisni tur novērojama arī vislielākā epitelijsūnu grupējuma novēršanās no normalā kārtaini rindainā uz nekārtīgi plakaniskā pusi. Saprotams, ka ar to tiek panākta dziļāka kapilāru iespiešanās epiteliā un asiņu tuvinašanās zarnas gaisam. Vienpusīgais, lokālais pakļājošo audu (asiņu un savienotājaudu) spiediens dažās tādās vietās izliecis uz iekšu pat veselu gļotādiņas daļu (sk. zīm. 2. tab. I). Tādēļ jānāk pie slēdziena, ka pīkstes gala zarnas epitelijsūnu grupējuma vietējās modifikācijas izsauc ne tikai *Lupu* minētais periodiskais gremošanas un gļotu atdalīšanas process, bet tieši arī pati zarnelpošanas funkcija caur mazāku vai lielāku (periodisku) asiņu pieplūdumu dažādās zarnas vietās.

Zarnas sienā iebūvētie *Vena subintestinalis* zari daudzkārtīgi dichotomiski dalās un cirkulāri aptek zarnu. Viņi izurbjas caur *muscularis*, turpinādami arvienu zarot izplēšas *submucos'ā* un bieži rada šie lielus, longitudināli un cirkulāri guļošus *sinus'us*. No šiem sinusveidīgiem asinstraikiem atiet uz epiteliu vertikālā virzienā, dichotomiski dalošies kapilāri, kuri tieši zem paša epiteliā, sevišķi pēdējā izliekumos, rada attiecīgi kupolveidīgi izliektu biezu kapilāru tīklu. Šie kapilāri iet ne tikai vertikālā, bet arī horizontālā virzienā. Paši kapilāri paliek arvienu tievāki, tā ka, beidzot, pa šauru trūbiņu eritrociti var sekot vairs tikai rindā, viens aiz otra. Kapilāru tīklu pavada elastīgie fibrili un, cik var novērot, savienotājaudi līdz ar kapilāriem iespiežas arī starp epiteliā sūnām (pretēji *Edinger'am*). Kapilāru tīkls, kā jau minēts, arvienu paliek plānas epiteliā kārtas pārklāts. Šī kārtiņa vietām tik plāna un sastāv no tik stipri izstieptiem bezkodolainiem epitelijsūnu augšgaliem, ka var radīt maldīgu ainu, it kā kapilāri tieši atvērtos zarnas *lumen'ā*.

Slēdzot novērojumus par normalas pīkstes respiratoriskās gala zarnas histoloģiju, nepieciešami atzīmēt vēl sekošu atšķirību asinstraiku grupējumā pie dažāda vecuma dzīvniekiem. Pie jaunākiem dzīvniekiem (sk. zīm. 1. un 2., tab. II), respiratoriskās gļotādiņas kapilāru un *sinus'u* šķērsriezumu suma griezumos kā absolūti (salīdzinot ar attiecīgo sumu pie vecākiem dzīvniekiem), tā relatīvi (salīdzinot šo šķērsriezumu sumas un visas zarnas šķērsriezuma koeficientu ar attiecīgu koeficientu pie vecāka dzīvnieka) mazāka par attiecīgu šķērsriezumu sumu pie vecākiem dzīvniekiem. Asinstraiku skaits pie jaunākiem dzīvniekiem mazāks. Paši šie asinstraiki var būt arī tāda pat caurmēra, kā pie vecākiem dzīvniekiem. Kas sevišķi atšķir jaunāka dzīvnieka asinstraiku grupējumu no attiecīga grupējuma pie vecākiem dzīvniekiem, ir samērā vājā kapilāru tīkla attīstība „fibrilārā skeleta“ kārtā zem epiteliā.

Kapilari, pa kuņiem epiteliā nokļūst tur sastopamie eritrociti, ir ļoti smalki, daudz retāk sastopami un iet gandrīz tikai vertikālā virzienā. Acimredzot, vēl samērā vēlās ontogenētiskās attīstības stadijās notiek stipra izvirzīto kapilāru vairošanās caur dichotomisku dalīšanos. Šī procesa rezultātā tieši zem epiteliā rodas biezs kapilāru tīkls, kuŗš var uzņemt sevī daudz asiņu. Tādā kārtā, *Misgurnus fossilis* ontogenezes laikā zarnas asintrauku skaits un viņu topografija tā pārveidojas, ka caur to zarnas asiņu masa tiek tuvināta respirācijas virsmai. Šinī apstākļī atspoguļojas, bez šaubām, pīkstes respiratoriskās gala zarnas filogēnija.

c) Eksperimentu histoloģiskie rezultāti.

Salīdzinot tipiskās mikroskopisko griezumū ainas no dažādi ilgi eksperimentētiem dzīvniekiem nākam pie slēdziena, ka eksperimentālā ceļā izsauktā maksimālā zarnelpošana radījusi zināmas pārmaiņas respiratorisko audu anatomiskā sastāvā un grupējumā, kas redzams no sekojošiem aprakstiem.

1. tips. Eksperimenta ilgums  $1\frac{1}{2}$  mēn. Preparati №№ 5, 11, 12, 13. Respiratoriskās zarnas būvē nav novērojamas nekādas histoloģiskas pārmaiņas, izņemot tikai dažu gļotādiņas daļu labāku apgādāšanu ar asinīm.

2. tips. Eksperimenta ilgums  $2\frac{1}{4}$  mēn. Preparati №№ 7, 8. Salīdzinot ainu ar normalu, kā arī ar 1. tipa ainu, var konstatēt lielu asiņu pieplūdumu respiratoriskā zarnā. Šis asiņu pieplūdums izpaužas lielu sinusveidīgu asinstilpumu izveidošanā *submucos'a*. Arī tieši zem epiteliā sastopami diezgan lielā skaitā vertikāli un slīpi ejoši kapilari, bet viņu kopsūma vēl nedod bieza kapilāru tīkla ainu. Tā kā visi autora rīcībā bijušie 2. tipa eksperimentētie dzīvnieki bija samērā jauni, jādomā, ka vājāka kapilāru tīkla attīstība izskaidrojama ar šo apstākli. Tādēļ par vienīgo  $2\frac{1}{4}$  mēneša ilgās maksimālās zarnelpošanas iespaidu uz pīkstes zarnu jāskaita pastiprināts asiņu (līdz ar to eritrocitū) pieplūdums zarnā un ar to saistītā lielu jaunu sinusū rašanās *submucos'a*, kā arī agrāk bijušo palielināšanās. (Sk. zīm. 3. un 4., tab. II; salīdz. ar zīm. 1. un 2. tab. II). Arī ap šiem lielajiem sinusiem, kā visur pīkstes zarnā ap asintraukiem, novērojama stipra savienotājaudu fibrilāro elementu konsolidēšanās.

