

Man darf erwarten, dass in Zukunft der Descendenzlehre, neben der Ontologie, Palaeontologie und vergleichenden Anatomie, auch die Lehren einer vergleichenden Entwicklungsmechanik neue Stützen zuführen werden.

Hugo Fuchs, Erlangen. [27]

## Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. F. Mareš,

Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

(Fortsetzung.)

3. Der Elementestandpunkt wird auch in physiologisch-energetischen Betrachtungen vielfach für den eigentlichen Wirklichkeitsstandpunkt angesehen. Die Thermochemie geht, dem allgemeinen Plane der Chemie gemäß, bei der Formulierung ihrer Sätze von den Elementen aus. So ist nach Berthelot die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes gleich der Differenz zwischen der Verbrennungswärme seiner Elemente, und der Bildungswärme dieses Stoffes aus den Elementen. Nimmt man diesen Standpunkt auch bei physiologischen Betrachtungen ein, so bereitet man sich unnötige und leicht irreführende Schwierigkeiten.

Man kann z. B. folgendes lesen: Die Bildungswärme der Nahrungsstoffe ist negativ, d. h. bei ihrer Bildung wird Wärme verbraucht, anstatt entwickelt zu werden. Die pflanzliche Synthese, welche die äußerlichen inerten Elemente zusammenbringt, um einen Nahrungsstoff zu bilden, verbraucht dazu die Sonnenenergie, welche sie in ihrem chemischen Produkte anhäuft. Daraus folgt, dass die Nahrungsstoffe im Momente ihrer Verbrennung alle die Energie frei lassen, welche sie von der Sonne haben, und zugleich die Verbrennungswärme ihrer Elemente entwickeln. Das Berthelot'sche Theorem, auf die Nahrungsstoffe angewendet, formuliert also nicht mehr eine Differenz, sondern eine Summe, und man kann es in diese Worte fassen: die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes ist gleich der Summe der Verbrennungswärmen seiner Elemente und der bei ihrer Bildung aus diesen Elementen verbrauchten Wärme (Traité de physique biologique, p. 900).

Ueber die Verbrennungswärme irgend eines Stoffes entscheidet allein ihre direkte experimentelle Bestimmung. So ist thatsächlich die Verbrennungswärme z. B. der Glykose (765 Ka für 1 Grammol.) kleiner, als die Verbrennungswärme ihrer Elemente (993 Ka); sie gleicht also thatsächlich einer Differenz und nicht einer Summe, wenn man von den Elementen ausgeht. Der Irrtum ist durch den Elementestandpunkt verschuldet und bedroht jeden, der sich auf diesen Standpunkt stellt. Man kann von Chemikern, welche sich viel mit Elementen und

Atomgleichungen, aber wenig mit der Energetik befasst haben, hören, dass die Nahrungsstoffe, wenn sie endothermisch entstehen, die Energie ihrer Elemente und die bei ihrer Bildung verbrauchte Energie enthalten müssen.

Die Auflösung dieses Irrtums ist ziemlich einfach. Die natürliche Synthese der Nahrungsstoffe geschieht endothermisch, aber ihre Ausgangsstoffe sind nicht Elemente, sondern Kohlensäure und Wasser. Die künstliche chemische Synthese würde ihrem Prinzip gemäß von den Elementen ausgehen, und exothermisch vor sich gehen. Der Irrtum besteht darin, dass man die Synthese der Glykose naturgemäß als endothermisch annimmt, dabei jedoch den künstlichen Standpunkt einnimmt, als geschehe sie aus Elementen.

