

Die Energetik der Organismen.

Von Egon Eichwald.

Allgemeine Bemerkungen¹⁾.

Beim Studium der Energetik der Organismen lassen sich zwei Richtungen unterscheiden, in denen sich die Forschung bewegt: Die eine Richtung bezweifelt nicht, dass der Hauptsatz der Thermodynamik, der Satz von der Konstanz der Energie, für die gesamte anorganische Welt gilt, aber sie hält es für notwendig, durch sorgfältige Experimente seine Geltung auch für die organische Welt zu beweisen. Klassisch sind hier die Versuche Rubner's und Atwater's. Dieser Richtung entgegen steht eine andere, die den Satz von der Konstanz der Energie als ein Naturgesetz a priori im Sinne Kant's ansieht. Auch für diese Forscher sind die Versuche Rubner's und Atwater's keineswegs überflüssig, aber sie beweisen für sie lediglich, dass der erste Satz der Thermodynamik empirisch auf die Organismen anwendbar ist. Auch ohne diese Bestätigung wäre der Satz gültig. Wohl aber ist durch die Bestätigung erwiesen, dass in der Tat in den zur Untersuchung gebrachten Energieformen ein vollkommener gegenseitiger Austausch sich vollzogen hat, mit anderen Worten keine Energie in irgendeine unbekannte, dem organischen Leben eigentümliche Form eingegangen oder daraus hervorgegangen ist. Es ist also durch das Experiment zwar nicht die Geltung (dessen bedarf es nicht), wohl aber die Anwendbarkeit des ersten Wärmesatzes auf die Organismen erhärtet worden.

Es musste bald Aufgabe der Forschung werden, tiefer in die Einzelheiten des Energieaustausches innerhalb der Organismen einzudringen. Um solche Aufschlüsse zu gewinnen, bedurfte es vor allem einer gewissen Abgeschlossenheit der Organismen gegen die äußere Welt, gegen den dahinfließenden Energiestrom. Physikalisch gesprochen galt es, den Organismus als geschlossenes System aufzufassen oder wenigstens in ein leicht zu kontrollierendes System einzuordnen. Ohne weiteres ist klar, dass diese Bedingung für den höheren pflanzlichen Organismus kaum realisierbar ist. Außer der chemischen Energie, die der Pflanze durch die Wurzeln zugeführt wird und die bei der Assimilation und Dissimilation von Bedeutung ist, spielen eine wichtige, aber zahlenmäßig schwer erfassbare Rolle die strahlende Energie des Sonnenlichtes, die osmotische Energie, die beim Säftetransport mitwirkt, ferner Oberflächenenergie bei der Wirkung der Kapillarkräfte sowie bei der Neubildung von Ober-

1) Man vergleiche hierzu: Pfeffer: Energetik der Pflanze. Nr. III des XVIII. Bandes der Abhandlungen d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. der Wissenschaften. Ferner C. Oppenheimer: Die Fermente. Bd. II, S. 944–945.

flächen infolge der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten, schließlich auch thermische und mechanische Energien.

Nur dann, wenn alle diese schwer überschaubaren Energieformen ausgeschaltet sind, kann eine experimentelle Untersuchung Aussicht auf Erfolg bieten. Wir wollen sehen, wann dies der Fall ist.

Im großen und ganzen kann man sagen, dass dies dann der Fall ist, wenn Einnahme und Ausgabe die Formen der leicht messbaren chemischen und thermischen Energie haben. Auch mechanische Bewegungsenergie darf hinzukommen, da diese ohne Schwierigkeit in messbare Bahnen zu lenken ist. Es werden sich natürlich innerhalb des Organismus genau so wie sonst alle möglichen Energieumwandlungen vollziehen, Verschiebungen der Oberflächenenergie durch Ausscheidungen von Kristallen und Kolloiden, Änderungen der osmotischen Energie etc. etc., aber falls wir nur dafür sorgen, dass der Energieaustausch der Organismen mit der Außenwelt sich auf die kontrollierbaren Formen der chemischen und thermischen Energie beschränkt, allenfalls auch der gerichteten Bewegungsenergie, wird ein gewisser vorläufiger Einblick in das Energiegetriebe möglich sein. Man muss sich freilich darüber klar sein, dass feinere Einzelheiten des Energiewechsels auf diese Art kaum zu gewinnen sind.

Wann sind nun die geschilderten Bedingungen verwirklicht?

Offenbar in besonders einfacher Weise bei der summarischen Betrachtung zahlreicher, in ihre Nährsubstanz eingebetteter Organismen. Hierbei ist es ganz gleichgültig, was in den Organismen selbst vor sich geht. Es genügt, die Veränderung der Gesamtmasse, Organismen plus Nährsubstrat, energetisch zu verfolgen, eine Aufgabe, die, wie wir sehen werden, bei Einzellern sowie niederen Metabionten, vor allem Würmern durchführbar ist.

Aber auch beim Individuum ist der Energiestoffwechsel zu verfolgen. Während die Pflanze, wie wir sahen, in einem ständigen Austausch der verschiedensten Energieformen mit der Umgebung lebt, beschränkt sich der Energieaustausch beim höheren Tier im Zustand der Ruhe fast ausschließlich auf chemische und thermische Energie. Auch hier sind also die Bedingungen zum Experiment günstig, und in der Tat ist die Mehrzahl der energetisch wichtigen Fragen durch Stoffwechselversuche am höheren Tier gewonnen worden.

So interessant nun auch die so erhaltenen Ergebnisse sind, wertvollere Aufschlüsse muss man sich von der Anwendung des zweiten Wärmesatzes versprechen. Die wenigen bisher gemachten Folgerungen bieten dafür einen hinreichenden Beleg.

Der zweite Wärmesatz hat bekanntlich eine Reihe verschiedener Formulierungen gefunden. Allgemein bestimmt er, welcher Teil einer bestimmten Wärmemenge sich beim Sinken von der Tem-

peratur T_1 auf T_2 in Arbeit umwandeln lässt. Ist A die maximale Arbeit, U die Abnahme der Gesamtenergie des Systems und T die absolute Temperatur, so ist

$$A - U = T \frac{dA}{dT}.$$

Durch diese Gleichung ist eine Beziehung hergestellt zwischen den dynamischen Faktoren eines Naturvorganges, repräsentiert durch die maximale Arbeit A , und den thermischen Faktoren U und T . Es lässt sich also durch Auflösung der Differentialgleichung die Änderung des dynamischen Vorganges mit der absoluten Temperatur feststellen.

Für chemische Reaktionen steht nach van t'Hoff die maximale Arbeit in engem Zusammenhang mit der Gleichgewichtskonstante K des Massenwirkungsgesetzes. van t'Hoff hat daraus folgende Gleichung abgeleitet, deren Entwicklung in jedem Lehrbuch der physikalischen Chemie zu finden ist:

$$a) \frac{d \ln K}{dT} = - \frac{q}{RT^2}.$$

Hier bedeutet K die Gleichgewichtskonstante, T die absolute Temperatur, q die Wärmetönung der Reaktion und R die Gas-konstante.

In der physikalischen Chemie dient diese Gleichung hauptsächlich dazu, um unbekannte Wärmetönungen aus dem Reaktionsverlauf bei verschiedenen Temperaturen zu bestimmen. Es würde zu weit führen, auf dies alles einzugehen. In biologischer Hinsicht ist die Umkehrung des obigen Gesichtspunktes von Bedeutung, nämlich die Änderung des Gleichgewichtszustandes einer Reaktion mit der Temperatur, wenn die Wärmetönung der Reaktion bekannt ist. Es lässt sich nämlich aus Gleichung a) ableiten

$$\ln \frac{K_2}{K_1} = \frac{q}{R} \cdot \frac{T_1 - T_2}{T_1 \cdot T_2}.$$

K_1 ist die Gleichgewichtskonstante bei T_1 , K_2 bei T_2 . q ist die Reaktionswärme.