3. tips. Eksperimenta ilgums  $4\frac{1}{3}$  mēn. Preparati №№ 1, 2, 3, (4). Trešā tipa preparati dod stipri oriģinalas ainas. Pie otrā tipa preparātiem konstatētais asiņu pieplūdums respiratoriskā zarnā novērojams arī šē. Bet pieplūdušās asiņu masas stāvoklis attiecībā

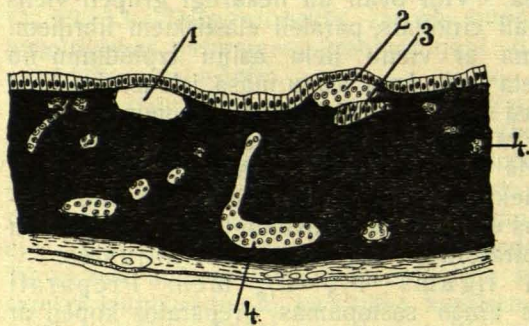
pret respirācijas virsmu pavisam cits. Griezumi sniedz sekošas tipiskas ainas. Liels mazāku sinusveidīgu asintrauku skaits *submucos'a*. Stipri attīstīts kapilāru tīkls gļotādiņas vidus daļā un zem epitēlija, *mucos'a* (sk. zīm. 1. tab. III). Skaidri redzams, ka pēdējais radijs kapilāru vertikālas dichotomiskas dalīšanās ceļā. Šis pazīmes raksturo tipisku normalu, vecāka indivīda zarnu. Klāt pienācis jauns elements. Tieši zem paša epitēlija, tipiskā kapilāru tīklā radušās lielākas, apaļas vai iegarenas asiņim pildītas, „fibrilārā skeleta“ ierobežotas, sinusveidīgas spraugas. Šādu sinusveidīgo spraugu virziens arvienu vai nu longitudināls jeb cirkulārs, bet ne vertikāls, jeb no tā izrietošs slīps, kā tas ir, kad mums ir darīšana ar kapilāru dichotomiju. No tā var taisīt slēdzienu, ka šie mūsu priekšā tiešām ir asiņu masas pieplūdums savienotājaudu sinusos, zem epitēlija. Līdzīga tipiska aina (sk. zīm. 2. tab. III) atklājas arī citā preparātā.

Te tāpat, kā iepriekšējā preparātā, stipri attīstīts kapilāru tīkls. Bez šī kapilāru tīkla atkal, tieši zem epitēlija, liels asiņu pieplūdums sinusveidīgās savienotājaudu spraugās. Šiem sinusiem nav tik noteiktas formas kā iepriekšējā griezumā. Viņi ovali un nekārtīgi grupēti viens caur otru. Virziens longitudināls cirkulārs, paraleli elastiskiem fibrīļiem. Liekas, ka te mums ir darīšana ar vienu lielu asiņu izplūdumu no kapilāru tīkla „elastiskajā skeletā“, pie kam asiņu masa izlauzusies caur kapilāru sienām un izplūdsi starp elastiskajiem fibrīļiem mazākā spiediena virzienā. Bez minētā šie nāk klāt vēl viens jauns moments. Kā no zīmējuma redzams, lielā asiņu masa radījusi vienpusīgu lokālu spiedienu uz epitēliju un izliekusi to *lumen'a* virzienā, pie kam atsevišķas epitēlija daļas ieguvušas ekstrēmu vēdekļveidīgu šūnu grupējumu un caur to visa epitēlija (respiratoriskā) virsma palielinājusies.

4. tips. Eksperimenta ilgums  $4\frac{1}{3}$ — $4\frac{2}{3}$  mēn. Preparāti №№ 1, 2, 3, 4. Ceturtā tipa ainas sastopamas preparātos kopēji ar trešā tipa ainām dažādos kombinējumos dažādās respiratoriskās gala zarnas vietās, tā ka var novērot zināmu pāreju no 3. uz 4. tipu. Tikai preparātos №№ 1 un 4 ir pārsvarā jau ceturtā tipa ainas. Arī visas galējās ceturtā tipa ainas sastopamas tikai šais preparātos, sevišķi preparātā № 4 (maksimālais eksperimenta ilgums —  $4\frac{2}{3}$  mēn.).

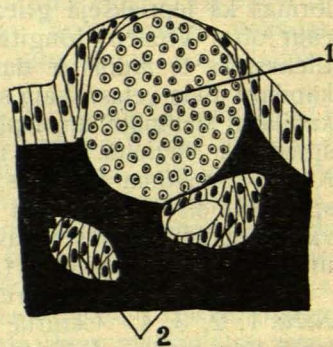
1 aina. Pie trešā tipa konstatētais asiņu pieplūdums *mucos'a*, tieši zem epitēlija, sasniedz te savu augstāko pakāpi. No *submucos'as* pa ceļas spēcīgi asiņu pārpildīti kapilāri un izplēšas zem epitēlija lielos asiņu rezervuāros — plašā kapilāru tīklā un sinusos. Šiem asiņu rezervuāriem apkārt ļoti daudz leukocītu. Kur asiņu spiediens sevišķi liels, dažos gadījumos novērojama vienkārša epitēlija ieliekšanās zarnas *lumen'a*,

līdzīgi tam, kā to mazākā mērā redzējam jau pie trešā tipa. Citos gadījumos (zīm. 3. tab. III) virs šīm vietām epitelijs palicis biežāks, daudzkārtains; kodoli nekārtīgi grupēti, pa lielākai daļai guļ paraleli zarnas iekšējai virsmai (ne vertikāli, kā normali). Visa tāda epitelijs masa mazu kupolu jeb konusu veidā iedodas zarnas iekšienē. Ja kupols sevišķi liels, viņa virsgalā var novērot degenerējošu sūnu grupas. Konusa centrā un pamatos sastopamas biežas mitotiskas figūras. Še mūsu priekšā, tādā kārtā, gadījums, kad asins pieplūšana (*hyperaemia*) izsaukusi epitelijs ieliekšanos zarnas spraugā kopā ar pastiprinātu epitelijsūnu vairošanos ieliektā konusa pamatos. Mums ir jau no literatūras un no ikdienišķas dzīves zināmi piemēri, kad tūri mehāniski kairinājumi izsauc ādas epitelijsūnu hipertrofisku vairošanos un virsādas sabiezēšanu šinīs vietās. Līdzīgu hipertrofisku epitelijsūnu savairošanos konstatēja mūsu institūtā arī V. Melders, aprakstot anomālu *Rana esculenta duodenum'a* izliekumu. Starpība tik tā, ka manā gadījumā lielu lomu var spēlēt arī pastiprinātā asinu spiediena trofiskā vērtība.



