

Prof. Dr. Max Rubner: Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung.

Leipzig und Wien, Franz Deuticke 1902 VI + 426 S. gr. 8; 10 Fig.

Rubner versucht auf Grund seiner langjährigen experimentellen Tätigkeit die „Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung“ einheitlich darzustellen. Ein großer Teil der Darstellung enthält, wie eben bei jeder Zusammenfassung, eine Reihe von Tatsachen, welche schon lange, sogar vor Rubner's Arbeiten, in den festen Besitzstand der Physiologie übergegangen sind, ohne dass Rubner auf die entsprechenden Angaben der älteren Literatur besonders eingegangen wäre, wozu doch die breit angelegte monographische Behandlung des Themas eigentlich Anlass geboten hätte. Gegen Rubner's eigene energetische Anschauungen, die er zuerst im Anfang der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts ausgesprochen hat, ist von vielen Seiten mehr oder minder berechtigter Einspruch erhoben worden, in letzter Zeit von F. Mareš¹⁾, der die zu erhebenden Einwände sehr scharf formuliert hat. Anstatt einer besonderen Kritik möchte ich nur auf die Ausführungen von Mareš verweisen, denen ich mich in der Beurteilung der Rubner'schen Arbeiten vollkommen anschließen. Dass auch das neueste Werk Rubner's mit Recht vielem Widerspruch begegnen wird, kann gar nicht zweifelhaft sein. Bevor ich aber den Inhalt des Buches skizziere, muss ich auf die Schwierigkeiten hinweisen, welche der Benützung und Durcharbeitung des Buches hinderlich im Wege stehen. Vor allem ist die stilistische Darstellung oft derartig mangelhaft, dass sehr viele Stellen schwer verständlich und unklar erscheinen. Beim besten Willen ist es nicht zu vermeiden, dass schwerwiegende Missverständnisse zwischen Autor und Leser vorkommen werden, denn vielfach muss der Leser erst erraten, was der Autor eigentlich sagen will. Genau die gleichen Schwierigkeiten, die der Text dem Leser bietet, finden sich auch beim Studium der zahlreichen Tabellen, denn vielfach weiss man gar nicht, wie die Zahlen gewonnen wurden. Auch da muss man oft raten, ob die angeführten Zahlen Gramme, Kalorien oder Prozente ausdrücken. Schlimmer ergeht es dem Leser schon, wenn z. B. in einer Tabelle (S. 51) beim Hungerversuch der C in der Nahrung das einmal mit 83,19 und dann mit 78,60 angegeben wird. Was meint Rubner mit dem C-Gehalt der Nahrung bei einem Hungerversuche? Ein anderes Beispiel auf der gleichen Seite: Ein Hund erhält 167 g Butterschmalz, „1 g davon liefert nach meinen Bestimmungen mit Berthelot's Bombe 9214 oder demnach 167 g = 1537“. Die letzte Zahl sind offenbar große Kalorien und außerdem sind es 1538,7 große Kalorien. Ein anderes Beispiel (Tab. 3 S. 52): Ein Hund von 11 kg hungert drei Tage und erhält am vierten Tage 200 g Speck, worauf sein Körpergewicht mit 20,75 (offenbar kg) in der Tabelle verzeichnet ist.

1) F. Mareš, Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie. Biol. Centralbl. Bd. XXII Jg. 1902.

Wahrscheinlich liegt hier ein Druckfehler vor. Noch ein Beispiel (Tab. 80 S. 164): Der Hund wiegt am ersten in der Tabelle verzeichneten Hungertage 7,7 (vermutungsweise kg), am darauffolgenden Hungertage 8,2; also hat das Tier von einem Hungertage zum anderen um 500 g zugenommen. Woher diese Gewichtszunahme stammt, ist nicht angegeben, obwohl gerade bei Hungerversuchen derartige Gewichtszunahmen einer besonderen Erklärung bedürftig erscheinen. An anderen Stellen muss man den Dezimalpunkt vermutungsweise korrigieren (S. 31); da heißt es: 729 g trockenes Fleisch $\times 5,532 = 403$ Cal, offenbar sollen 72,9 g anstatt 729 g gemeint sein. Ferner kommt noch ein Moment in Betracht, welches die Benutzung der Rubner'schen Zahlen ganz außerordentlich erschwert, indem vielfach aus sehr erheblich untereinander abweichenden Zahlen Mittelwerte genommen werden. So weicht z. B. in Tab. 43b (S. 101) die kleinste Zahl von der größten um 25,93% ab; in der Tab. 44a (S. 102) beträgt diese Differenz 34,33%. Trotzdem werden aus beiden Tabellen Mittelzahlen gezogen, die miteinander in Vergleich gebracht werden. Die Mittelzahlen unterscheiden sich um 30,3% voneinander und dieser Erhöhung der CO_2 -Produktion um 30,3% gegen den Vergleichsversuch wird ein besonderer Wert zuerkannt. Ich glaube, dass einmal derartige Mittelzahlen nur sehr mit Vorsicht hinzunehmen sind, zum anderen muss ich aber sagen, dass wenn in einer Versuchsreihe die Einzelwerte um 34,33% variieren, ein Plus von 30,3% gegen den Parallelversuch auch nicht sehr bedeutend erscheinen kann. Es sind nicht die einzigen Beispiele, ich könnte sie noch weiter vermehren. Jedenfalls zeigen die hervorgehobenen Punkte, dass die Benützung des außerordentlich großen Zahlenmaterials wesentlich erschwert ist.