Ist nun K_1 , T_1 und q bekannt, so kann man, da R eine Konstante ist, K_2 berechnen. Man findet, dass die Änderung der Gleichgewichtskonstante mit der Temperatur um so größer ist, je größer die Reaktionswärme ist, ein Ergebnis, das biologisch von höchstem Interesse ist.

Augenscheinlich muss nämlich die Abhängigkeit des Gleichgewichtszustandes einer Reaktion von der Temperatur sehr gering sein, wenn die Wärmetönung gering ist. Dies ist nun bei der Mehrzahl der hydrolytischen Spaltungen und also auch bei der Mehrzahl der Fermentreaktionen der Fall. Für die Organismen wird dadurch zweierlei erreicht: Einmal sind zahlreiche fermentative Vorgänge, z. B. alle Verdauungsprozesse Vorbereitungen, um aus körperfremdem Nährmaterial die

Bausteine zu körpereigenen Stoffen darzustellen. Aus Eiweiß werden so durch hydrolytische Spaltung die Amidosäuren, aus Fetten Glycerin und Fettsäuren gewonnen. Hierbei ist es nun für den Organismus von Bedeutung, bei diesen Vorbereitungen möglichst wenig der zugeführten Energie zu verlieren, möglichst wenig Energie „abzubauen“. Wie erwähnt, ist dies in der Tat der Fall. Fast alle hydrolytischen Prozesse, die sich in der Zelle abspielen, verlaufen mit sehr geringer Wärmetönung. Daraus folgt auf Grund des zweiten Wärmesatzes, dass der Gleichgewichtszustand dieser Hydrolysen sich sehr wenig mit der Temperatur verschiebt.

Die biologische Bedeutung dieser Tatsache erhellt aus folgendem: Setzen wir einmal den Fall, eine der umkehrbaren hydrolytischen Spaltungen verlief mit starker Wärmetönung, z. B. die Spaltung von Eiweiß. Dann würde sich mit einer Änderung der Temperatur das schließliche Gleichgewicht stark verschieben. Nun aber ist jede Zelle sehr genau an ihr „Milieu“ angepasst. Durch die Änderung von K jedoch wären vor allem die Zellen der nicht warmblütigen Organismen gezwungen, sich ständig in ihren Lebensfunktionen an ein anderes „Milieu“ zu gewöhnen, starke Hemmungen würden wahrscheinlich eintreten und die Gleichmäßigkeit des Lebensprozesses gewiss erheblichen Schwankungen unterworfen sein. Natürlich kann kein Zweifel sein, dass sich die Organismen auch an solche Reaktionsvorgänge angepasst hätten; sicher ist jedoch, dass die Reaktionen, deren Gleichgewicht wenig abhängig ist von der Temperatur, den Zellen leichtere Aufgaben stellen und deshalb wohl auch „ausgelesene Reaktionen“ sind.

Betrachten wir noch kurz einige Zahlen²⁾. Nach den Grundsätzen der Thermochemie kann man die Wärmetönung einer Fermentreaktion bestimmen, indem man die Verbrennungswärme der ursprünglichen Substanz bestimmt und davon die Verbrennungswärmen der schließlich gebildeten Substanzen abzieht. Die Differenz entspricht der gesuchten Wärmetönung der Reaktion. Für die Rohrzuckerinversion in Dextrose und Lävulose findet man so folgende Werte:

Verbrennungswärme von Rohrzucker . . .	1352,7 cal.
Schmelzwärme von Wasser	1,4 „
Summe:	1354,1 cal.
Verbrennungswärme von Dextrose . . .	673,7 cal.
Verbrennungswärme von Lävulose . . .	675,9 „
Summe:	1349,6 cal.
Differenz:	1354,1 cal.
—	1349,6 „
	4,5 cal.

2) C. Oppenheimer: Die Fermente. Bd. II, S. 944–945.

Da bei der Reaktion 1 Molekül Wasser aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, so muss die dabei frei werdende Schmelzwärme zu der Verbrennungswärme des Rohrzuckers hinzugezählt werden. Die frei werdende Wärmemenge ist sehr gering, und das Gleichgewicht der Reaktion demzufolge nur wenig von der Temperatur abhängig.

Das Gleiche gilt auch für die Spaltung des Äthylbutyrats durch Lipase:

Verbrennungswärme von Äthylbutyrat	851,3 cal.
Verbrennungswärme von Äthylalkohol	325,7 „
Verbrennungswärme von Buttersäure	524,4 „
<hr/>	
Verbrennungswärme von Äthylalkohol und Buttersäure:	850,1 cal.
	Differenz: 851,3 cal.
	— 850,1 „
	<hr/>
	1,2 cal.
Verbrennungswärme von Leucylglycylglycin ³⁾	1334,5 cal.
2mal Schmelzwärme von Wasser	2,8 „
<hr/>	
	Summe: 1337,3 cal.
Verbrennungswärme von Leucin	858,1 cal.
2mal Verbrennungswärme von Glycocoll	467,0 „
<hr/>	
	Summe: 1325,1 cal.
	Die Differenz beträgt also: 12,2 „

Hier ist die Wärmetönung schon etwas größer. Ganz erhebliche Differenzen ergeben sich jedoch bei den eigentlichen Gärungsreaktionen, bei der alkoholischen und vor allem bei der Essigsäuregärung. Es berechnen sich nachstehende Wärmetönungen:

Essigsäuregärung:	
Verbrennungswärme von Alkohol	325,7 cal.
Verbrennungswärme von Essigsäure	209,4 „
	<hr/>
	Differenz: 116,3 cal.
Alkoholische Gärung:	
Verbrennungswärme von Dextrose	675,7 cal.
2mal Verbrennungswärme von Alkohol	651,4 „
	<hr/>
	Differenz: 24,3 cal.

Da die Wärmetönung bei Fermentreaktionen von großem biologischem Interesse ist, so sind die betreffenden Reaktionen teilweise auch durch das direkte Experiment bestimmt worden. Besonders bei den Eiweißkörpern war dies von Wichtigkeit, da gerade hier eine exakte Formulierung, wie sie für die kalorimetrische Berechnung nötig ist, Schwierigkeiten begegnet. Man vermag zwar den Verbrennungswert des Eiweißes selbst genau anzugeben, nicht jedoch den seiner Spaltungsprodukte, die man ihrer Quantität nach bis heute noch nicht genau kennt. Um nun aber trotzdem bei den

3) E. Fischer und Wrede. Berl. Akad. 1904, S. 687.

Eiweißkörpern die Wärmetönung ihrer fermentativen Zersetzung zu kennen, verfährt man nach Tangl in der Weise, dass man die Verbrennungswärme des Verdauungsgemisches vor und nach der Verdauung ermittelt. Die experimentell gefundene Differenz entspricht in erster Annäherung der Wärmetönung der studierten Fermentreaktion. Tangl weist allerdings darauf hin, dass durch dieses Verfahren kein exaktes Bild über die stattfindenden energetischen Prozesse zu gewinnen ist, hauptsächlich weil von außen Wärme aufgenommen und zur Erzeugung von nicht chemischer Energie, wie Oberflächen- und osmotischer Energie verwendet werden kann. Damit berührt Tangl einen wunden Punkt aller energetischen Studien an lebender Substanz, auf den schon Pfeffer in seiner Arbeit über die Energetik der Pflanze aufmerksam machte. Vorläufig vermag man diesen Energieformen keine Rechnung zu tragen.