Zīm. 1. Ceturtā tipa gala zarnas šķērs griezumus.

- 1 — lielāks asinstraüks tieši zem epitelijs;
- 2 — sinusveidīgs asiņu izplūdums;
- 3 — ovāla epitelijsūnu grupa mucos'ā;
- 4 — kapilari.



Zīm. 2. Ceturtā tipa gala zarna. Epitelijskonusa galēja forma.

- 1 — konusa centrs;
- 2 — epitelijsūnu grupas mucos'ā; caur vienu iet kupilars.

Šematizēti zīmējumi no mikrofotografijas.

2. aina. Tieši zem epitelijs asinstraüks šķērs griezumus (Zīm. 1.). Viņa dimensijas atgādina lielāku bazālu trauku no *submucosa's*. Tāpat kā tur, arī še trauka virziens longitudināls. No *submucosa's* zem epitelijs pārvietojusies asiņu masa attiecīgi ļoti liela. Turpat līdzās sastopami tipiski sinusveidīgi asiņu izplūdumi līdz ar attiecīgu epitelijs

ieliekšanos zarnas spraugā. Asinis šē piepilda visa izliektā epiteliālā konusa iekšpusi. Zem asiņu masas guļ ovala stipri kompakta epitelijsūnu grupa. Dažos gadījumos konusa vidū atrodam kāda lielāka longitudināla kapilāra šķērsriezumu, tā ka var konstatēt to asinstrauku, no kuŗa asinis ieplūdušas sinusā. Citos gadījumos tādi asinstrauku šķērsriezumi nav atrodami; tur asinis radījušas sinusus izlaužoties no kāda trauka kautkur dziļāk *mucos'a* jeb *submucos'a*.

Visur, kur novērojama šāda asiņu izlaušanās no traukiem un iespīšanās epitelijsūnās, var novērot arī ovalās vai apaļās kompakts epitelijsūnu grupas *mucos'a*. (Zīm. 1. un 2.). Rodas tāds iespaids, it kā pieplūdušo asiņu masa, iespīzdams no vairākām pusēm, būtu norāvusi šīs sūnu grupas no pārējās epiteliālās segas (konusa) un atspīdusi viņas dziļāk uz leju savienotājaudos, kur sūnas, padodams apkārtējo audu spīdienam, pārgrupējušās līdz minimalam apmēram. Tomēr griezumus serijas šo uzskatu neapstīrina. Tādēļ jādoms, ka galveno lomu pie šo epitelijsūnu grupu pārvītošanās spēlē epitelijsūnu īpašība ieaukt savienotājaudos un vēlāk, trūkstot sakaram ar galveno epiteliālo masu, pārvītoties pa savienotājaudiem, pamazām zaudējot savu epiteliālo raksturu. Šī parādība novērojama sevišķi epitelijsūnu reģenerācijas gadījumos (*Loeb*, 1898, *Kronmayer*, 1899). Epitelijsūnu reģenerācija norisīnās, kā redzēsīm, diezgan lielos apmēros arī mūsu eksperimentēto dzīvnieku gala zarnā, un savairojušās bazālo sūnu masas varētu dot materiālu šādām epitelijsūnu salām savienotājaudos.

Teksta zīmējums (Zīm. 2.) rāda arī epitelijsūnu galēju formu. Konuss gandrīz lodveidīgs. Visu viņu centru ieņem kompakta asiņu masa. Epitelijsūnu virs konusa ārkārtīgi plāns. Sūnas guļ slīpi, gandrīz plakaniski, un tikko šķīst visu asiņu masu no zarnas spraugas. Tā pati plakaniskā epitelijsūnu grupējuma aina, kuŗa pie normaliem dzīvniekiem novērojama pakavveidīgo sūnu apvienību izliekumos virs kapilāriem, šē sakarā ar paspīrināto mehānisko impulsu, atkārtomas ārkārtīgi palielinātos apmēros, iekš kā izpaužas pastpīrinātas zarnelpšanas iespīds.

3. aina. Ja visos iepriekšējos gadījumos bija runa par asiņu izplūšanu *mucos'a*, apkārtējo audu sinusveidīgās spraugās, šīni gadījumā mums ir darīšana ar īstām lakunām starp epitelijsūnu un *mucos'u*. Šī ir vispār pati galējākā pikstes zarnas histoloģiskās modifikācijas forma, kur visa galvenā asiņu masa pārvītojusies pie pašas epiteliālās respirācijas virsmas, atspīzdama no pēdējās visu *mucos'u*. Tādas ainas redzamas zīm. 3. un 4. tab. III. Lielās lakunas sastopamas pa vienai, vai pa vairākām reizē. Līdzās tipiski epiteliālie konusi, mazākas lakunas jeb

tādas vēl tikai izveidošanās stadijā. Kur lakuna galīgi izveidojusies, viņa iegarenas, ovali kantainas formas; epitelijs virs viņas pa lielākai daļai vienkāršs, cilindrisks, pacelts līdzīgi tiltam pār izspiedušos asiņu masu. Visa ovalā lakuna pacelta virs normalā gļotādiņas līmeņa un karājas zarnas spraugā, to piepildošā elpojamā gaisā. Kad šo ovalo lakunu epiteliālā sienīņā epitelijs zem asiņu spiediena pārgrupējas no cilindriskā slīpi jeb plakaniski guļošā, ir sasniegta maksimālā asiņu masas tuvināšanās respirācijas virsmai, kā arī pēdējas maksimālā palielināšanās. Šīs ovalās lakunas var būt ļoti plašas un ieņemt lielu daļu no attiecīgā zarnas šķērsriezuma. Viņas var būt tik augstu paceltas virs gļotādiņas līmeņa, ka asiņu masai viņās pamazinoties, epiteliālā sega sakļaujas un guļu noliecas pie gļotādiņas. Zīm. 1. un 2., tab. IV rāda mums ainas, kur šķērsgriezumā slīpi aizķertas tādas pustukšas ovalas lakunas.