Da sich Rubner gelegentlich sehr abfällig über jede „verbale Kritik“ ausspricht, so will ich im folgenden den Inhalt seines Buches ohne alle kritische Bemerkungen darstellen, obwohl an mehr als einer Stelle ernstliche Meinungsdivergenzen bestehen, zumal ich in meiner Einleitung schon eine *reservatio mentalis* eingelegt habe.

Bereits im Jahre 1885 erkannte Rubner, dass eine in Bezug auf die energetischen Verhältnisse über das Nahrungsbedürfnis hinausgehende Kost andere, von dem Gleichgewichtszustande wesentlich verschiedene Wirkungen auf den Kraftwechsel ausübt, indem sie den bei geringer Nahrungszufuhr oder Hunger festgesetzten Kraftwechsel steigert. Dabei zeigen die einzelnen Stoffe ein spezifisches Vermögen, die Wärmebildung anzuregen. An erster Stelle steht das Eiweiß, dann folgen die Fette und dann die Kohlenhydrate. Neben der Kost übt aber auch der körperliche Zustand des Menschen oder Tieres, soweit er von den thermischen Verhältnissen der Außenwelt abhängig ist, einen wesentlichen Einfluss aus. Die Versuche zeigen, dass die Ernährung die Wärmeregulation zu verändern vermag und führten zur Erkenntnis der „physikalischen Wärmeregulation“, die von der „chemischen“ streng zu scheiden ist.

Seinen weiteren Ausführungen stellt Rubner eine knappe Darstellung seiner Versuchsmethodik voran, die zugleich auch die

Richtigkeit der von ihm früher ermittelten Standardzahlen für kalorimetrische Berechnungen von neuem zeigen soll. Insbesondere widerlegt er die Einwände Stohmann's gegen die Berechnungsweise der Verbrennungswerte der Eiweißstoffe, ebenso wird die Kritik, welche Pflüger an dem von Rubner gefundenen kalorischen Werte des Stickstoffes geübt hat, als unberechtigt zurückgewiesen. Dabei wird auch gezeigt, dass selbst unter verschiedenen Versuchsbedingungen die Ausnutzung des Muskelfleisches bei allen Säugetieren eine ziemlich gleiche sein dürfte, sodass sein Nutzeffekt nur zwischen 75,6% beim Hunde und 76,8% beim Menschen schwankt. Ferner werden zur Bestätigung seiner früheren Angaben auch noch einige neue Untersuchungen über den Verbrennungswert und die Zusammensetzung des Kotes angeführt.

Die Beziehungen zwischen der Nahrungsmenge und dem Energieverbrauch zeigen keinen unbedingten Parallellismus der beiden; es konnte vielmehr gezeigt werden, dass unter bestimmten äußeren Lebensbedingungen der Kraftwechsel des Tieres mit der Körpermasse steigt und fällt, und dass der Kraftwechsel an Hunger- und Fütterungstagen keine Verschiedenheiten zeigt, wenn der energetische Wert der Nahrung das durch den Hungerverbrauch ausgedrückte Nahrungsbedürfnis nicht überschreitet. Dagegen erzeugt eine über den Hungerbedarf hinausgehende Nahrungszufuhr — „abundante Kost“ — eine Steigerung des Gesamtkraftwechsels. Nach diesen Versuchen kann der früher als allgemein gültig betrachtete Satz: „Nahrung mehrt die Verbrennung“ nicht als ausnahmslos zutreffend bezeichnet werden, denn in den Versuchen waren die Wärmemengen an Hunger- und Fütterungstagen genau die gleichen, ferner erwies sich auch die Art der Nahrung ohne Bedeutung. Wodurch die steigernde Wirkung der abundanten Kost bedingt ist, steht noch nicht ganz fest. Rubner wendet sich besonders gegen die Erklärung von v. Mering und Zuntz, die die zu beobachtende Stoffwechselsteigerung auf die Darmarbeit beziehen, und setzt an Stelle der Darmarbeit die Drüsenarbeit, weil die rein mechanische Auffassung sich nicht stützen lässt.