Soviel geht jedoch aus den Versuchen der Tangl'schen Schule hervor, dass ebenso wie bei den Polypeptiden, so auch bei den natürlichen Eiweißkörpern die hydrolytische Spaltung mit geringer Wärmetönung verläuft. Bei der Pepsinverdauung von Ovalbumin fand Lengyel folgende Zahlen.

Nummer des Versuchs	Zusammensetzung des Gemisches	Dauer der Verdauung	Energiegehalt pro 1 g	
			vor der Verdauung	nach
1.	0,6809 g Ovalbumin 0,0140 g Pepsin 0,0675 g Oxalsäure	0	3746 cal.	--
2.	" "	2 Tage	3739 "	3756 cal.
3.	" "	6 "	" "	3737 "
4.	" "	8 "	" "	3730 "
5.	" "	10 "	" "	3726 "

Eine nennenswerte Änderung des Energiegehaltes des Verdauungsgemisches ist also nicht konstaterbar. Zu dem gleichen Ergebnis führt die von Hári bei der tryptischen Verdauung durchgeführte Untersuchung. Auch hier ist die hydrolytische Spaltung des Eiweißes ein Vorgang, der ohne oder mit sehr geringer Wärmetönung verläuft.

Die Energetik des Lebens.

Nachdem wir uns so die Grundgesetze der Thermodynamik in ihrer Anwendung auf die Organismen verständlich gemacht haben, wollen wir dazu übergehen, experimentell gewonnene Einzelheiten des Energieumsatzes in der Zelle zu studieren.

Erst in neuerer Zeit sind hierüber Arbeiten von Rubner und von Tangl veröffentlicht worden. Vorher hatte man die Stoffwechselprobleme nur bei höher organisierten lebenden Wesen unter-

sucht. Die Einzeller zum Gegenstand der Forschung zu machen, war wegen der Unzulänglichkeit der Methoden nicht möglich, bis Rubner hierfür die nötigen Vorarbeiten geleistet hat.

Energieumsatz bei Mikroorganismen.

Zwei Methoden sind es, die Rubner verwendet hat. Die erste besteht darin, dass er einen einfachen Nährboden vor und nach der Kultur der betreffenden Bakterienart auf seinen Verbrennungswert untersucht. Die Differenz ergibt dann den Umsatz an Energie, den die Bakterien zu ihrem Lebensprozess benötigt haben. Nach der zweiten Methode wird die Bakterienkultur in ein besonders konstruiertes Kalorimeter gebracht und aus der Temperatur der Kulturflüssigkeit und dem bekannten Wasserwert des Kalorimeters der Verlust an Wärme berechnet, der beim Wachstum der Bakterien eingetreten ist.

Nach beiden Methoden ist es möglich, einen Einblick in die umgesetzte Energie der Mikroorganismen zu gewinnen. Um jedoch zu klaren Vorstellungen zu gelangen, muss man noch das Wachstum der Mikroorganismen kennen, eine sogenannte Erntebestimmung ausführen. Erst dadurch können wir die umgesetzte Gesamtenergie bestimmen, da ja in den Leibern der Mikroorganismen ein beträchtliches Quantum von Energie aufgespeichert ist. Solche Erntebestimmungen führte Rubner mit befriedigender Genauigkeit aus, indem er die Kulturflüssigkeit mit Eisenacetatlösung fällte und filtrierte. Es bleiben dann alle Bakterien im Niederschlag und man erhält für ihre Anzahl einen guten Vergleichswert durch Bestimmung des Stickstoffgehaltes des Niederschlages oder auch durch die Bestimmung seines Kalorienwertes. Beide Größen gehen ziemlich parallel.

Auf diese Weise hat Rubner zum ersten Male das Verhältnis von Ansatz zu gesamtem Umsatz des Energiestoffwechsels bestimmt. In allen untersuchten Fällen hat sich ergeben, dass der Kraftwechsel d. h. der gesamte Umsatz weniger dem Ansatz ein vielfaches des Ansatzes beträgt. So waren in einem Versuch⁴⁾ ursprünglich 19,44 g Nähragar von 3,522 cal. Verbrennungswärme vorhanden. Nachher waren vorhanden 14,12 g Agar von 3,27 cal. und 1,25 g Bakterienmasse von 4,04 cal.

Ursprünglich enthält die Kultur also

$$\begin{array}{r} 19,44 \times 3,522 = 68,51 \text{ cal.} \\ \text{Nachher} \quad 14,12 \times 3,27 = 46,17 \text{ „} \\ \text{Gesamtenergiewechsel} = 17,2 \text{ cal.} \end{array}$$

$$\text{Kaloriengehalt der Bakterien} \quad 1,25 \times 4,04 = 5,05 \text{ cal.}$$

$$\text{Kraftwechsel: } 12,2 \text{ cal.}$$

4) Rubner. Archiv für Hygiene 48. 281. 57. 161–192 (1906).

Es hat demnach der Kraftwechsel ca. das 2,4-fache des Ansatzstoffwechsels betragen.

Aus den Rubner'schen Versuchen lässt sich auch leicht der Umsatz für 1 g Stickstoff innerhalb 24 Stunden berechnen. Die folgende Tabelle gibt die Umsatzwerte für eine Anzahl von Bakterienarten:

	Umsatz pro 1 g Stickstoff und 1 Tag in cal.
Diphtherie	60,6
Typhus	42,8
Cholera	42,7
Bact. coli	18,1
Thermophilus	34,5
Proteus	19,4
Pyocyaneus	15,6.

Weitere Versuche ergaben, daß bei den pathogenen Arten wie Typhus- und Cholera-Bakterien das Verhältnis von Ansatz zu Gesamtumsatz besonders niedrig ist.

Art	Temperatur	Tage	Stickstoff-Ernte	Kalorien-Ernte	Energiegehalt		Umsatz	Umsatz und Ansatz	Der Ansatz beträgt vom ganzen Umsatz in %
					vorher	nachher			
Bact. coli	36,5	7	0,069	2,42	79,30	73,86	5,44	7,86	30,8
Thermophilus	56	8	0,079	4,68	87,31	73,84	13,47	18,15	24,9
Staphyl. anr.	37	—	—	—	74,74	61,76	12,98	—	—
Pyocyaneus	36,5	10	0,190	6,84	81,17	62,72	18,45	24,70	27,7
Diphtherie	37	9	0,035	1,63	74,74	62,89	11,85	13,48	12,1
Typhus	37	9	0,042	1,30	74,74	64,86	9,88	11,18	11,6
Cholera	37	9	0,061	3,35	74,74	58,12	16,62	19,69	17,0

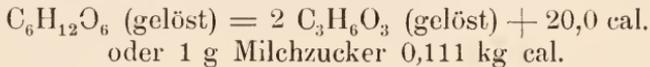
Besonders interessant sind die Energieverhältnisse im Leben der Einzeller bei wechselnder Temperatur. Mit der Temperatur steigt der Gesamtumsatz. Dass aber außer der Temperatur auch noch andere Faktoren eine Rolle spielen, ergibt sich daraus, dass selbst thermophile Bakterien einen der Größenordnung nach gleichen Stoffwechselumsatz haben wie die gewöhnlichen Arten. Auch das Verhältnis von Ansatz zu Umsatz bleibt nahezu das gleiche. Der Ansatz macht bei einer Versuchsreihe mit Proteus bei 36° 21,3% des Gesamtenergieumsatzes, bei 14,5° 22,6% aus, ist also der gleiche geblieben, da solche Schwankungen innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Rubner erklärt dies so, dass er das Wachstum der Zelle von dem Umsatzstoffwechsel unterscheidet. Zum Wachstum sind vornehmlich Eiweißstoffe notwendig, der Umsatz kann auch durch Fette und Kohlehydrate unterhalten werden. Beide Arten des Stoffwechsels werden aber durch die Temperatur in gleichem Maße

beschleunigt, so dass eine Verschiebung ihres gegenseitigen Verhältnisses mit der Temperatur nicht eintritt.