Kad asiņu spiediens dažās lakunās paliek tik liels, ka pārsniedz epiteliālo audu elasticitāti, epiteliālā sienīņa pārtrūkst un virs gļotādiņas rodas patoloģiski asiņu izplūdumi. Epiteliālā sienīņa tādos gadījumos tiek atlauzta un pieliekta pie gļotādiņas gar vienu un otru pusi no uzlauztās lakunas. Tādos atlauztos epiteliņa gabalos var novērot šūnu deģenerāciju. Epitelijsūnu deģenerācija novērojama arī minēto pustukšo guļošu, ovalo lakunu virsotnēs, kurās abas sienīņas bieži ir kopā sakļāvušās. Šāda šūnu deģenerācija liek domāt, ka kautkur citur vajag atrasties epiteliņa regenerācijas centriem, un tiešām, tāds mēs atrodam vai nu pašos lakunu segas pamatos, vai arī, vēl biežāk, epiteliņa konusus starp (līdzās) atsevišķām lakunām, par ko liecina biežās mitotiskās figūras (zīm. 3., tab. IV). No šiem centriem, tā tad, iziet epiteliņa atjaunošanās. Zem pārmērīgā asiņu spiediena deģenerējošā lakunu sienīņa atjaunojas no pamatiem. Acīmredzot, no šiem regenerācijas centriem iziet epiteliņa atjaunošanās arī tais patoloģiskos gadījumos, kad asinis pārrauj lakunu un nolauž zināmai gļotādiņas daļai visu epiteliālo sienīņu. Patoloģiski asiņu izplūdumi — asiņojumi — no organa sienīņas gļotādiņā, vai pat organa spraugā bij attiecībā uz citiem orgāniem, piem. uterū, jau zināmi. Pie tam tur arī hiperēmija ir ar īpašu funkciju saistīta periodiska parādība. (*Zietzschman, 1923.*)

Mitotiskās figūras bieži novērojamas arī plašās, zemās, ar cilindrisko epiteliņu izklātās, gļotādiņas vietās starp lakunām un konusiem.

Ja salīdzina mitotisko figūru biežumu pie normalas un šādas eksperimentētas pikstes vispār, pie pēdējās viņu noteikti vairāk.

#### *D) Kopsavilkums un teoretiski slēdzieni.*

Ilgstoša dzīvnieku turēšana akvarijos ar ūdeni bez pēdējā šķīdināta

skābekļa izsauc pastiprinātu, maksimālu zarnelpošanu, par ko liecina vidējās zarnelpošanas pauzes lielā saīsināšanās.

1) Maksimālais eksperimenta ilgums —  $4\frac{2}{3}$  mēneša. Pēc šī laika pie dzīvniekiem sāk parādīties noguruma pazīmes un daži no viņiem nobeidzas.

Gala zarnas funkcionālā paguruma un dzīvnieka nāves cēloņi man vēl neskaidri un pie viņu analīzes domāju apstāties kādā no nākamajiem darbiem. Varētu pieļaut sekošas varbūtības. Patoloģiskie asinsizplūdumi no gļotādiņas zarnas spraugā var pieņemt tādu apmērus un tā sabojāt respiratoriskās zarnas sienīņu, ka bojājumi pārsniedz epitēlija reģenerācijas spējas, un caur to tiek traucēta zarnelpošana.

Tomēr jautājumu par to, vai aprakstītās gala zarnas histoloģiskās pārmaiņas uzskatāmas par tiešu eksperimentēto dzīvnieku nāves cēloni, es gribētu atstāt vēl atklātu. Lielu lomu varētu spēlēt arī dažādi traucējumi pašā elpošanas mehānismā, piem., inervācijā, muskuļu tonusā u. t. t. Varētu, beidzot, pieļaut, ka 4,5 mēneša ir maksimālais laiks, kādu pīkste var vispār izdzīvot, lietojot skābekļa asimilācijai tikai zarnelpošanu. Šis maksimālais laiks, apmēram, sakristu ar maksimālu sausuma periodu dabā, un eksperiments būtu tad tikai pastiprinātā veidā atspoguļojis dabiskās attiecības.

2) Pieauguša normāla dzīvnieka gala zarnā, salīdzinot to ar citu zivju gala zarnu, novērojamas zināmas īpatnējības audu elementu sastāvā un sakārtojumā, tā ka zarnas struktūra tieši atbilst funkcijas vajadzībām. Šī funkcijai piemērotā struktūra attīstās dzīvnieka ontogēneses laikā un galīgi izveidojas tikai pēcembriālā periodā, pie vecākiem īpatņiem. Jau normālas organu funkcijas laikmetā augošās pīkstes respiratoriskā zarnā rodas daudz jaunu kapilāru, kuŗi izveido dzīvniekam raksturīgo un zarnelpošanai nepieciešamo biezo *mucosa's* kapilāru tīklu, pavadītu no attiecīga spēcīga „fibrilāra skeleta“. Minētā *mucosa's* kapilāru tīkla un „fibrilārā skeleta“ attīstībā izpaužas zarnelpošanas funkcijas izsauktā tendence pārvietot zarnas asins masu tuvāk respirācijas virsmai, gļotādiņā. Šī tendencē atspoguļojas zivs filogēze.

3) Tā pati tendence, līdz pat galējībai, realizējas pie eksperimentētiem dzīvniekiem, kuŗi piespiesti lietot pastiprinātu zarnelpošanu.

Pēc 2 mēnešu ilgas maksimālas zarnelpošanas novērojams palielināts asiņu pieplūdums (*hyperaemia*) respiratoriskā gala zarnā, bet galvenā asiņu masa vēl arvienu ieņem *submucos'u*, kuŗā radies daudz jaunu sinusu un pārējie stipri izplēsti.

Pēc 4 mēnešus ilgas maksimālas zarnelpošanas galvenā asins masa



pārvietojusies *mucos'a*. Pēdējā radušies tipiski asiņu izplūdumi (*ekstrasvasati*) no kapilariem savienotājaudu sinusveidīgās spraugās, tieši zem epitēlija. Izplūdušo asiņu lokālais spiediens izsaucis dažas histoloģiskas pārmaiņas respiratoriskā epitēlijā. Šīs histoloģiskās pārmaiņas divējāda rakstura. Pirmkārt, attiecīgās vietās novērojama pastiprināta epitēlijšūnu mitotiska vairošanās, kuŗa noved pie zarnas spraugā ieliekušos kompaktu epitēlijšūnu konusu izveidošanās. Otrkārt, asinis ar savu spiedienu tīri mehāniski raksturīgi izliec virs sinusiem viņu epitēliālo segu. Abi procesi papildina viens otru un var norisināties vienā laikā.