Der energetische Wert einer Stoffumwandlung ist durch den energetischen Zustand der Ausgangs- und der Endstoffe bestimmt, unabhängig vom Verlaufe der Umwandlung. Bei der pflanzlichen Synthese der Glykose ist der energetische Zustand der Ausgangsstoffe  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O} = 0$ ; der energetische Zustand des Endstoffes Glykose ist  $= 765 \text{ Ka}$ . Dabei ist es ganz gleichgültig, welchen Verlauf diese Umwandlung genommen hat. Man nimmt gewöhnlich den Elementestandpunkt der Chemie ein und stellt sich vor, dass bei dieser Synthese die  $\text{CO}_2$  und das  $\text{H}_2\text{O}$  zunächst in ihre Elemente zerlegt werden, so dass dann die Synthese aus diesen Elementen stattfände. Diese Vorstellung ist allerdings nicht genau zu nehmen, weil mit der Ausscheidung des C die weitere Thätigkeit der Pflanze verstopft wäre; man muss hier den realen Elementen, wie wir sie kennen, ideale oder besser imaginäre Elemente substituieren. Nun ist es energetisch ganz gleichgültig, wie man sich den Verlauf der Stoffumwandlung vorstellt; ob man sich denkt, dass der Stoff vom energetischen Nullpunkt des Wassers und der Kohlensäure direkt auf das Niveau der Glykose ( $765 \text{ Ka}$ ) gehoben wird, oder ob zuerst durch Spaltung der Ausgangsstoffe in ihre Elemente die Erhebung auf das Niveau von  $993 \text{ Ka}$  und dann eine Senkung zum Niveau von  $765 \text{ Ka}$  erfolgt. Findet bei der pflanzlichen Synthese der Glykose thatsächlich zuerst eine Spaltung der Ausgangsstoffe in ihre Elemente statt, so wird dazu Sonnenenergie verbraucht, welche bei der weiteren Synthese aus diesen Elementen zum Teil wieder frei wird.

Bei der „Verbrennung“ der Glykose im Organismus in Kohlensäure und Wasser wird nur die Energie frei, welche bei ihrer Synthese aus Kohlensäure und Wasser verbraucht wurde. Auch hier ist es gleichgültig, auf welchen Umwegen diese Stoffumwandlung vor sich gegangen ist. Nimmt man an, dass die Glykose dabei zuerst in ihre Elemente zerlegt wird, welche dann verbrennen, so ist der energetische Effekt dennoch derselbe, als wenn die Glykose direkt verbrennen würde, weil der größere Effekt der Verbrennung der Elemente durch den Auf-

wand von Energie zur Zerlegung der Glykose in diese Elemente aufgewogen wird. Durch den Elementestandpunkt wird hier nichts gewonnen, weil man in den Vorgang der Stoffumwandlung im Organismus dadurch keine Einsicht bekommt; energetisch kann aber dieser Standpunkt irreführend sein in ähnlicher Weise, als wenn jemand beim Abwägen einer Masse beide Arme der Wage mit gleichen Ballasten belasten würde.

4. Die energetische Betrachtungsweise der Ernährung und des Stoffwechsels der Tiere, welche nach R. Mayer wieder durch die rein stofflich-chemische verdrängt worden ist, tritt in neuerer Zeit wieder in den Vordergrund, wozu namentlich die von D'Arsonval veranlasste Vervollkommnung der tierischen Kalorimetrie beigetragen hat. Während nun z. B. Rosenthal bemüht war, zunächst für die Vergleichen des Energiewechsels mit dem Stoffwechsel durch zahlreiche statistisch bearbeitete respirometrische und kalorimetrische Versuche eine feste Grundlage zu schaffen, glaubten andere sofort an eine exakte Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel herantreten zu können. Das wissenschaftliche Ziel solcher Berechnungen war in erster Linie die Feststellung des Prinzips der Energieerhaltung in der Physiologie, wie es R. Mayer vorgeschwebt, und dieses Ziel sollte durch den Nachweis erreicht werden, dass die von einem Tiere in einer gewissen Zeit gelieferte Wärmemenge genau gleich ist derjenigen, welche dem stattgehabten chemischen Prozesse an und für sich entspricht.