Die kalorimetrische Methode.

Wenn man Einzelheiten im Lebensverlauf der Einzeller studieren will, so bedient man sich statt der bisher benutzten summarischen Methode besser der oben erwähnten zweiten Methode, der kalorimetrischen. Diese besteht in der genauen Verfolgung des Temperaturverlaufs der Kulturflüssigkeit im Kalorimeter. Daraus lassen sich dann die Energieverluste berechnen, und man gewinnt einen Einblick in die aufeinander folgenden Stadien, die sich bei dem Wachstum einer bestimmten Bakterienart abspielen.

Besonders für die Milchsäuregärung hat Rubner dies genauer verfolgt⁵⁾. Sie besteht bekanntlich in der Zersetzung von Milchsucker in Milchsäure nach folgender thermochemischen Gleichung:



Bei der Einsaat von Milchsäurebazillen in sterile Milchsuckerlösung ergab sich eine Kurve des Energieverbrauchs, die ein ausgeprägtes Maximum zeigte.

Dies beweist, dass nach einem kurzen Latenzstadium eine sehr lebhaftete Umsetzung anhebt, die sich schnell wieder verliert. Wenn man dagegen die nicht sterilisierte Milch der Milchsäuregärung überlässt, so ergibt sich ein von dem obigen, der Reinkultur angehöriges Bild vollkommen abweichendes. Die Kurve steigt dann ziemlich schnell zu einem Maximum an, sinkt aber dann nur sehr allmählich wieder hinab.

Auch hier ein kurzes Latenzstadium; dann beginnt plötzlich die Wärmeentwicklung und hält sich mehrere Tage auf beträchtlicher Höhe. Im Gegensatz zu dem ersten Bild, das der typischen Reinkultur entspricht, ist dies zweite der Energieverlauf einer Mischinfektion. Nach Ablauf der ersten Reaktion, hier der Milchsäuregärung, treten metabiotische Prozesse auf, die von anderen Mikroorganismen herrühren. Im Falle der Milchsäuregärung hat Rubner das spätere Mitwirken von Hefearten nachgewiesen.

Wir sehen aus dem bisher Dargelegten, dass wir aus der Gestalt der Energieumsatzkurve mancherlei Schlüsse auf die den Reaktionsverlauf hervorrufenden Mikroorganismen tun können. Aber auch über die umgesetzten Stoffe vermag uns die Kurve Aufschluss zu geben. Wir sehen, dass 1 g Milchsucker 0,111 kg cal. ergibt. Nun bildeten sich bei einem Versuch aus 250 g Milch ca. 1,3 g Milchsäure, entsprechend 0,144 cal. Die Messung ergab

5) Rubner. Archiv für Hygiene 57. 266.

0,322 cal., d. h. über das Doppelte mehr als dem umgesetzten Milchzucker entsprach. Es folgt also, dass bei der Milchsäuregärung noch andere Energiequellen als der Milchzucker vorhanden sein müssen. Als solche nimmt Rubner Zersetzungen von Eiweiß oder Fett an. Auch entsteht Wärme durch die Einwirkung der gebildeten Milchsäure auf die in der Milch vorhandenen Phosphate. Prinzipiell wichtig ist hierbei, dass wir aus der Umsatzkurve der Gärung Folgerungen ziehen können auf die Einzelheiten der bei der Gärung stattfindenden chemischen Prozesse.

Die Arbeiten Tangl's über die Energetik der Ontogenese⁶⁾.

Die neuere Entwicklung der biologischen Energielchre geht immer mehr darauf hinaus, einzelne Phasen aus dem Lebensprozess herauszulösen und energetisch zu verfolgen. Tangl und seine Mitarbeiter haben da vor allem die tierische Ontogenese studiert, indem sie durch Bestimmung des Kaloriengehaltes den jeweiligen Stand der Entwicklung einer Eiart festlegten. Ihre Versuche am Hühnerei ergaben, dass der Ansatz d. h. der Energiegehalt des reifen Embryos ca. 38 cal. betragen hat, während zur Verrichtung der Entwicklungsarbeit nur 23 cal. verbraucht wurden. Da das Hühnerei ebenso wie die früher untersuchten Mikroorganismen einzellig ist, so ergibt sich hier ein völlig abweichendes Bild des Energieumsatzes einer Zelle. Bei den Bakterien verhielt sich der Ansatz: Gesamtumsatz etwa wie 1 : 4, beim Hühnerei dagegen wie 38 : 61. Wir sehen also, dass je nach seinen Funktionen das Protoplasma einen ganz verschiedenen Typus des Energiestoffwechsels anzunehmen vermag und sich an die von ihm verlangten Leistungen anpasst. In der Ontogenese, wo es sich darum handelt, das vorhandene Nährmaterial möglichst vollständig zum Aufbau des jungen Organismus zu verwenden, finden wir demnach den Umsatzenergiewechsel auf ein Minimum beschränkt, den Ansatz hingegen nahezu doppelt so groß.

Bei seinen weiteren Forschungen führt Tangl zwei Begriffe ein, die einen bequemen Vergleich der gewonnenen Zahlen gestatten: Den Begriff der relativen und den der spezifischen Entwicklungsarbeit. Unter relativer Entwicklungsarbeit versteht er die zur Erzeugung von 1 g lebender Substanz aufgewendete Energie. Unter spezifischer Entwicklungsarbeit die für 1 g Trockensubstanz aufgewendete Energie. Beim Hühnerei betrug die relative Entwicklungsarbeit in den ersten 14 Tagen der Bebrütung etwa 1200 cal.; die spezifische Entwicklungsarbeit (für 1 g Trockensubstanz) betrug gegen 14000 cal. In dem folgenden reiferen Stadium des Embryos bis zum Ausschlüpfen des fertigen Hühnchens am 21. Tag ist zur

6) Pflüger's Archiv. 130. 1—55 und 55 folg.

Bildung derselben Menge Substanz eine bedeutend geringere Entwicklungsarbeit erforderlich. Die relative Arbeit beträgt dann nur 658 cal., die spezifische Arbeit 3426. Nach Rubner'scher Terminologie ist also der Quotient $\frac{\text{Ansatz}}{\text{Gesamtumsatz}}$ im reiferen Stadium etwa doppelt so groß als in den ersten 14 Tagen, vorausgesetzt allerdings, dass 1 g angesetzte Substanz zu Anfang und Ende der Bebrütung den gleichen Verbrennungswert hat.

Noch mehr in die Einzelheiten des energetischen Umsatzes dringt eine von Farkas ausgeführte Untersuchung über die Ontogenese des Seidenspinners (*Bombyx Mori*). Die relative Entwicklungsarbeit der Eier ergibt sich folgendermaßen: Es wurden 33,0 g Eier des Seidenspinners der Bebrütung unterworfen.

Vor der Bebrütung enthielten sie 71,40 cal.

Nach der Bebrütung 54,17 „

Also wurden verbraucht 17,23 cal.

Die entwickelten Raupen wogen 19,5 g. Trockensubstanz: 5,51 g.

Also war der relative Energieverbrauch $\frac{17,23}{19,5}$ cal. = 883,6 kleine cal.

Der spezifische Energieverbrauch betrug $\frac{17,23}{5,51}$ cal. = 3127 kleine cal.

Beide Zahlen stimmen recht gut mit den oben angegebenen entsprechenden Zahlen beim Hühnerei überein (658 und 3426 cal.). Auch hier finden wir also die für embryologische Prozesse wichtige Tatsache, dass der Ansatz einen weit höheren Prozentsatz des Gesamtumsatzes ausmacht, als wie dies bei den postembryonalen Lebensvorgängen der Fall ist.