Pēc  $4\frac{2}{3}$  ilgās maksimālas zarnelpošanas zarnas histoloģiskās pārmaiņas sasniedz savu galējību. Starp *mucos'u* un epitēliju rodas lielas, no savienotājaukiem brīvas, asinīm pildītas lakunas, kuŗas stipri iedodas zarnas *lumen'a* un pārklātas tikai ar raksturīgi izliektām, lokveidīgām epitēlijšūnu segām. Šādas lakunas kopīgi ar minētiem epitēlija konusiem un izliekumiem ieņem zarnas lielāko daļu. Tā realizējas otra pastiprinātas zarnelpošanas prasība — palielinās epitēlija respiratoriskā virsma. Sakarā ar to visā respiratoriskā zarnā, vispār, salīdzinot to ar normāla dzīvnieka zarnu, novērojama pastiprināta epitēlijšūnu mitotiska vairošanās. Pirmais spējākais asiņu spiediens var pārraut epitēliālo segu, un tad novērojami patoloģiski asiņu izplūdumi zarnā. Nolauztās epitēlija daļas deģenerē. Arī pie epitēlija reģenerācijas liela nozīme pastiprinātai mitozei.

4) Uz mūsu novērojumu pamata var ar lielāku pārliecībā, nekā līdz šim, apgalvot, ka respiratoriskai funkcijai kalpo gala zarna.

5) Pati respiratoriskās gala zarnas funkcionālā struktūra (V. Roux, 1881) ļoti labila un, piemērojoties pastiprinātai funkcijai, spēj pāriet robežas, kuŗas sugai nosprauduši viņas tipiskie dzīves apstākļi.

## THE INFLUENCE OF THE MAXIMAL BOWEL-RESPIRATION ON THE ANATOMY OF THE BOWEL OF *MISGURNUS FOSSILIS*.

An Experimental Proof of the Respirational Functions of the End-Bowel.

(Summary)

by LEO ĀBOLIŅ, Asistent, Cand. rer. nat.

(Latvian University. Institute of Comparative Anatomy and Experimental Zoology,  
Director: Prof. Dr. N. G. Lebedinsky.)

It is a well known fact, that in *Misgurnus fossilis* the power of bowel-respiration is more developed, than in other kinds of *Cobitidinae*, — and this ability is used by them in cases, when there is a want of oxygen in water. —

As to the histological structure of the end-bowel (*opisthogaster*) of the named fish, there are some peculiarities to be observed in the arrangement of the tissues of the slimy-membrane.

My intention was: 1) to show in an experimental way, that our fishes use the bowels for respirative functions,

2) to find all changes in the histological structure of the end-bowel by intensified, constrained and constant bowel-respiration.

My work contains the following chapters:

Preface. The Revue of the Character of Anatomical and Experimental Literature. The Technic of Investigation and the Protocols of the Experiments. The Results of Investigation as to:

- 1) some general observations
- 2) anatomy of the fishes end-bowel
- 3) changes in the histological structure of the end-bowel, caused by experiments.

The experiments were carried on from August 1921 till September 1922. The author had observed 35 fishes. To the *direct* experiments were exposed 13 fishes. They were placed into glass-basins filled with water, which was firstly boiled and then cooled till the habitual room temperature and consequently did not contain any oxygen for the fishes to breathe through gills or through the skin. The fishes were fed every third day with chopped earth-worms; the water in the basin was changed twice or thrice a week and in such a manner as to avoid the absorption of air.

The water in the basin stood 25 cm. high, and there were about 3 litres of water for every fish.

Separate exemplars were held in such artificial circumstances of life for a very different time (1, 2, 4 months). 4 exemplars *were exposed to this experiment for 4 months 20 days*, while in all other cases the experiments could be carried on only for some weeks. After the maximal experimental time (as mentioned above) had been reached, the author had to interrupt the experiments, because the fishes showed signs of tiredness and there were cases of death.

Compared with fishes under control (placed into basins, filled with plants and good fresh water), — the fishes under experiment used the bowel-respiration more frequently, than the first mentioned ones. — While the first mentioned fishes took a pause of about 15 minutes after the bowel-respiration, — the fishes experimented took a pause of only about 7—8 minutes. *The want of oxygen in water had caused an accelerated maximal bowel-respiration.*

The fishes' bowels were prepared and fixed in the liquid of *Zenker*, paraffin cut-series were prepared (every cut 5-10  $\mu$ . thick), dyed with *Haematoxylin Delafield-Eosin*, *Mallory* and other combinations, — after these operations the bowels were compared. From some typical exemplars microphotos were taken and drawings made. By comparing the cut-series it became evident, *that the accelerated bowel-respiration had caused some histological changes directly in the fishes' end-bowels*. In such a manner these experiments proved the respirational functions of the end-bowel.

With regard to a normal fish's end-bowel the following interesting facts are to be stated (drawing 1—4 list I):

In *Misgurnus fossilis* the elastic fibrils in the connective tissues of the slimy-membrane of the bowel are more developed than in other fishes. — The fibrous character of the connective tissues is very clearly to be seen under the *epithelium in mucous*. There the fibrils are especially big and strong. They are grouped according to the relief of the slimy-membrane. Strong threads surround the epithelium in circular direction, forming in every curve of the slimy-membrane something like a conic net (drawing 1, 3 list I.) — The epithelium is wholly supported by the thread net. In the sense of functional (not anatomical) support we have the right to speak about „*fibrous skeleton*“ of respirational slimy-membrane of *Misgurnus*. The destination of this elastic skeleton is to retain the pressure of blood during the time of respiration. In accordance with the pressure of blood the elastic fibrous skeleton is more or less strained. In such a manner the epithelium, which is less elastic, is protected from the direct pressure of blood, it must only repeat the movements of the fibrous skeleton.

If exposed to the direct pressure of blood the epithelium very often bursts (in cases when it is not protected by fibrous skeleton, but covers directly lacunae, filled with blood). In a great measure the fibrous skeleton influences also the respirative surface and respirative gases.