Die Untersuchungen, in welcher Weise eine Steigerung der Nahrungszufuhr über den Bedarf hinaus eine vermehrte Wärmebildung herbeiführt, zeigen, dass bei ausschließlicher Fettkost selbst bei Fettgaben, die den Tagesbedarf weit überschreiten, keine Steigerung des Energieumsatzes eintritt. Dazu bedarf es vielmehr außerordentlich großer Mengen. Rubner schließt daraus, dass es also Nahrungsaufnahme und -Resorption ohne jede Änderung des Energieumsatzes, auch während der Verdauungsperiode gibt. Die Versuche mit Eiweißzufuhr zeigen für geringe Mengen fast keinen Einfluss auf den Energieumsatz. Bei einem Eiweißüberschuss von 25—63% über den Hungerbedarf ergab sich bei Temperaturen von 15°—17° ein Wärmezuwachs von 13—16%. Die den Energieumsatz steigernde Wirkung des Fleisches ist weder durch den Wassergehalt noch durch die Extraktivstoffe bedingt, sondern einzig und allein durch das Eiweiß, das also einen Nahrungsstoff darstellt, der die Wärmeproduktion energisch anregt.

Es haben isodynamische Mengen verschiedener Nahrungsstoffe in reichlicher Menge zugeführt eine ungleiche energetische Wirkung, indem den N-freien Stoffen rund $\frac{1}{6}$ der spezifisch dynamischen Wirkung des Eiweiß zukommt. Bei Fleischzufuhr bis zu 152—154% Überschuss zeigte sich die Wärmeproduktion um 42—47% gesteigert. Ein derartiger Wärmezuwachs, der sonst nur durch kräftigste Muskelarbeit erzielt werden kann, kommt hier ohne jede äußere Arbeit zustande, es wird im Ruheverbrauche eine ganz enorme Masse verbrennbarer Substanz gespalten, ohne dass es zu einer beachtenswerten Steigerung der Eigentemperatur des Versuchstieres kommt.

Die Wirkungen der Kost hängen beim Säugetier unter gewöhnlichen Umständen von dem Verhältnis der zugeführten Masse zum Bedarf ab. Wird nur der Hungerbedarf gedeckt, so tritt keine spezifisch-dynamische Wirkung der einzelnen Nahrungsstoffe auf. Selbst bei überschüssiger Nahrung (Übernahrung) kann der Überschuss ohne Änderung der Wärmebildung im Tierkörper verschwinden und als Ansatz zurückbleiben, endlich erscheint als dritte Möglichkeit eine Steigerung der Wärmebildung bei erhaltenem Ansatz. Zu diesen Faktoren kommt noch hinzu, dass dieselbe Nahrungsmenge bei verschiedenen Temperaturen verschiedene spezifisch-dynamische Wirkungen hat. Es rührt dies daher, weil dieselbe Kost je nach den Wärmezuständen, unter denen sich das Versuchstier befindet, bald zu einer bloßen Erhaltungsdiät, bald zu einer überschüssigen wird. Der Organismus arbeitet demnach bei höheren Temperaturen weniger ökonomisch, da die Ernährung einen erhöhten Stoff- und Energieverbrauch herbeiführt. Aber auch relativ gleiche Überschüsse (gleiche Abundanzen) zeigen bei ungleichen Temperaturen verschiedene dynamische Wirkungen. Es wirken kleine Nahrungsmengen bei hoher Temperatur viel mächtiger, als große bei niederen Temperaturen. Rubner's Versuche zeigen auch, wie viel von der gleichen Nahrungsmenge bei verschiedenen Temperaturen am Körper angesetzt wird. Günstig sind nach dieser Richtung hin große einmalige Fleischgaben ebenso auch Fett; sie sind weit wirksamer als kleine Überschüsse selbst bei hohen Temperaturen.