Sobald von den Organismen Nahrung aufgenommen wird, sind die energetischen Verhältnisse bedeutend schwieriger zu übersehen als in den bisher betrachteten Fällen, wo die untersuchten Lebewesen ein nach außen abgeschlossenes System bildeten und nur Gase, wie Kohlensäure abgaben, die leicht in Rechnung zu stellen sind.

Die Metamorphose.

Nun gibt es aber außer den embryologischen Vorgängen noch einen andern Prozess im Leben der höheren Tiere, in welchem diese von außen keine Nahrungszufuhr erhalten, und in welchem infolgedessen die energetischen Verhältnisse leicht durch Messung zu verfolgen sind. Es handelt sich um die sogenannten Metamorphosen. Farkas hat beim Seidenspinner einige Messungen gemacht⁷⁾. Er teilt dabei die Metamorphose in drei Abschnitte ein. Periode I

7) K. Farkas. Pflüger's Archiv. 98 (1903). 49) folg. Tangl und Farkas. Pflüger's Archiv. 104. 624—638 (1904).

umfasst die Einspinnung und die Metamorphose zur Puppe. Periode II die Umwandlung der Puppe zum Schmetterling und Periode III die Periode der Paarung der geschlechtsreifen Schmetterlinge und der Eierlegung. An nachfolgender Tabelle ist der Energieverbrauch sowie der Verbrauch an Trockensubstanz in Prozenten des ursprünglichen Gehaltes der spinnreifen Raupen zu ersehen:

Periode	Trockensubstanz	Energie
I.	12,02 %	13,27 %
II.	8,57 %	12,08 %
III.	9,96 %	12,21 %

Wie von Tangl ausgeführte Versuche an einer Fliegenlarve zeigten, beginnen bereits vor der Verpuppung Änderungen des Stoff- und des Energiewechsels. Es ist dies ein sehr interessanter Beweis dafür, dass bei den metamorphotischen Umänderungen die chemischen Vorgänge das Primäre sind, und diese erst die morphologischen Verwandlungen nach sich ziehen. Wenn man nämlich die Ausscheidung von Kohlensäure verfolgt, die ein Maß für die Größe der Umwandlungen abgibt, so zeigt sich das folgende Bild:

1000 Tiere produzieren CO ₂ in mg							mg CO ₂
Am 5. Tag vor dem Einpuppen als Larven							250
" 4. " " " " " "							165
" 3. " " " " "							138
" 2. " " " " "							108
" 1. " " " " "							83
" 0. " " " " "							62
Am 1. Tag nach dem Einpuppen als Puppe							66
" 2. " " " " "							60
" 3. " " " " "							57

Am Tag vor der Einpuppung ist die CO₂-Ausscheidung also bereits auf den vierten Teil herabgesunken, d. h. der Stoffwechsel hat bereits ganz den Charakter des Stoffwechsels der ruhenden Puppe angenommen. Besonders interessant ist die Umbildungsarbeit in der Metamorphose, zumal wenn man sie mit der Entwicklungsarbeit der Embryonen vergleicht. A priori kann man bereits vermuten, dass diese Umbildungsarbeit auf 1 g Substanz berechnet geringer sein wird als die gleiche berechnete spezifische Entwicklungsarbeit des Embryo. Handelt es sich doch für die einzelnen Organismen darum, möglichst sparsam mit den aufgespeicherten Energievorräten umzugehen, da ja nur die ökonomisch arbeitenden Lebewesen im Kampf ums Dasein bestehen können.

Wir finden dementsprechend als Energieverbrauch für 1 g im Lauf der embryonalen Entwicklung bei der Seidenraupe 2,97 cal.; in der Metamorphose dagegen nur 0,61 cal. Die embryonale Entwicklung beansprucht also einen viel größeren und intensiveren Umsatz von chemischer Energie als die Metamorphose. Dass in den postembryonalen Stadien des Lebens der Energieverbrauch noch bedeutend höher ist als beim Embryo, hatten wir bereits früher gesehen. Es ist das leicht verständlich, denn im postembryonalen Leben wird das Wachstum, der „Ansatz“ mehr und mehr eingeschränkt. Die Lebensfunktion selbst ist die Hauptsache, der Energieverbrauch der fertig gebildeten Substanz der „Zweck“ des Lebens geworden. Sehr deutlich tritt dies bei den Tangl'schen Versuchen hervor. Die Erhaltungsarbeit selbst der hungernden Fliege ist bedeutend größer als die Umbildungsarbeit der Puppe. Ja, selbst die unreife Raupe verbraucht bei unfreiwilligem Hungern etwa 4,5mal soviel Energie wie die ausgewachsene Larve kurz vor dem Einpuppen, wieder ein Beweis dafür, dass die histolytischen Prozesse der Metamorphose bereits vor der Einpuppung begonnen haben, da bereits vorher der für die Metamorphose charakteristische Abfall an Energieumsatz einsetzt. Zugleich ergibt sich aus diesen Resultaten des Energiestoffwechsels, dass die histolytischen Vorgänge mit geringem Energieverbrauch, also mit geringer Wärmetönung verlaufen. Im Anschluss an die bereits besprochenen Ergebnisse über die Wärmetönung bei Enzymreaktionen läßt sich daraus schließen, dass die histolytischen Vorgänge unter dem Einfluss von Enzymen stattfinden und dabei wahrscheinlich hydrolytische Spaltungen und entsprechende Synthesen die entscheidende Rolle spielen.

Energetik der Metabionten.

Wir hatten bisher den Energiestoffwechsel bei Einzellern untersucht, sowie bei Vielzellern den Stoffwechsel der Ontogenese und Metamorphose, bei denen von außen keine chemische Energie zugeführt wird. Die Energetik der Metabionten ist demgegenüber ungleich schwieriger wissenschaftlich zu verfolgen, da dauernd Stoffe aufgenommen, unnütze Stoffe, die aber noch nicht vollständig verbrannt sind und noch Energie enthalten, ausgeschieden werden. Man kann deshalb den Energiestoffwechsel der Metabionten unter den verschiedensten Gesichtspunkten studieren, je nach den praktischen Fragen, die man bei diesen auch volkswirtschaftlich sehr wichtigen Untersuchungen beantworten will. Man kann nach dem Typus des Stoffwechsels fragen, ob er nämlich ein Ansatzstoffwechsel ist, bei dem die lebendige Substanz des Körpers vermehrt wird, oder ein Gleichgewichtsstoffwechsel, bei dem nur der Ausfall an Wärme und Bewegung ersetzt werden muss, oder schließlich ein Hungerstoffwechsel, bei dem von der aufgespeicherten Energie ge-

zehrt wird. Andere Gesichtspunkte ergeben sich aus den Fragen nach dem energetischen Wert der einzelnen Nahrungsmittel, aus dem Stoffwechsel ruhender oder arbeitender Tiere, wieder andere, wenn man die Leistungen der einzelnen Organe erforschen will, Fragen, die erst in neuerer Zeit von Taugl sowie von Barcroft in Angriff genommen sind.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, diese Fülle von Problemen auch nur flüchtig zu behandeln. Nur die Besprechung einiger allgemeiner Gesichtspunkte sei hier kurz hinzugefügt.