I must underline the great respirational importance of the *mucous* connective tissues, to which fact little attention has been paid till now by other authors.

According to the age of the exemplars experimented, there were observed some differences in the histological structure (drawing 1, 2, list II).

If we compare the younger exemplars with the older ones:

1) *absolutely* (the sum of cross-cut capillary-vessels and sinuses of the respirative slimy-membrane in a specially prepared cut-series),

2) *relatively* (the sum, mentioned above, got from a specially prepared cut-series, — and the indicator of the cross-cuts in the whole bowel),

We must say, that the sums mentioned in both items in the case of older exemplars exceeds those of younger ones. The chief difference in the arrangement of the blood-vessels in younger exemplars consists in the fact, that the chief blood masses are concentrated in the sinuses of *submucous*; the capillary net in the fibrous skeleton under epithelium is developed comparatively poorly. The capillary-vessels, which provide the epithelium with *eritrocits* are very thin, very few in number and always placed in a vertical position. Evidently, in cases of late *onthogenetical* development, even during the normal functions of the organs, the capillary-vessels are multiplying by *dichotomy*. In the result of dichotomous processes, we get a thick capillary net, able to contain large quantities of blood.

Thus, during the onthogenesis of *Misgurnus fossilis* the quantity of the blood-vessels in the bowel, also their topography change considerably, *and consequently a great quantity of blood comes in near contact with the respirative surface.*

*The same tendency was observed with the fishes experimented;—exposed to the constrained bowel-respiration.*

After 2 months of the maximal bowel-respiration, a *considerable congestion of blood (hyperaemia)* in the respirative end-bowel was observed. The chief masses of blood however were concentrated in the *submucous*, enriched with many new sinuses, the old sinuses being considerably widened (drawing 3, 4, list II).

After 4 months of maximal bowel-respiration, we find the chief masses of blood concentrated already in *mucous*. A typical blood *extravasation* from the capillary vessels *between the sinuses of the connective tissues* is to be observed. The local pressure of blood causes now some *histological changes in the respirative-epithelium*. These changes can be of two kinds: 1) an accelerated *mytotic* multiplication of the epithelium cells, — in result the formation of thick concaved *cones of epithelium cells* in the *lumen* of the bowel; 2) *the epithelium* over the sinuses *is bent* out mechanically by the pressure of blood. Each of the both processes completes the other, and may take place in the same time (drawing 1—4, list III).

These processes can be in great measure influenced by the *trophical value of the constrained blood pressure*. After  $4\frac{2}{3}$  months of the maximal bowel respiration the histological changes in the bowel reach their extremity. *Between the mucous and epithelium large lacunae are formed.* They are filled with blood, are not protected by connective tissues, are

covered only with arched epithelium cells, and considerably bent in the *lumen*. The *lacunae* together with the cones, mentioned above, and the curves or arches fill up the greater part of the bowel. In such a manner *the other demand of the constrained bowed respiration, e. g. the widening of the respirative surface, is realised* (drawing 3, 4, list III).

In connection with the above said, if we compare a normal bowel with a respirative bowel, an accelerated, mytotic multiplication of the epithelium-cells is to be observed (drawing 4, list IV).

The epithelium-cover can be torn by the first stronger blood pressure, which fact causes a *pathological blood extravasation in the lumen of bowel*. The torn parts of the epithelium-cover degenerate (drawing 1, 2, list IV).

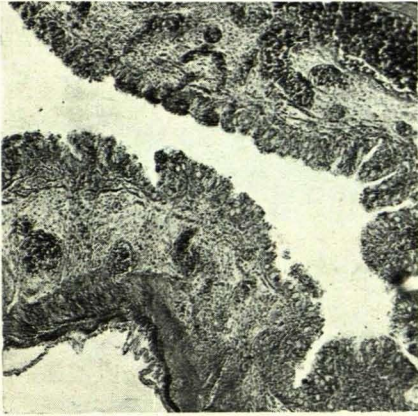
The augmented *mytosae* has also a great importance for the regeneration of the epithelium-cover (drawing 2, 3, list IV).

All these observations show, that *the respirative functional structure of the end-bowel of Misgurnus fossilis is very inconstant*, and adapting itself to the intensified function-may pass over the limits assigned to it by the circumstances of life for each kind.

## LITERATURA.

1808. A. Erman. Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische und über die Mitwirkung des Darmkanals zum Respirationsgeschäfte bei *Cobitis fossilis*. Gilberts Ann. d. Phys., B. 30.
1818. Bischof. Untersuchungen der Luft, welche die Fischart *Cobitis fossilis* von sich gibt. Journ. f. Chem. u. Phys. von Dr. J. S. C. Schweiger, Nürnberg, Bd. XXII.
1853. F. M. Baumert. Die Respiration des Schlammpeitzgers. Breslau.
1853. E. Leydig. Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger. Müllers Archiv f. Anat. u. Phys.
1862. C. J. Ebert. Ueber d. Darmepithel d. *Cobitis fossilis*. Würzburger Naturwiss. Zeit.
1876. L. Edinger. Ueber die Schleimhaut d. Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogense der Drüsen d. Darmrohres. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13.
1878. H. Lorent. Ueber d. Mitteldarm v. *Cobitis fossilis*. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 15.
1881. W. Roux. Der zuchtende Kampf der Teile oder die „Teilauslese“ im Organismus, zugleich eine Theorie der funktionellen Anpassung. Gesamm. Abhandlungen über Entwicklungsmechan., Bd. 1.
1889. J. Paneth. Ueber das Epithel d. Mitteldarmes von *Cobitis fossilis*. Zentralbl. f. Phys., Bd. 2, Litt. 1888., S. 485.
- J. Paneth. Nachträgliche Bemerkung. Ibid., S. 631.
1896. A. Oppel. Lehrbuch d. vergleichenden mikroskopischen Anatomie d. Wirbeltiere, 1 Teil, der Magen, Jena.
1889. René du Bois-Reymond. Gestreifte Magenmuskulatur bei *Cobitis*. Dissertat., Berlin.
1898. Ch. Jacobs. Ueber die Schwimmblase d. Fische. Inaug. Diss., Tübingen.
1898. Leo Loeb. Ueber Regeneration d. Epithels. Arch. f. Entwicklmech., Bd. 6.