Hier sind an erster Stelle die Arbeiten M. Rubner's zu nennen, welche mit der Abhandlung „Die Quellen der tierischen Wärme“ (Zeitschr. f. Biol., Bd. 30, S. 73) ihren Höhepunkt erreicht haben. Nimmt man an, dass bei einem bestimmten Ernährungszustande ein Tier Nahrungsstoffe von bestimmter chemischer Zusammensetzung und von bestimmtem kalorischem Werte zersetzt, so kann man, nach Rubner, aus den stickstoff- und kohlenstoffhaltigen Zersetzungsprodukten, welche das Tier während einer bestimmten Zeit ausgeschieden hat, die Qualität und Quantität der zersetzten Nahrungsstoffe bestimmen; durch Einrechnung ihrer bekannten Verbrennungswärme bekommt man die durch diese Zersetzung im Tierkörper freigewordene Wärme; und diese soll der vom Tiere zu gleicher Zeit abgegebenen Wärme gleich sein.

Rubner hat nun durch seine Versuche diese Gleichung thatsächlich nachgewiesen. Daraus schließt er, dass die einzige ausschließliche Wärmequelle des Warmblüters in der Auslösung der Kräfte aus dem Energievorrat der Nahrungsstoffe zu suchen ist. „Was der Nahrungstoff an Energievorrat in den Körper hineinbringt, das schießt der Körper in genau gemessenen Quantitäten nach außen; es giebt in diesem Haushalt kein Manko und keinen Ueberschuss. Einfach und

glatt verläuft die Rechnung, und doch liegt in dem Wechsel der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie zu jener Energieform, die wir als Wärme messen, das was man Leben nennt. Das tierische Leben ist also ein Verbrennungsprozess, und die Lehre von der Erhaltung der Kraft, welche Mayer (und Helmholtz) begründet hat, kann auch den in meinen Versuchen erbrachten Beweis — den vielen anderen auf rein physikalischem Gebiete — anreihen. Die Lehre von der Erhaltung der Kraft bedarf zwar dieses Beweises ihrer Geltung auch auf biologischem Gebiete nicht. Das Misslingen würde uns nur zu dem Ausspruch des Bedauerns, dass die tierischen Vorgänge noch immer nicht genau sich beherrschen lassen, um exakte Resultate zu gewinnen, Veranlassung gegeben haben. Nunmehr die Experimente glücken, schöpfen wir daraus die frohe Zuversicht, in anderen, schwierigeren Problemen gleichfalls zum Ziele zu gelangen.“ (l. c. S. 136—137).

Also das, was Mayer seinen Untersuchungen als axiomatische Wahrheit unterlegt hat, welche mehr a priori einleuchtend als durch Versuche in den einzelnen Fällen zu erweisen ist, das hat hier Rubner experimentell nachgewiesen. Das Gesetz des logischen Grundes, welches verbietet, auf der einen oder anderen Seite ein Plus oder Minus anzunehmen, ist hier zur Thatsache geworden: es giebt im tierischen Haushalte kein Manko und keinen Ueberschuss.

Wir nehmen hier das thatsächliche Ergebnis der Versuche Rubner's als gegeben hin: in diesen Versuchen war die aus dem Stoffwechsel berechnete Wärme gleich der vom Tiere zu gleicher Zeit abgegebenen; die Rechnung ist hier vollkommen glatt aufgegangen. Wir wollen aber Rubner's Schlussfolgerungen aus diesem thatsächlichen Ergebnis näher betrachten, als welche sind: das tierische Leben ist ein Verbrennungsprozess, die Geltung der Lehre von der Erhaltung der Kraft ist hier auf biologischem Gebiete experimentell erwiesen.

5. Was den ersten Satz, das Leben sei ein Verbrennungsprozess, anbelangt, so ist ein solcher Satz durch eine energetische Bilanz gar nicht nachweisbar; denn diese Bilanz wird nur durch die Ausgangs- und Endstoffe einer Stoffumwandlung bestimmt, und sagt gar nichts über die Art und Weise und den zeitlichen Verlauf dieser Stoffumwandlung aus. In der That berücksichtigt auch Rubner nur den Ausgangs- und den Endzustand — zwischen denen das liegt, was man Leben nennt —; er kann also über diesen Zwischenzustand gar nichts aussagen.