Mit Rubner unterscheiden wir, ähnlich wie bei den Mikroorganismen zwischen Ansatz und Umsatz, bei den Metabionten zwischen dem Wachstumsstoffwechsel und dem Erhaltungsstoffwechsel. Wir sahen schon, dass der Quotient von Ansatz zu Gesamtumsatz bei den Metabionten gering ist. Beim Erhaltungsstoffwechsel ist er theoretisch gleich null geworden, da dann kein Ansatz mehr stattfindet. Dieser Typus des Stoffwechsels ist deshalb so wichtig, weil er uns den klarsten Einblick in die Energetik verschafft, vor allem in die Rolle der einzelnen Nahrungsmittel. Das von Rubner zuerst ausgesprochene Gesetz, das sich aus diesen Versuchen ergeben hat, das Gesetz der Isodynamie, besagt, dass die drei Hauptklassen der Nahrungsmittel, Eiweiß, Fette und Kohlehydrate im Energiestoffwechsel isodynam sind, d. h. nur nach Maßgabe ihres Kaloriengehaltes verwendet werden und sich infolgedessen innerhalb weiter Grenzen gegenseitig vertreten können. Dies Gesetz ist keineswegs etwas Selbstverständliches; denn es ist ohne weiteres durchaus nicht klar, dass diese Stoffe sich gegenseitig im Erhaltungsstoffwechsel vertreten. Für Eiweiß ist dies auch nicht der Fall und hierfür das Gesetz der Isodynamie nicht streng gültig. Ganz ohne Eiweiß vermag keine lebende Substanz auszukommen. Eine geringe Abnutzungsquote ist für jede erforderlich. Nur wenn hinreichend Eiweiß zugeführt wird, gilt das exakte Gesetz der Isodynamie, das den Erhaltungsstoffwechsel beherrscht.

Energetik einzelner Organe.

Wie gesagt, liegt es hier nicht in unserer Absicht, auf die näheren Einzelheiten dieser Probleme einzugehen. Nur das neueste Stadium der Energielehre in Anwendung auf die lebende Substanz wollen wir noch kurz berühren, nämlich die im Lebensprozess von den einzelnen Organen geleistete Arbeit.

Für das Studium dieser Probleme versagen alle kalorimetrischen Methoden, da es nicht möglich ist, die Wärmeproduktion eines einzelnen Organes gesondert zu bestimmen. Auch die energetische Forschung muss sich deshalb hier der Methoden bedienen, die auf dem Studium des Stoffwechsels, vornehmlich des Gasstoffwechsels beruhen. Wie dann aus der Kenntnis des Gasstoffwechsels

die energetischen Verhältnisse berechnet werden, hat Zuntz eingehend gezeigt⁸⁾.

Kennt man nämlich bei einem Stoffwechselfersuch den Respiratorischen Quotienten = R. Q. und gleichzeitig den Verbrauch an Sauerstoff, so lässt sich der Energieverbrauch ohne Schwierigkeit bestimmen: 1 g Stärke verbraucht 828,8 ccm Sauerstoff zu ihrer vollständigen Verbrennung. Da R. Q. bei Stärke = 1 ist, so entstehen hierbei ebenfalls 828,8 ccm CO₂. Die durch diese Verbrennung gelieferte Wärmemenge beträgt 4182,5 cal.

1 ccm O₂ entspricht also bei Stärkeverbrennung $\frac{4182,5}{828,8} = 5,047$ cal.

Ebenso berechnet sich für Fett:

1 g tierisches Fett (R. Q. = 0,707) braucht 2019,2 ccm O₂, liefert 1427,3 ccm CO₂ und erzeugt 9461 cal.

Also 1 ccm O₂ bei Fettverbrennung (R. Q. = 0,707) = $\frac{9461}{2019,2} = 4,686$ cal.

Für Fleisch (R. Q. = 0,793) findet man 1 ccm O₂ = 4,476 cal.

Auch bei Verbrennung von zwei verschiedenen Nahrungsmitteln kann man die erzeugte Wärmemenge aus dem Sauerstoffverbrauch und R. Q. berechnen, die beide experimentell in dem jeweiligen Versuche bestimmt werden. R. Q. sei z. B. = 0,840. In einer Minute werden 50 ccm O₂ verbraucht. Verbrannt sollen nach der ganzen Sachlage des Versuches nur Fett (R. Q. = 0,707) und Kohlenhydrate (R. Q. = 1) werden. Demnach:

1 ccm O₂ bei R. Q. = 1 entspricht 5,047 cal.

1 ccm O₂ „ R. Q. = 0,707 „ 4,686 „

Also entspricht der Differenz von R. Q. = 0,293 eine Differenz von 0,361 cal. für 1 ccm verbrauchten Sauerstoff. Der Differenz R. Q. = 0,01 entspricht $\frac{0,361}{29,3} = 0,0123$ cal. Im Versuch ist die Zunahme von R. Q. gegenüber Fett 0,840 - 0,71 = 0,13. Dies gibt eine Zunahme von 13 · 0,0123 = 0,16 cal.

Also 1 ccm O₂ liefert bei R. Q. = 0,840: $\begin{array}{r} 4,686 \\ + 0,16 \\ \hline 4,846 \end{array}$ cal.

50 ccm O₂ = 50 × 4,846 = 242,30 cal.

Mit anderen Worten: Bei einem respiratorischen Quotienten von 0,840 und 50 ccm Sauerstoffverbrauch berechnet sich die entwickelte Energie zu 242,30 cal.

Theoretisch ließe sich dies Resultat auch erhalten, wenn man nicht den Sauerstoffverbrauch, sondern die Kohlensäureproduktion

8) Pflüger's Archiv 68. 204.

in Betracht zöge. Jedoch ist zu bedenken, dass die Kohlensäureausscheidung nicht schnell genug den Stoffwechselforgängen sich anpasst, um immer als maßgebend angesehen zu werden. CO_2 wird leicht in den Geweben zurückgehalten und infolgedessen trotz vermehrter Produktion doch die Ausscheidung zu Anfang nicht entsprechend erhöht. Für den Sauerstoff ist kein ähnlicher Einwand möglich, nur ist hier von Bedeutung, dass der Sauerstoff bei mangelnder Zufuhr auch durch intramolekulare Prozesse geliefert werden kann, wie die Versuche über intramolekulare Atmung lehren. Auf diese Fehlerquelle ist also bei der Anwendung des Respirations-Quotienten zur Berechnung des Energiewechsels Rücksicht zu nehmen. Bei Warmblütern und in längern Versuchsreihen auch bei Kaltblütern ist der Fehler jedoch ohne Mühe auszuschalten.

Die Arbeiten Tangl's.

Unter diesen Einschränkungen ist es möglich, mit Hilfe des respiratorischen Quotienten den Energieumsatz eines einzelnen Organes zu untersuchen.

Tangl verfährt so, dass er zunächst den Gaswechsel des normalen Tieres feststellt. Dann wird das betreffende Organ, dessen Energieverbrauch gesondert bestimmt werden soll, aus dem Stoffwechsel ausgeschaltet, indem er entweder die Gefäße unterbindet oder das ganze Organ aus dem Körper herausnimmt. Nach einer dieser beiden Operationen wird dann wiederum der Gaswechsel untersucht und aus dem Unterschied gegenüber dem normalen Gaswechsel lässt sich mittels der oben geschilderten Zuntz'schen Methode der Energieverbrauch berechnen.

So einfach dieses Verfahren im Prinzip nun auch scheint, so enthält es doch mehrere Fehlerquellen, die man nach Möglichkeit ausschalten muss. Vollkommen ist dies zur Zeit noch nicht möglich, und die ganze Methodik kann nicht beanspruchen, mehr als nur vorläufigen Wert zu haben. Vor allem ist es wichtig, Änderungen des Gaswechsels infolge der mehr oder weniger schweren Operationen zu vermeiden. Besonders die Tätigkeit der quergestreiften Muskulatur übt einen großen Einfluß auf den Gaswechsel aus, und gerade diese kann durch die Operationen erheblich verändert werden. Schmerzen, Unbehagen u. s. w. führen zu Bewegungen, die sich jeder Kontrolle entziehen. Dem hilft man ab, indem man alle Tätigkeiten der quergestreiften Muskulatur durch Vergiftung mit Curare auf ein Minimum herabsetzt und so vor und nach der Ausschaltung des Organs unter gleichen Verhältnissen arbeitet. Es muss dann für ausreichende künstliche Atmung der kurarisierten Tiere gesorgt werden. Um die Tiere gegen Wärmeverlust zu schützen, werden sie in einen Thermostaten gebracht.