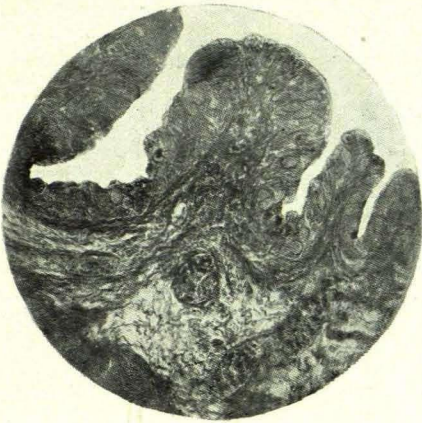
*Tabula I.*



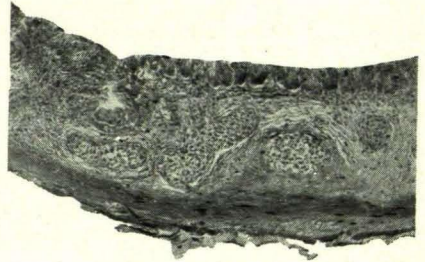
*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*

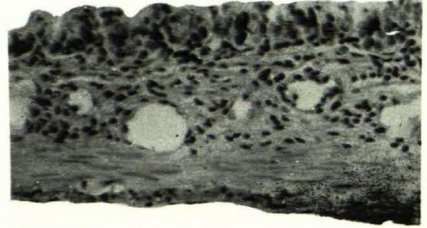


*Fig. 4.*

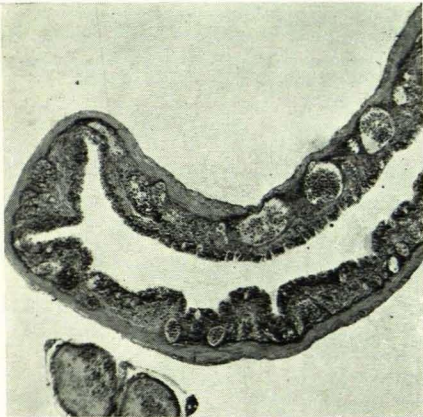
*Tabula II.*



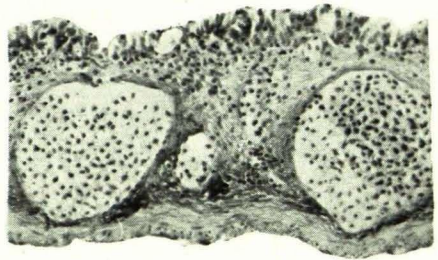
*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*



*Fig. 4.*

1899. *E. Kronmayer*. Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwmech., Bd. 8.
1902. *J. Sobotta*. Ueber die Entwicklung d. Blutes, d. Herzens u. d. grossen Gefässstämme der Salmoniden, Anat. Hefte, 19 Bd., H. 3.
1906. *O. Sundvik*. Bindegewebe d. Fischdarmes (Oppel's Stratum compactum). Anat. Anz., Bd. 30.
1907. *H. Eggeling*. Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jen. Z. f. Natw., Bd. 43, H. 2.
1907. *D. Calugareanu*. Die Darmatmung v. *Cobitis* f. 1 Mittel., Ueber d. Bau des Mitteldarmes. Pflügers Archiv. Bd. 118.
1907. *D. Calugareanu*. Zweite Mitteilung. Ueber Gaswechsel. Ebenda, Bd. 120.
1907. *E. Babak u. B. Dedek*. Vergleich. Untersuchungen über die Darmatmung d. Cobitiden und Betrachtungen über die Phylogense derselben. Biol. Ctrbl., Bd. 27
1907. *E. Babak u. B. Dedek*. Untersuch. über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Arch. f. die ges. Phys., Bd. 119.
1907. *H. Lupu*. Sur le *Cobitis fossilis*. Annal. Scientif. de l'Univ. de Jassy, T. 4., Fasc. 3/4.
1909. *H. Reuss*. Die Wirkung d. Kohlensäure auf Fische.
1911. *Ed. Jacobshagen*. Untersuchungen über d. Darm d. Fische und Dipnoer. Teil 1: Beitrag zur Charakteristik d. Vorder-, Mittel- und Enddarmes. Jen. Z. f. Natw., Bd. 47, H. 4.
1913. *Ed. Jacobshagen*. Teil 2. Materialien zur Vergl. Anat. des Darmkanals der Teleostomen. Jen. Z. f. Natw., Bd. 49, H. 3/4.
1914. *H. Lupu*. Recherches histo-physiologiques sur l'intestin du *Cobitis fossilis*. Annal. Scientif. d. l'Univ. Jassy, T. 8.
1917. *Jos. Altzinger*. Ueber die quergestreifte Darmmuskulatur d. Fische. Anat. Anz., Bd. 50, № 17.
1921. *E. Babak*. Mechanik und Inervation d. Atmung, in *Winterstein's Handbuch d. Vergleich. Physiologie* Bd. 1, H. 2. Jena.
1923. *V. Melders*. *Rana escul.* barbas kanaļa izliekums. Latv. Univers. raksti, VI.
1923. *Otto Zietschmann*. Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte d. Haustiere, 1 Abt. Berlin, Verl. R. Schootz.

## TABULU PASKAIDROJUMS.

### 1. tabula.

*Fig. 1.* Normalas gala zarnas šķērsriezums. Vēdekļainie gļotādiņas izliekumi. Asins sinusi *submucosā* un kapilāru tīkls *mucosā*. Spēcīgās elastiskās šķiedras kapilāru tīkla rajonā. Eritrociti epiteliā.

Mikrofotografija. Periplan. 10× obj. 3. Krāsots pēc *Mallory*.

*Fig. 2.* Normalas gala zarnas šķērsriezums. Lielāks gļotādiņas ieliekums zarnas spraugā. Liels kapilāru skaits, iespiedamies epiteliā, izsauc pēdēja nekārtīgu šūnu grupējumu. Kapilārus šķīļ no zarnas spraugas plakaniski orientētas epitelijsūnas.

Mikrofotografija. Periplan. 20× obj. 3. Krāsots ar hematoksilīnu un eosīnu.

*Fig. 3.* Normalas gala zarnas šķērsriezums. Daži vēdekļveidīgie gļotādiņas izliekumi. Redzams „fibrilārais skelets“, kuņš piekļaujas epiteliā virsmas reljefam.

*Fig. 1.* palielināta veidā. Mikrofotografija. Peripl. 20× obj. 3.