Rubner's Berechnungen sind auf die Voit'sche Theorie des tierischen Stoffwechsels und der Ernährung gegründet, durch welche uns, nach Rubner, nicht mehr nur Bruchstücke des tierischen Stoffverbrauchs bekannt sind, sondern wir wissen genau, wie der Körper seinen Bedürfnissen gerecht wird (Zeitschr. f. Biol., Bd. 30, S. 87).

Man könnte also meinen, dass diese Theorie des tierischen Stoffwechsels dadurch erprobt ist, wenn die auf ihr gegründeten energetischen Rechnungen vollkommen aufgehen. Nun hat Chauveau eine ganz andere Theorie der Umwandlung und Verwertung der Nahrungstoffe im Tierkörper angegeben, nach welcher die verschiedenen Oxydationsstufen der Nahrungstoffe durch glatte chemische Gleichungen dargestellt werden können. Auf Grund dieser Theorie hat namentlich Laulanié energetische Bilanzen aufgestellt, welche ebensogut stimmen wie die Rubner's. Laulanié erklärt demgemäß seine Theorie für verifiziert.

Wir hätten hier also zwei verschiedene gleich exakt verifizierte Theorien der Stoffumwandlung im Tierkörper. Der Widerspruch löst sich auf, wenn wir bedenken, dass die energetische Bilanz gar nichts über die Art und den Verlauf einer Stoffumwandlung aussagt, weil sie nur durch den Ausgangs- und Endzustand dieser Umwandlung bestimmt ist.

Durch energetische Betrachtungen kann die Art und Weise der Verwendung und Umwandlung der Nahrungstoffe im Tierkörper nicht aufgeklärt werden. Man kann über diese Umwandlung verschiedene Hypothesen aufstellen, welche im allgemeinen von indifferenter Natur sein werden, so lange man sie nicht für den Ausdruck der Wirklichkeit halten wird. Solche Veranschaulichungen der Stoffumwandlung im Organismus durch glatte chemische Gleichungen, welche den jeweiligen physikalisch-chemischen Kenntnissen entsprechen, sind nur als Bilder zu nehmen, welche dem thatsächlichen physiologischen Vorgänge wahrscheinlich sehr wenig ähnlich sind. Es ist und bleibt eine generell zu rügende methodische Verirrung, sagt Pfeffer (Pflanzenphysiol. I, 339), wenn dem in seiner Weise wirtschaftenden Organismus schlechthin vorgeschrieben und zugemutet wird, einen Weg zu gehen und eine Methode zu benutzen, die dem Menschen unter dem Eindruck des derzeitigen chemischen und physikalischen Wissens plausibel erscheint.

6. Wir kommen nun zur Hauptfrage: ob durch die genannten Versuche die Geltung des Energieerhaltungsprinzips in der Biologie erwiesen ist. Es sind von verschiedenen Seiten Einwände gegen die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel und gegen die auf dieser Grundlage aufgestellten Bilanzen laut geworden. Cl. Bernard (*Leçons sur les phénomènes de la vie, etc., p. 152*) hat darauf hingewiesen, dass solche Bilanzen nur dann möglich wären, wenn die organische Verbrennung eine direkte wäre; die Physiologie lehre aber, dass die Verwendung der Nahrungstoffe eine indirekte wäre. Deswegen hielten auch Regnault und Reiset die Versuche von Dulong und Despretz für verfehlt und die Uebereinstimmung ihrer Berechnungen für zufällig. Man vereinfacht allzusehr das Pro-