Schwieriger aufzuheben ist ein anderer Versuchsfehler, dem wohl bei der Ausschaltungsmethode Tangl's überhaupt nicht gänzlich beizukommen ist. Wenn nämlich irgendein Organ durch innere Sekretionen oder auf sonst eine Weise belebend auf die Tätigkeit eines anderen Organes einwirkt, so wird mit dem Energieausfall des untersuchten Organes auch der Energieumsatz des korrespondierenden Organes sinken. Da der respiratorische Quotient die Gesamtdifferenz misst, so stellt sich also die berechnete Arbeit als zu groß heraus, da in Wirklichkeit in ihr ein Teil der Arbeitsleistung eines anderen Organes enthalten ist. Ein ähnlicher Fehler wird natürlich entstehen, wenn andere Organe an Stelle des ausgeschalteten treten und seine Funktionen wenigstens zum Teil zu ersetzen streben, nur dass sich dann umgekehrt eine zu geringe Arbeitsleistung ergibt. Kurz, durch die gewaltsame Ausschaltung eines wichtigen Organes aus dem Lebensprozess werden unter Umständen so tiefgreifende Veränderungen auch in den anderen Organen erzeugt, dass auch diese vor und nach der Operation einen verschiedenen Energieverbrauch zeigen. Hier kann im Prinzip nur eine Methode helfen, die den Gaswechsel des Organes selbst in seiner normalen Tätigkeit zu erforschen strebt. Wir werden bald sehen, dass die Arbeiten Barcroft's und seiner Mitarbeiter sich nach dieser Richtung hin bewegen.

Tangl ist sich all dieser Schwierigkeiten wohl bewusst, glaubt aber, dass die Ausschaltungsmethode trotzdem geeignet ist, über die Arbeit einzelner Organe Aufschluss zu geben. Näher studiert hat er die Arbeit der Niere sowie, zusammen mit Verzář, die Arbeit der Leber. Bei der Niere⁷⁾ findet er als Mittel aus zahlreichen Versuchen folgende Werte:

Körpergewicht des Tieres	Vor Ausschaltung der Niere		Nach Ausschaltung der Niere		CO ₂ : O ₂ :		Nach Ausschaltung betrug die Abnahme des O ₂ -Verbrauchs pro Minute	Nach Ausschaltung betrug die Abnahme der CO ₂ -Ausgabe pro Minute
	pro Minute		pro Minute		Vor Ausschaltung	Nach Ausschaltung		
6040 g	O ₂ -Verbrauch 51,9 ccm	CO ₂ -Ausgabe 41,7 ccm	O ₂ -Verbrauch 47,5 ccm	CO ₂ -Ausgabe 39,5 ccm	0,808	0,837	4,4 ccm = 8,7 %	2,2 ccm = 5,1 %

Immer nahm also der Gaswechsel ab, und die Nieren eines 6 kg schweren Hundes verbrauchten pro Minute 4,4 ccm Sauerstoff und produzierten 2,2 ccm Kohlensäure.

Will man aus den mitgeteilten Zahlen nach der Zuntz'schen Methode die Energiewerte berechnen, so ergibt sich folgendes:

7) Biochem. Zeitschrift 34 (1911). 1—11.

Bei dem R.Q. 0,808 entspricht 1 ccm $O_2 = 4,811$ cal. Energieumsatz

„ „ R.Q. 0,837 „ 1 ccm $O_2 = 4,849$ „ „ „

Also:

Energieumsatz vor der Ausschaltung: $51,9 \times 4,811 = 249,7$ cal. pro Min.

„ „ nach „ „ : $47,5 \times 4,849 = 230,0$ „ „ „

Demnach die Nierenarbeit pro Min.: = 19,7 cal. pro Min.

oder = $\frac{249,7}{19,7} = 7,9\%$ vom gesamten Energieumsatz des Organismus.

Bei der Leber ergibt sich folgendes Bild:

Die vollständige Unterbindung oder Exstirpation der Leber war nicht möglich, weil hierdurch zu viel andere Organe in Mitleidenschaft gezogen worden wären, aber durch die Ausschaltung des Portalkreislaufes wurde die Tätigkeit der Leber auf ein Minimum beschränkt. Beeinflusst wird jedoch der Wert der Versuche dadurch, dass die Tiere die Operation nicht lange überlebten, und man infolgedessen allgemeine Störungen des Gasstoffwechsels für wahrscheinlich halten muss. Wie der nachstehende Versuch beweist⁸⁾, sinkt nach Ausschaltung der Leber aus dem Portalkreislauf sowohl der O_2 -Verbrauch wie auch die CO_2 -Produktion.

Ventilationsluft pro Minute	O_2 -Abnahme in der Ventilationsluft in %	CO_2 -Zunahme in %	O_2 -Ver- brauch	CO_2 -Aus- gabe	CO_2 O_2
Vor der Operation:					
3574,4 ccm	2,06 %	1,92 %	73,49 ccm	65,55 ccm	0,892
3458,5 „	2,22 %	1,97 %	76,88 „	65,19 „	0,848
3523,9 „	2,12 %	1,91 %	74,85 „	64,28 „	0,859
Nach der Operation:					
3516,7 ccm	1,92 %	1,94 %	67,52 ccm	65,34 ccm	0,968
3530,8 „	1,99 %	1,93 %	70,40 „	65,25 „	0,927
3587,5 „	1,80 %	1,80 %	64,50 „	61,45 „	0,953

Verzár berechnet, dass im Mittel etwa 12% des gesamten Energieumsatzes des mit Curare gelähmten Organismus auf die Leber entfallen. Dieser Wert ist ohne Zweifel noch zu gering, da ja nicht die ganze Tätigkeit der Leber sistiert wurde. Immerhin zeigt er aber, einen wie großen Anteil am Energieumsatz des Körpers der Arbeit der Leber zufällt. Auffallend ist auch die Erhöhung des Respirations-Quotienten nach Ausschaltung der Leber. Eine eindeutige Erklärung hierfür ist jedoch zurzeit noch nicht möglich.

8) Verzár. Biochem. Zeitschrift 34 (1911). 52-63.

Die Arbeiten Barcroft's⁹⁾.

Wir wollen nun noch kurz die Ergebnisse besprechen, die durch die direkte Gaswechselbestimmung der einzelnen Organe erhalten wurden. Es wurden die verschiedensten Organe untersucht und bei einigen, so z. B. bei der Niere sehr wertvolle Daten über den Energieverbrauch der tätigen Organe gewonnen, Daten, die zugleich wichtige Anhaltspunkte für die Theorie der Funktion des Organes lieferten. Wir betrachten die einfachsten dieser technisch recht schwierigen Versuche. Gemessen wurde im Arterien- und im Venenblute der Gehalt an Sauerstoff sowie an Kohlensäure. Wenn viel Blut für jede Analyse zur Verfügung steht, so kann man sich der gewöhnlichen Verfahren der Blutgasanalyse bedienen, nach denen mittels einer Quecksilberluftpumpe das Gas aus dem Blut extrahiert, und das extrahierte Gas nach den Methoden der Gasanalyse auf CO_2 und O_2 untersucht wird. Bei Versuchen mit kleinen Tieren jedoch und bei Versuchen an kleinen Organen, wie die Speicheldrüsen oder die Pankreasdrüse, bedient sich Barcroft einer anderen Methode. Er befreit nach dem Vorschlag von Haldane das Blut durch Schütteln mit Kaliumferricyanid von Sauerstoff, durch Schütteln mit Weinsäure von Kohlensäure. Dann misst er an einem feinen Manometer die jedesmal durch Befreiung der Gase stattfindende Druckerhöhung und berechnet daraus den Gehalt des Blutes an CO_2 und O_2 . Es genügt für diese Methode 1 ccm Blut. Auch haben vergleichende Bestimmungen mit der Luftpumpe ergeben, dass die erhaltenen Resultate zuverlässig sind, vor allem die für den Sauerstoff gefundenen Werte. Man wird deshalb vornehmlich Gewicht auf den Sauerstoffgaswechsel legen, eine Auffassung, zu der wir, abgesehen von den Methoden der Blutgasanalyse ja auch oben bei der Besprechung des respiratorischen Quotienten gekommen sind.