Rubner nimmt nun an, dass die zugeführte Nahrung eine Steigerung des Verbrauches in bestimmten Teilen des Organismus hervorrufe und zwar im Sinne einer bestimmten chemischen Wirkung, nicht in dem eines mechanischen Darmreizes, der auch durch nicht nährnde Substanzen erzeugt werden kann. Die ungleichen Erfolge gleicher Nahrungszufuhr bei verschiedenen Temperaturen sind die Wirkungen kompensierender Einflüsse, indem ein Mehr der Wärmeerzeugung in gewissen Organen durch ein Weniger in anderer Richtung verdeckt werden kann. Dieses kompensierende Prinzip ist von der Temperatur abhängig. Betrachtet man eine mit jeder Nahrungsaufnahme eintretende Wärmemehrung als gegeben, dann können die ungleichen Wirkungen auf den Energieumsatz (Fehlen jeder Wärmemehrung, oder gewaltige Steigerung derselben) nur durch irgend

einen Kompensationsvorgang erklärt werden. Diese Kompensation wird durch die chemische Wärmeregulation bewirkt, die gewissermaßen nur ein Defizit im Wärmehaushalt zu decken hätte und die nicht allein den äußeren Reizen entsprechend arbeiten, sondern auch den schwankenden inneren Zuständen der Wärmebildung sich akkomodieren muss. Zugleich wird auf die zwei Hauptquellen der Wärmeproduktion hingewiesen, das Muskelsystem und die Drüsenzellen, bzw. jene Zellen, die zur Nahrungsaufnahme und -Verarbeitung in Beziehung stehen; beide Organsysteme können vikariierend für einander eintreten, je nachdem das eine oder andere zur Wärmebildung angeregt wird. Als wesentlich wird vorausgesetzt, dass auch kleine Nahrungsmengen eine unvermeidliche Wärmemehrung hervorbringen, dass aber diese Wärmeerzeugung kompensatorisch innerhalb gewisser Grenzen eingespart werden kann. Es würden also in dem Maße, als durch die Nahrungsaufnahme die Wärmeproduktion in den Drüsen steigt, die Muskeln weniger Wärme erzeugen.

Die chemische Wärmeregulation hat, wie aus Rubner's Versuchen am hungernden Tier hervorgeht, eine bei verschiedenen Tieren verschieden hoch gelegene Grenze, über die hinaus Temperatursteigerungen der umgebenden Luft keine Verminderung der Wärmeproduktion herbeiführen. Da nun für die Kompensationstheorie nur die chemische Wärmeregulierung in Betracht kommt, so besitzt der absolute Temperaturpunkt, der die Grenze zwischen chemischer und physikalischer Regulation darstellt, besondere Bedeutung. Er wechselt mit dem Körperzustande und ist außerdem von vielen äußeren Faktoren abhängig. Die Nahrungsstoffe haben also neben ihrer Funktion für die Erhaltung der Zellen durch die bei ihrer Verarbeitung frei gewordene Wärme eine Rückwirkung auf die Wärmeregulation. Die Größe derselben ist der Ausdruck für ihre spezifische Wärmeerregung. Da aber durch die regulatorischen Vorgänge die volle dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe verdeckt wird, so kann man diese Wirkung nur durch Ausschaltung der chemischen Regulation infolge hoher Lufttemperaturen ermitteln.

Nach der Kompensationstheorie müssen Änderungen der Wärmeregulationserscheinungen eintreten, sobald bestimmte Nahrungsmengen aufgenommen werden. Steigt die dem Körper aus irgendwelchen Quellen gebotene Wärme über die dem Hungerverbrauch entsprechende, so wird das Bereich der chemischen Regulation kleiner und kann schließlich ganz fehlen. Die durch die Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung entstandene Wärme wird aber nicht beeinflusst durch diejenigen Regulationen, welche durch die steigende Lufttemperatur bedingt sind. Demgemäß muss auch die Wirkung der Luftwärme auf die Umsetzungen des gefütterten Tieres wesentlich geringer sein als auf die des hungernden. In Rubner's Versuchen zeigt sich, dass das beim Hungern beobachtete Absinken der Wärmeproduktion mit dem Steigen der Temperatur beim gefütterten Tier aufgehört hat.