blem; man macht hypothetische Erklärungen nur auf Grund des eintretenden und austretenden Materials, ohne die intermediären Probleme der Ernährung zu berücksichtigen. Hier kann man sehen, wie verschieden die Betrachtungsweise eines Physiologen und eines Chemikers sein kann, wenn sie die Erscheinungen am lebenden Organismus beobachten. d'Arsonval äußerte sich im Sinne Cl. Bernard's, dass wir in diesen Sachen davon weit entfernt sind, um mit thermodynamischen Formeln jonglieren zu können. Pflüger erschütterte stark die Grundlagen der Voit'schen Stoffwechseltheorie und erklärte es für verfehlt, die großartige Mannigfaltigkeit der Lebensvorgänge in die starre Zwangsjacke einiger weniger Zahlen („Kalorien“) einzuzwängen (Pflgr.'s Arch. Bd. 51, 229; 52, 239; 54, 333). Sehr bemerkenswert sind namentlich die energetischen Studien Pfeffer's (Leipzig 1892), welche die Unzulänglichkeit der direkten Bezugnahme des Energiewechsels auf den Stoffwechsel und namentlich bloß auf den Atmungswechsel hervorheben.

Diese Einwände sind vor der Veröffentlichung der entscheidenden Versuche Rubner's (1894) gemacht worden. Nun scheint es, als ob sie eben durch diese Versuche für widerlegt erachtet wären. Man liest wenigstens, dass Rubner neulich den Nachweis erbracht habe, dass die einzige Ursache der tierischen Wärme die Verbrennung der Nahrungsstoffe durch den eingeatmeten Sauerstoff ist, in Uebereinstimmung mit dem Gesetze der Energieerhaltung; Rubner's Werk hätte gezeigt, dass der lebende Tierkörper als ein Kalorimeter betrachtet werden kann, und dass man sich desselben zur Bestimmung der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe bedienen kann (Text-book 'of Physiology, ed. by Schäfer, 1898, S. 833, 836).

Demgegenüber bezweifelt, wie es scheint, Rubner selbst, ob die Beweiskraftigkeit seiner Versuche nicht etwas einzuschränken sei. In seiner letzten Abhandlung (Der Energiewert der Kost des Menschen. Zeitschr. f. Biol., Jubelband 42, S. 261) hebt er vor allem den praktischen Wert solcher Versuche und Berechnungen hervor, welchen sie ohne Zweifel haben. Aber der theoretisch-wissenschaftliche Wert dieser Berechnungen, durch welche mit physikalisch-chemischer Exaktheit die Geltung des Energieerhaltungsprinzips in der Biologie erwiesen werden sollte, kommt in Frage. Rubner besteht auf der Exaktheit seiner Berechnungen beim Hunde, für den Menschen aber bleibt es ihm vorläufig unbestimmt, ob die Berechnungen einen entsprechenden Grad von Genauigkeit besitzen. Es zeigte sich, dass „der Mensch als Kalorimeter gedacht, die Nahrungsmittel in wesentlich verschiedener Weise vom physikalischen Experiment zerlegt“.

Die Einwände, welche gegen die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel erhoben worden sind, berührt Rubner mit folgenden Worten: „Was nun die Berechnung des Kraftwechsels an-

langt, so begegnet man in der Litteratur mehrfach Anschauungen, die es als zweifelhaft hinstellen, ob man auf dem genannten Wege mehr als eine ganz rohe Annäherung der Energiebestimmung erzielen könne. Da aber solche Anschauungen meist ohne alle eingehende Kritik gegeben werden, vielfach auch von Autoren herrühren, denen eine eigene experimentelle Erfahrung auf diesem Gebiete mangelt, so lässt sich zunächst der Wert oder Unwert solcher Behauptungen überhaupt nicht diskutieren“ (Z. f. Biol. Bd. 42, S. 264).

Man könnte diese Worte auf die Beurteilung der Versuche Rubner's, welche Kassowitz in seiner „Allgemeinen Biologie“ gegeben hat, beziehen. Jedoch habe ich selbst gelegentlich der unter meiner Leitung ausgeführten respirometrischen und kalorimetrischen Versuche an neugeborenen Kindern Anlass genommen, die Sicherheit solcher Berechnungen zu bezweifeln, als Rubner an diese Versuche die Anforderung stellte, sie sollten eine völlige Stoffwechselbilanz aufstellen, wenn sie als Maßstab für den allgemeinen Verbrauch an Nahrungsstoffen dienen sollen (Ueber die Versuche Scherer's Z. f. Biol. Bd. 36, S. 1; E. Babák, Pflgr.'s. Arch., Bd. 89, S. 1 ..; Bulletin de l'Académie de Prague 1901). Ich will also die von Rubner bisher vermisste eingehende Kritik hier geben.