*Fig. 4.* Normalas gala zarnas šķērsriezums. Pakavveidīgais epitelijsūnu grupējums. Mikrofotografija. Peripl. 8× obj. 3. Krāsots pēc *Mallory*.

### 2. tabula.

*Fig. 1.* Normāla jauna indivīda gala zarnas šķērsriezums.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots pēc *Mallory*.

*Fig. 2.* Normāla jauna indivīda gala zarnas šķērsriezums.



Mikrofotografija. Periplan. 20× obj. 3. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.  
 Fig. 3. Otrā tipa eksperimentēta dzīvnieka gala zarnas šķērs griezumus. Liels asiņu pieplūdums *submucos'ā*

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.  
 Fig. 4. Tas pats preparāts. Mikrofotografija. Periplan. 20× obj. 3.

### 3. tabula.

Fig. 1. Trešā tipa eksperimentēta dzīvnieka gala zarnas šķērs griezumus. *Vena subintestinalis*. Kapilāru dichotomiska dalīšanās *mucos'ā*. Turpat, tieši zem epitēlija, savienotājaudos, longitudināli ovalu sinusu šķērs griezumi.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

Fig. 2. Trešā tipa gala zarnas šķērs griezumus. Kapilāru tīkls *mucos'ā*. Epitēlija vēdekļveidīgās struktūras. Asiņu izplūdums *mucos'ā*, zem epitēlija, „fibrilārā skeletā“. Asiņu spiedienu izliecis epitēliālo šūnu segu.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots pēc Mallory.

Fig. 3. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Epitēliālie konusi un lakunas. Ārkārtīgi spēcīgi kapilāri *mucos'ā*.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

Fig. 4. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Lakunas dažādās izveidošanas stadijās. Starp viņām šūnu pastiprinātas mitotiskas vairošanās centri.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3.

### 4. tabula.

Fig. 1. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Epitēliālie konusi. Tukša guļoša lakuna.

Mikrofotografija. Periplan. 8× obj. 3. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

Fig. 2. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Augšpusē daļa sakļavušās guļošās lakunas virsotnes ar deģenerējošām šūnām. Zemāk — pārtrūkusi lakunas epitēliālā sega. Abās pusēs liels skaits dažādu mitotisko stadiju.

Mikrofotografija. Periplan. 10× obj. 6. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

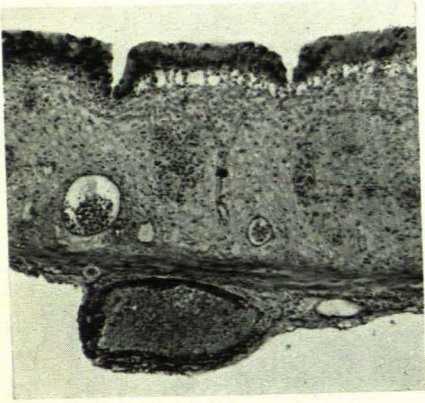
Fig. 3. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Lodveidīgas epitēlijšūnu grupas *mucos'ā*. Liels skaits mitotisko figuru epitēlijā starp lakunām.

Mikrofotografija. Periplan. 10× obj. 6. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

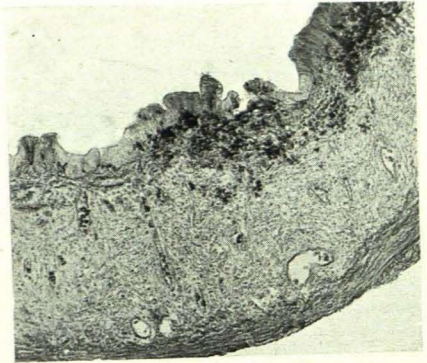
Fig. 4. Ceturta tipa gala zarnas šķērs griezumus. Liela sinusveidīga sprauga *mucos'ā*. Dažādas mitotiskas figuras epitēlijā, gļotādiņas zemākās vietās.

Mikrofotografija. Periplan. 10× obj. 6. Krāsots ar hamatoksilīnu un eosīnu.

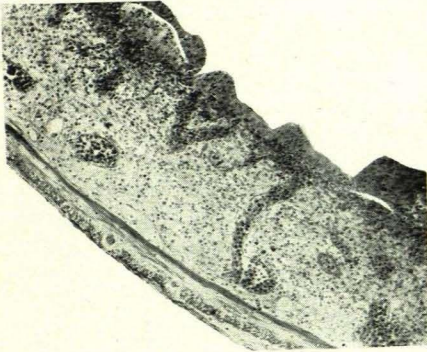
*Tabula III.*



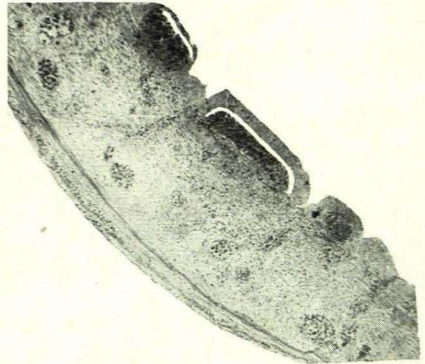
*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*

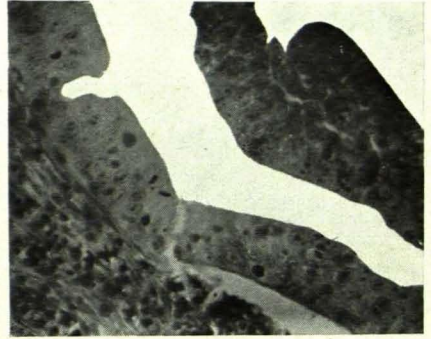


*Fig. 4.*

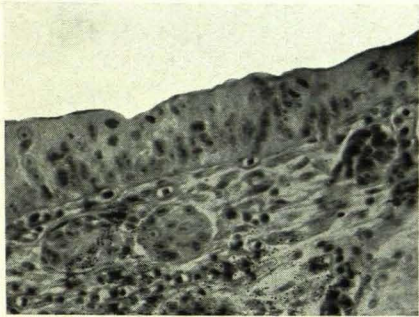
*Tabula IV.*



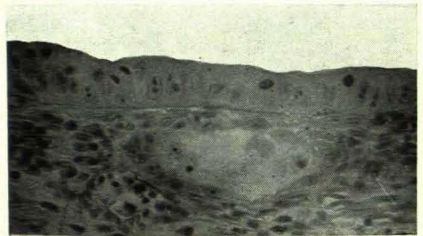
*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*



*Fig. 4.*