Die chemische und physikalische Wärmeregulation werden nun

vom Organismus so gebraucht, dass die durch die Nahrungszufuhr vermehrte Wärmebildung möglichst eingespart wird. Die Tiere leben demgemäß überall mit dem geringsten Stoffverbrauch und passen ihre Nahrung den jeweiligen Bedürfnissen genau an. Für jeden Körperzustand und jede Temperatur besteht ein ganz bestimmter Wärmeverlust, der von Rubner als „minimalster Wärmebedarf“ bezeichnet wird. Uebersteigt aber die Wärmeproduktion den für eine bestimmte Temperatur gegebenen minimalsten Wärmeverlust, so ist die Wärmebildung innerhalb gewisser Grenzen unabhängig von der Lufttemperatur.

Da eine Nahrungsvermehrung eine Arbeitsverminderung der Muskeln herbeiführen kann, so ist die Nahrungszufuhr, selbst wenn durch sie die Gesamtwärme-Bildung nicht verändert erscheint, dennoch funktionell bedeutungsvoll, weil sie latent einen Teil der Regulation ausgeschaltet hat. Der gefütterte und hungernde Organismus können demnach trotz des gleichen Energieumsatzes innerlich sehr verschieden arbeiten.

Rubner konnte in seinen Versuchen konstatieren, dass unter bestimmten Bedingungen auch bei dem genährten Tiere die Schwankungen der Umgebungstemperatur den Stoffumsatz zu ändern vermögen und einen wichtigen Einfluss auf den Effekt der Fütterung haben. Trotz Fütterung und Eiweißzufuhr bleibt die chemische Regulation bestehen. Die Versuche zeigen, dass die chemische Regulation eine wesentliche Sparung der Verbrennung auch bei überschüssiger Kost, doch nur bei niederen Temperaturen zu erzielen vermag. Beim gefütterten Tier wirkt die Temperaturvariation im Sinne chemischer und physikalischer Regulation nicht so scharf umgrenzt als beim hungernden. Nach den angestellten Versuchen verhalten sich hungernde und gefütterte Tiere gleich, wenn einmal die abkühlende Wirkung der sinkenden Temperatur im Sinne der chemischen Regulation sich stärker geltend macht.

Geht man von niederen Temperaturen und vom Futtergleichgewicht des Tieres aus, so sinkt mit der Steigerung der Umgebungstemperatur die Wärmebildung. Die Verminderung der Zersetzung erreicht mit einem höheren Werte ihr Minimum als beim Hungern; dieser Wert wird von Rubner als „Fütterungsminimum“ bezeichnet. Darüber hinaus liegt dann die Grenze der physikalischen Regulation. Aus weiteren Versuchen geht hervor, dass die thermischen Verhältnisse den N-Umsatz und -Ansatz wesentlich zu beeinflussen vermögen, denn schon die mit dem Wachstum einhergehenden Ungleichheiten in der relativen Abkühlung zeigen eine zweifellose Wirkung auf den Eiweißumsatz. Rubner gelangt auf Grund seiner Versuche zu der Anschauung, dass der N-freie Rest des Eiweiß eher von der Wärmewirkung und den einsparenden Einflüssen berührt wird, als der N-haltige Anteil. Die Prozesse der N-Ausscheidung und der völligen Zersetzung des Eiweiß verlaufen demgemäß nicht parallel. Die Größe des Eiweißansatzes schwankt mit der Temperatur und der Schnelligkeit des zu erzielenden N-Gleichgewichtes, ferner kann die Wärme den N-Ansatz bis zu einem gewissen Grade begünstigen. Es ist

also die Eiweißzersetzung durch thermische Einwirkungen beeinflusst, aber dies gilt doch nur für das Gebiet der chemischen Regulation.

Die Bedeutung der chemischen und physikalischen Wärmeregulation für den Kraftwechsel der Tiere wird uns dadurch klar, dass die beiden unabhängig und getrennt arbeiten, die eine gegen abnorme Wärmeverluste (chemische Regulation), die andere gegen abnorme Wärmezuwüchse (physikalische Regulation). Würde die Zellmasse eines kindlichen Organismus und die des Erwachsenen die gleiche Wärmeproduktion besitzen, so müsste bei dem letzteren wegen des ungünstigen Oberflächenverhältnisses für die Entwärmung eine Überwärmung eintreten. Die Zellen haben sich aber mit zunehmendem Alter den neuen Bedingungen angepasst und produzieren weniger Wärme. Es muss aber nicht nur der Wärmeverlust (chemische Regulation) sondern auch die physikalische Wärmeregulation so eingerichtet sein, dass die Wärmeproduktion in Beziehung zur Oberflächenentwicklung stehen muss. Dieses Gesetz gilt auch für den Menschen. Es passt gewissermaßen in eine bestimmte Haut auch nur eine Organmasse mit bestimmter Wärmebildung hinein.