7. Die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel gründet sich auf eine Reihe unbewiesener, unbeweisbarer, teilweise sogar unwahrscheinlicher Voraussetzungen. Die erste und allgemeinste Voraussetzung ist die, dass die einzige Quelle aller vom Tiere geleisteten Energie in der Zersetzung seiner Nahrungsstoffe zu suchen ist. Diese Voraussetzung erscheint durch die gelungenen energetischen Stoffwechselbilanzen als erwiesen und figuriert dann als erste Schlussfolgerung aus solchen Versuchen. Man kann diesen Satz in der allgemeinen Fassung R. Mayer's wenigstens für Tiere als richtig anerkennen: alle vom Tiere aufgewendete Energie wird ihm in letzter Linie in der Form der chemischen Energie seiner Nahrungsstoffe zugeführt.

Zur Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel muss aber die viel engere und bestimmtere Voraussetzung gemacht werden, dass die vom Tiere abgegebene Energie unmittelbar aus der Zersetzung seiner Nahrungsstoffe herrührt. Diese Voraussetzung einer direkten Verwendung der Nahrungsstoffe zu tierischen Energieleistungen, welche seit Lavoisier als Grundlage energetischer Berechnungen angenommen wird, ist ziemlich unwahrscheinlich, ja sogar unphysiologisch; es hat namentlich Cl. Bernard dieser Voraussetzung gegenüber geltend gemacht, dass die Verwendung der Nahrungsstoffe im Tierkörper eine indirekte ist, so dass hier intermediäre Prozesse eingeschaltet sind. Rubner selbst sagt ja, dass in dem Wechsel der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie zu jener Form, die wir

als Wärme messen, das liegt, was man Leben nennt. Er meint aber, dass der Wandel der Kräfte von dem Momente des Entstehens bis zum definitiven Austritt als Wärme aus dem Organismus an den That-sachen nichts ändert. Die ursprüngliche Spannkraft kann als Lebens-bewegung sich äußern, sie kann die Zuckung der Muskelzelle, die elektrischen Strömungen erzeugen; endet die Bewegung in Wärme, so ist ihre Quantität der Spannkraft der ursprünglichen Kraftquelle entsprechend (Z. f. Biol. 30, 84).

Das alles ist zweifelsohne richtig, wenn man von zeitlichen Verhältnissen ganz absieht; es ist unzweifelhaft so, wenn man den Organismus als ein abgeschlossenes System betrachtet. Die Frage ist aber, ob sich dies alles auch so verhält, wenn man einen willkürlich abgegrenzten Zeitabschnitt aus dem Leben des Organismus in Betrachtung zieht. Hier kann eben das, was zwischen dem Austritt der Energie aus den Nahrungsstoffen und der vom Körper abgegebenen Wärme liegt, solche zeitliche Verschiebungen verursachen, welche die Berechnungen illusorisch machen können. Um dennoch solche Berechnungen der Energieausgabe aus dem Stoffumsatze vornehmen zu können, abstrahiert man eben von dem, was dazwischen liegt, d. i. vom Leben selbst, und dann erscheint allerdings ein Organismus als wie ein Kalorimeter, in welchem der Stoffumsatz mit der Wärmeabgabe zeitlich zusammenfällt.

Doch kann man jene möglichen Zeitverschiebungen in der Verwendung der aus den Nahrungsstoffen frei gemachten Energie auf die Weise zu eliminieren suchen, dass man möglichst lange dauernde Versuche anstellt. Wir wollen also annehmen, dass durch lange dauernde Versuche der gemachte Einwand behoben werden könnte, und wenden uns zu den nächstfolgenden Voraussetzungen der Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel.