Gegenüber der Tangl'schen Methode ist der große Wert der direkten Bestimmung der Blutgase darin zu suchen, dass die Organe im Zusammenhang mit dem übrigen Organismus bleiben und infolgedessen auch der Einfluss aller möglichen chemischen oder physikalischen Eingriffe auf die Tätigkeit des Organs studiert werden kann. So war der Sauerstoffwechsel des Herzens eines jungen Hundes = 0,018 ccm pro g in der Minute. Nach der Injektion von Adrenalin betrug der Sauerstoffwechsel 0,041 ccm, also mehr als zweimal soviel. Ebenso ließ sich der hemmende Einfluss des Pilocarpins feststellen, wie folgende Tabelle zeigt (s. S. 561 o.):

Ganz bedeutend ist der Einfluss des Chloroforms. Im normalen Zustande betrug der Sauerstoffwechsel 3,0 ccm pro Minute. Nach Injektion des Chloroforms 0,37 ccm. Gleichzeitig wurde die Geschwindigkeit des Blutstromes, die vorher 30 ccm in der Minute

9) Barcroft: Ergebnisse der Physiologie. 7. (1908). 699—795.

Gaswechsel eines jungen Hundeherzens in cem pro Gramm
pro Minute.

Periode	I.	II.	III.	IV.
Zustand des Herzens	Keine Droge	Adrenalin geringe Wirkung	Spätere Phase des Adrenalins	Pilocarpin
O ₂ -Wechsel	0,040 cem	0,071	0,080	0,010
CO ₂ -Wechsel	0,038 cem	0,042	0,048	0,003

betrug, auf 9 cem vermindert. Wie man sieht, ist der Sauerstoffverbrauch durch das Chloroform erheblich vermindert worden.

Den Einfluss der Reizung des Nervus vagus ersieht man aus nachstehender Zusammenstellung:

Gaswechsel des Katzenherzens in cem pro Gramm pro Minute.

Periode	I.	II.	III.
Zustand des Herzens	normal	Vagus-Reizung	Vagus-Nachwirkung
Sauerstoffwechsel	0,014 cem	0,009 cem	0,022 cem
CO ₂ -Wechsel	0,038 „	0,005 „	0,015 „
Blutstrom	0,45 „	0,31 „	0,40 „

Ähnliche Resultate sind von Barcroft, Brodie und deren Schülern auch bei dem Gaswechsel der Speicheldrüsen, der Pankreasdrüse, des Darmkanals sowie der Niere erhalten worden. Wir betrachten hier nur noch den Gaswechsel der Niere, der vor allem auch interessant ist für die Theorie der Nierentätigkeit. Zwei Auffassungen sind hier von Bedeutung: 1. Die Theorie von Bowmann-Heidenhain, nach welcher die Absonderung des Harns ein Sekretionsprozess der Niere ist und 2. die Theorie von Ludwig, nach welcher in den Glomerulis der Nieren zunächst eine Filtration stattfindet, deren Arbeit vom Herzen geleistet wird und nach der dann von den Tubulis aus der filtrierte Flüssigkeit bestimmte Salze zurückresorbiert werden. Nur die letztere Arbeit fällt der Niere zu. Es ist ohne weiteres klar, dass sich sehr wohl durch energetische Untersuchungen ein Überblick über die Berechtigung der einen oder der anderen Theorie gewinnen ließe. Noch sind die Arbeiten nicht hinreichend weit gediehen, wengleich Barcroft bereits jetzt die Heidenhain'sche Auffassung für die wahrscheinlichere hält.

Es steht nämlich fest, dass bei größerer Harnabsonderung, durch Verabreichen von Diureticis u. s. w. eine Steigerung der Nierenarbeit stattfindet, mit anderen Worten, nicht das Herz, sondern die Niere selbst ist es, die bei größerer Harnabsonderung eine erhöhte Arbeit zu leisten hat.

Gaswechsel des Harnflusses pro Gramm Niere pro Minute.

Versuch	Ruhe		Diurese		
	Aufgenommener Sauerstoff	Abgegebene CO ₂	Aufgenommener O ₂	Abgegebene CO ₂	Diuretica
1	0,018	0,046	0,064	0,046	NaCl
2	0,016	0,075	0,081	0,111	Harnstoff
3	0,075	0,032	0,095	0,067	„
4	0,008	0,027	0,027	0,006	Phlorizin
5	0,015	0,015	0,075	0,033	Na ₂ SO ₄

Falls bei der Harnabsonderung nur eine einfache osmotische Arbeit geleistet würde, so könnte man aus den Gefrierpunkts-erniedrigungen des Harns und des Blutserums die Konzentrationsarbeit berechnen. Verglichen mit der aus dem Gaswechsel bestimmten Arbeit ist diese Konzentrationsarbeit jedoch viel zu klein, wie man aus folgenden Zahlen ersieht. Δ = Gefrierpunkts-erniedrigung.

	Harnmenge in cem pro Minute	Δ Harn	Δ Blut	Arbeit nach Δ berechnet	Energie nach O ₂ berechnet	Aufgenommener O ₂
Normale Periode	0,02	0,642°	1,346°	80 cmg	163 000 cmg	0,9 cem
Diurese „	4,9	0,650°	0,650°	0 cmg	873 000 cmg	4,30 cem

Während also aus der Gefrierpunkts-erniedrigung sich eine Arbeit von 0 cmg in dem Diureseversuch ergibt, berechnet sich aus dem Sauerstoffverbrauch eine Arbeit der Niere von 873 000 cmg. Klarer kann das Experiment nicht dafür sprechen, dass die Nierenarbeit nicht einfach als Konzentrationsarbeit zu betrachten ist, sondern dass irgendwelche andere Tätigkeiten hinzukommen. Die Entscheidung, ob diese anderen Tätigkeiten in einer Sekretions- oder nach Ludwig in einer Rückresorptionsarbeit bestehen, bedarf sorgfältiger Versuche und eingehenderer Diskussion der Resultate. Dies würde uns hier zu weit führen. Nur soviel sollte gezeigt werden, dass das Studium der energetischen Leistungen einzelner Organe auch für die Funktionstheorie dieser Organe sich als fruchtbar erweisen kann und hierbei in Zukunft wohl eine große Rolle spielen wird.

Ein Ausblick, der zur Genüge zeigt, wie wichtig und vielversprechend eine weitere Verfolgung der dargelegten Forschungen ist

Erwiderung

auf die Besprechung der Schrift

„Die Vererbung innerer und äußerer Eigenschaften“.

1. Um innere Eigenschaften in einem neuen Individuum durch Kreuzung zu kumulieren, müssen die Erbwerte der beiden Eltern

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Eichwald Egon

Artikel/Article: [Die Energetik der Organismen. 545-562](#)