Da aber die physikalische Regulation ebenso wie die chemische ihre Grenzen hat, so muss die Organisation des Warmblütlers dem natürlichen Temperaturintervall der klimatischen Verhältnisse angepasst sein. Beide Regulationsmechanismen würden extremen und rapiden Temperaturschwankungen der Außenwelt gegenüber versagen, wenn nicht die Skala der Wärmeakkommodation verschoben werden könnte. Um niederen Temperaturen zu begegnen, dazu dienen Fettablagerung, Gewand, Federkleid, Nestbau, Höhlenbau etc. Obere Extreme werden durch Leben im Schatten, Enthaarung, Nachtleben etc. ausgeglichen. Die eigentlich regulatorischen Einrichtungen haben also immer nur einen Teil des Wärmeschutzes zu bieten, während die übrigen Hülfeinrichtungen von großer Bedeutung sind. Die durch Regulationsmechanismen allein geschützte Akkomodationsbreite dürfte 35° nicht überschreiten, während die Temperaturintervalle, unter denen die Tiere leben, gegen 50° Grad betragen. Genügen alle Hilfen nicht, dann wird das Tier zum Wandertier. Der Kampf gegen die Überwärmung des Körpers ist ein ebenso wichtiges Organisationsprinzip wie die Akkomodation an den Wärmeverlust, vielleicht ist es sogar das wichtigere und primäre. So fehlt z. B. den Kaltblütern die chemische Regulation, während sie die physikalische Regulation besitzen.

Um innerhalb der Grenzen der physikalischen Regulation zu bleiben, besitzt der tierische Organismus mehrere Mittel; vor allem kommt die Vergrößerung der entwärmenden Oberfläche in Betracht, was durch Rückenlage der Tiere, Ausstrecken der Extremitäten bewirkt wird, ferner Veränderung der Hautdurchblutung und der Wasserdampfabgabe. Die letztere ist natürlich von der Luftfeuchtigkeit wesentlich abhängig. Die Wirkungen der Luftfeuchtigkeit auf den gesamten Energieumsatz des Körpers sind variable, indem sie je nach den Versuchsbedingungen (verschiedene Temperaturen

und Nahrungsmengen) bald die Zersetzung mindert, steigert oder unverändert lässt. Stets wird aber durch feuchte Luft eine Verminderung des Wärmeverlustes durch Verdunstung und andererseits eine Vermehrung desselben durch Leitung und Strahlung herbeigeführt. Die Wirkung der Feuchtigkeit beruht auf einer Erhöhung der Leitungskonstanten des Felles, das Wasserdampf anzieht und dadurch für Wärme durchgängiger wird. Dieser Verlust wird durch die Verminderung der Wärmeabgabe durch die Lungen teilweise abgeglichen. Außer der Luftfeuchtigkeit sind auch die Nahrungsaufnahme und Lufttemperatur für die Änderungen der physikalischen Regulation bedeutungsvoll. Bei niederen und mittleren Temperaturen macht sich die Wärmemehrung nach Nahrungsaufnahme nur durch eine geringe Vermehrung der Wasserdampfabgabe bemerkbar, dagegen sind die Wärmeverluste durch Strahlung und Leitung durch die Haut vermehrt. Bei über Zimmertemperatur gelegenen Temperaturen ist die Wasserverdampfung das wesentlichste Entwärmungsmittel. Ähnlich liegen die Verhältnisse für die Wärmeproduktion des Menschen durch Muskelarbeit. Die Entwärmung durch Strahlung und Leitung durch die Haut ist bei niederen Temperaturen so groß, dass selbst durch erhebliche Arbeitsleistungen eine gesteigerte Wasserverdampfung nur infolge der lebhafteren Atmung zustande kommt. Die durch den gesteigerten Stoffumsatz bedingte Wärmemehrung wird bei niederen Temperaturen hauptsächlich durch die stärkere Hautdurchblutung abgeglichen, bei hohen Temperaturen tritt dann die Wasserverdunstung als wesentlich hinzu.