Zu dieser Berechnung ist es nötig, die im Tierkörper während des Versuches zersetzten Nahrungsstoffe qualitativ und quantitativ zu bestimmen und ihre Verbrennungswärme einzurechnen. Nun findet Rubner selbst (Z. f. Biol. Bd. 42, 262), dass in der Gruppe der Eiweißstoffe eine Vielheit differenter Substanzen von nicht unerheblichen Schwankungen der Wärmewerte vereinigt ist, dass das, was man schlechthin Fett nennt, nicht unerhebliche Differenzen im Verbrennungswerte aufwies, und dass selbst die homogenere Gruppe der Kohlenhydrate doch noch Differenzen von Bedeutung in sich schloss. Nicht nur die chemische Natur, auch die physikalischen Eigenschaften dieser Substanzen schienen großen Schwankungen zu unterliegen.

Es müssen also für jede Art und Weise der Ernährung erst die richtigen Standardzahlen bestimmt werden, und wir wollen annehmen, dass es gelingen wird, diese Aufgabe zu lösen. Die fundamentale Voraussetzung für die Zulässigkeit der Berechnung des Ge-



samtstoffwechsels wird stets sein müssen, sagt Rubner (Z. f. Biol. 30, 86), dass einerseits die einzige Quelle der tierischen Wärme in der Zersetzung der Stoffe liege und andererseits die jetzt geübte Methode der Feststellung des Stoffverbrauchs ein untrügliches Bild des wirklich Zersetzten gebe. Dazu genügt, nach Rubner, die Kenntnis des ausgeschiedenen Stickstoffs und Kohlenstoffs und der Relation zwischen Stickstoff und Kohlenstoff in dem zersetzten eiweißartigen Material (Z. f. B. 3, 367). Sein Versuchsplan ging also dahin, unter genau bekannten Bedingungen der Stoffzersetzung, die man einzig und allein aus der Stickstoff- und Kohlenstoffausscheidung entnehmen kann, genauestens die von einem Tiere erzeugte Wärme zu messen (l. c. 30, 116). Das Schwergewicht aller von Rubner ausgeführten Untersuchungen ist, wie er sagt, darin zu suchen, dass zur nämlichen Zeit alle biologischen Faktoren erhoben wurden: die Stoffzersetzung und die Wärmebildung und Wasserverdampfung; und nicht zum Geringsten in dem Umstande, dass nicht Teilstücke des tierischen Stoffumsatzes, sondern alle für die Erkenntnis der Stoffzersetzung notwendigen Werte festgestellt wurden (ibid. S. 117).

Rubner macht die Voraussetzung, dass im Hungerzustande Eiweißstoffe und Fette des Tierkörpers selbst zersetzt werden, und bestimmt diese Zersetzung aus dem ausgeschiedenen Stickstoff und Kohlenstoff. Er lässt die Kohlenhydrate, welche auch im Hungerzustande an dem Stoffwechsel beteiligt sind, unberücksichtigt. Rubner giebt zu, dass es unmöglich ist, zu entscheiden, wie viel von dem auf die N-freien Stoffe treffenden C auf Fett oder Kohlenhydrat zu rechnen wäre. Theoretisch möglich zu lösen wäre die Aufgabe, sagt er, wenn man die Menge des zersetzten Kohlenstoffs wüsste. Rubner unterlässt es aber, den Sauerstoffverbrauch zu bestimmen und verzichtet auf die Feststellung des Anteils der Kohlenhydrate an der Stoffzersetzung. Demnach hat Rubner nicht alle biologischen Faktoren erhoben und seine Erkenntnis der Stoffzersetzung ist lückenhaft. Er meint aber, dass diese Lücke ohne großen Fehler vernachlässigt werden kann, weil sich der kalorimetrische Versuch mit den Berechnungen vollkommen deckt.