Die Wärmeregulation des Menschen bietet zwar nach vielen Richtungen hin Ähnlichkeiten mit jener der Tiere dar, dennoch sind manche erhebliche Verschiedenheiten zu konstatieren. Vor allem wird vom Menschen hauptsächlich die physikalische Regulation in Anspruch genommen. Die experimentelle Untersuchung stößt beim Menschen auf große Schwierigkeiten, weil die Kälteinwirkung nicht reaktionslos ertragen wird, weiter kommen als Komplikationen in Betracht das Fehlen vollständiger Hungerversuche und die Kleiderwirkung. Die Luftfeuchtigkeit hat hier eine noch größere Bedeutung als im Tierversuch. Will man zu brauchbaren Resultaten kommen, so muss neben der CO_2 - auch die H_2O -Ausscheidung genau bestimmt werden. Rubner's Versuche zeigten ein Maximum der CO_2 -Ausscheidung bei 2° und ein Minimum bei 40° , zwischen 15° — 30° ist sie ziemlich unverändert. Die vermehrte CO_2 -Produktion bei niederen Temperaturen führt Rubner nicht auf Zitterbewegungen zurück. Zittern und Frostgefühl sollen beim Menschen erst außerhalb des Bereiches der physikalischen Regulation eintreten. Bei hohen Temperaturen fehlt trotz des lästigen Wärmegeföhles jede Änderung der CO_2 -Ausscheidung. Größere Unterschiede zeigt die H_2O -Ausscheidung, die zwischen 2° — 40° völlig insensibel blieb. Die Versuche zeigen, dass das Minimum der H_2O -Ausscheidung in überwiegendem Maße durch die Lunge erfolgt. Die vermehrte H_2O -Abgabe bei niederen Temperaturen ist auf die tiefere und frequentere Atmung zu beziehen, die durch die

vermehrte CO_2 -Produktion zustande kommt, vielleicht ist auch eine Steigerung der Hauttemperatur vorhanden; bei hohen Temperaturen kommt die H_2O -Ausscheidung aber fast ausschließlich durch die vermehrte Hautatmung zustande. Die CO_2 -Ausscheidung gibt ein Bild von den Zersetzungsprozessen, die H_2O -Abgabe von der Entwärmung des Körpers. Der Quotient $\frac{\text{H}_2\text{O}}{\text{CO}_2}$, der Entwärmungsquotient,

sagt aus, in welchem Maße die Entwärmung des Körpers durch die H_2O -Abgabe erfolgt und hängt ab von den Schwankungen der relativen Feuchtigkeit und der Temperatur der Umgebung. Die Wasserverdampfung steigt mit zunehmender Temperatur; für je 1° Temperaturzuwachs steigt bei 30° — 35° die Wärmebindung durch Wasserverdampfung zehnmal so stark als bei niederen Temperaturen.

Bei gesteigertem Wärmeverlust durch Leitung infolge bewegter Luft lässt sich auch das Bestehen der chemischen Wärmeregulation nachweisen. Ferner sind der Fettbestand des Körpers und die Luftfeuchtigkeit von Wichtigkeit für die Abhängigkeit der CO_2 -Ausscheidung von der Temperatur. In feuchter Luft nehmen die CO_2 -Werte viel rascher zu als in trockener Luft.

Die Wärmeregulation bei hohen Temperaturen kann beim Menschen sowohl unter Sinken der CO_2 -Ausscheidung als auch unter Gleichbleiben oder gar Steigen derselben erfolgen. Die CO_2 -Abgabe wird durch den Körperzustand, die Kleidung und Feuchtigkeit bestimmt. Als wichtige Entwärmungsfaktoren kommen noch Strahlung und Leitung in Betracht, sie sinken mit zunehmender Temperatur sehr rasch von 30° an; die hierdurch verringerte Entwärmung wird durch die steigende Wasserverdampfung ausgeglichen.

Für den Menschen hat die „künstliche“ Wärmeregulation eine besondere Bedeutung, da er von ihr ausgiebigsten Gebrauch macht. Nach Rubner's Untersuchungen am Bekleideten und Nackten fallen die Empfindungen Kälte und Wärme, die äußersten Grenzpunkte für thermische Behaglichkeit, noch überall in das Gebiet hinein, innerhalb dessen die chemischen Vorgänge der Zersetzung noch ganz unbeeinflusst sind von den äußeren thermischen Vorgängen. Als willkürliche Regulationsmittel kommen die Kleidung und Ernährung hauptsächlich in Frage. Von den Nahrungsmitteln wirken Kohlenhydrate und Fette am besten der Hyperthermie entgegen, ein Mittel zur Bekämpfung der Kälteempfindung sind mäßige Alkoholdosen, endlich haben wir in der Arbeit ein Mittel zur Wärmeregulation. Der Abgleich kühler und hochwarmer Temperaturen ist ein sehr komplizierter, indem Kleidung und Arbeit variiert werden. Dabei hält sich aber die Wasserausscheidung ziemlich konstant, weil im allgemeinen die Entwärmung des Körpers der Blutzirkulation und nicht der Wasserverdunstung aufgebürdet wird. Bei Lufttemperaturen über 30° sind die Mittel des Organismus, seinen Wärmeverlust durch Strahlung und Leitung zu verändern, ziemlich erschöpft, dann tritt reichliche Schweißbildung ein. Bei reichem Fettpolster wird aber trotz reichlicher Schweißabsonderung, namentlich in feuchter Luft, die Entwärmung stark vermindert, so-