Die Berechnungen Laulaniés gründen sich nun gerade auf diejenigen Faktoren, welche Rubner vernachlässigt hat: auf der Verbrennung von Kohlenhydraten und auf dem Sauerstoffverbrauche; und diese Berechnungen decken sich auch vollkommen mit dem kalorimetrischen Versuche. Sollte man da nicht meinen, dass gerade die Faktoren Rubner's, auf welche er seine Rechnungen gründet, ohne großen Fehler vernachlässigt werden könnten? Ich will jedoch diese Prinzipienfragen nicht weiter ausführen und annehmen, dass thatsächlich aus dem ausgeschiedenen Stickstoff und Kohlenstoff die Stoffzersetzung ohne erheblichen Fehler bestimmt werden kann.

8. Alle diese Berechnungen gründen sich in erster Linie auf dem Atmungsgaswechsel; bei Rubner ist es die ausgeschiedene Kohlensäure, bei Laulanié der eingeatmete Sauerstoff, welche die für die Rechnung wichtigsten Größen abgeben. Dabei wird die Voraussetzung gemacht, dass der Atmungswechsel in direkter Beziehung zu den Stoffumwandlungen steht, durch welche Wärme frei wird.

Nun sind aber die Beziehungen zwischen dem Atmungswechsel und der Wärmeproduktion ziemlich unbestimmt. Weder die Kohlensäureausscheidung noch der Sauerstoffverbrauch zeigen ein bestimmtes Verhältnis zur Wärmeabgabe; man kann im allgemeinen ein Sinken und Steigen des Atmungsgasaustausches mit der Wärmeproduktion konstatieren, was zu vergleichenden Betrachtungen genügen kann, was aber zu exakten Berechnungen nicht hinreicht.

Rosenthal (Biol. Centralbl. 1891, S. 492, 566; 1892, 468) hat eingehende Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Wärmeabgabe und Kohlensäureausscheidung angestellt und gezeigt, dass zwar zwischen beiden Größen bei ganz bestimmter Ernährung in gewissen Grenzen ein nicht streng paralleles Verhältnis sich zeigt, dass man aber aus der Kohlensäureausscheidung auf die Wärmeausgabe nicht schließen darf. Die Veränderungen des N und C im Harn, auf welche Rubner so viel Gewicht legt, sind viel zu gering, um einen sicheren Schluss darauf zu gestatten, wie viel von diesen Ausgaben auf die Zersetzung der einzelnen Substanzen zu rechnen sei. Die Berechnung der Wärmeausgaben aus den respiratorischen Ausscheidungen könnte nur dann möglich sein, wenn die oxydierte Substanz eine nahezu konstante Zusammensetzung, und zwar diejenige der Nahrung hätte. Dies könnte man vielleicht bei Tieren erreichen, welche durch mehrere Wochen mit gleichförmiger und ausreichender Nahrung gefüttert worden sind und sich demnach im vollkommenen Ernährungsgleichgewicht befinden.

Diese Forderung bedeutet, dass man zu solchen Berechnungen aus dem Tiere ein konstantes chemisches Gebilde machen müsste, was es eigentlich, d. h. physiologisch nicht ist. Die physiko-chemische Vorstellung, dass der Stoffwechsel in der direkten Verbrennung der Nahrungsstoffe besteht, erschöpft eben die großartige Mannigfaltigkeit der Lebensvorgänge nicht. Es ist ja möglich, dass die Kohlensäurebildung im Tierkörper bei thermisch indifferenten, ja sogar bei endothermischen Stoffumwandlungen erfolgen könnte. Man stelle sich z. B. vor, dass die Bildung von Fett aus Kohlenhydraten im Tierkörper unter Abspaltung von Kohlensäure und Wasser ohne gleichzeitige Sauerstoffaufnahme vor sich geht. Andererseits ist es möglich, dass im Tierkörper Wärmeentwicklung ohne Kohlensäure stattfinden kann.

(Schluss folgt.)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Marées Friedrich v.

Artikel/Article: [Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie. 310-319](#)