dass bei 36°—37° und einer Luftfeuchtigkeit von über 50% die Bluttemperatur steigt. Der arbeitende Mensch lässt eine Beeinflussung des Stoffwechsels durch hohe Lufttemperaturen nicht erkennen, er reguliert ausschließlich physikalisch, im wesentlichen durch Wasserverdunstung. Auf eine Zunahme der Luftfeuchtigkeit reagiert der Arbeitende durch Minderung bezw. Einstellung der Arbeit, die durch eine starke Ermüdungsempfindung bedingt ist, bevor es zu starker Schweißabsonderung kommt. Was endlich den Einfluss der Kleidung anbelangt, so wird durch sie die Außenluft relativ wasserärmer, weil die Kleiderluft wärmer ist. Diese Veränderung der relativen Luftfeuchtigkeit ist je nach der Art der Bekleidung verschieden. Natürlich spielt bei allen diesen Prozessen die Bewegung der Luft eine große Rolle; so bewirkt z. B. ein Wind von 8 m pro Sek. bei 12°—13° eine erhebliche Anregung der Wärmeproduktion, zugleich vermehrt er den Wärmeverlust durch Strahlung und Leitung und erst bei höheren Temperaturen vermehrt er die Wasserverdunstung in erheblichem Maße.

Verfolgt man die Erscheinungen, welche nach reichlicher Nahrungszufuhr auftreten, über die erste Erhöhung des Kraftwechsels hinaus, so findet man schon am zweiten Fütterungstage einen größeren Energieumsatz als am ersten. Bei fortgesetzter Fütterung kann man eine allmählich zunehmende Wirkung der Kost beobachten, die in einem Wärmegleichgewichte endet, das durch den Zuwachs der Körpersubstanz nicht zu erklären ist, denn es steigt die Wärmeproduktion pro kg Körpergewicht. Diese Wärmesteigerung nennt Rubner die „sekundäre“. Diese sekundäre Nahrungswirkung besteht bei Eiweißzufuhr nur während der Steigerung des Eiweißansatzes. Nach erreichtem Eiweißgleichgewicht ändert selbst ein noch hinzutretender Fettansatz nichts an dem Energieumsatze. Dem Fett und Kohlenhydrate fehlt die sekundäre Nahrungswirkung. Aber nicht jeder Eiweißansatz bringt eine Änderung des Energieumsatzes mit sich, bei niederen Temperaturen und mäßigen Eiweißgaben findet trotz N-Ansatz keine vermehrte Wärmeproduktion statt, ebenso verhalten sich Tiere bei sehr hohen Temperaturen, bei denen die chemische Regulation vollkommen ausgeschaltet ist. Da aber in all diesen Versuchen vom Tiere Körperfett zersetzt wird, so ergibt sich daraus, dass der Eiweißansatz nur bei abundanter Kost von einer sekundären Nahrungswirkung gefolgt ist. Die Mehrung des Energieverbrauches fehlt, solange die regulatorischen Vorgänge des Hungerzustandes in ihrer Wirkung noch vorhanden sind, auch bei mittleren Temperaturen, ferner bei hohen Temperaturen trotz N-Ansatz, wenn partielle Inanition vorhanden ist. Wichtig ist, dass die ganze sekundäre Wärmesteigerung mit dem nachfolgenden Hungerzustand des Tieres plötzlich erlischt, die Nachwirkungen, soweit sie nicht durch den Körpergewichtszuwachs verständlich sind, reichen nicht über den ersten Hungertag hinaus. Eine Nachwirkung besteht nur insofern, als eine neuerliche überschüssige Eiweißkost den Gleichgewichtszustand

schneller herbeiführt als bei der ersten Fütterung. Da bei andauernder überschüssiger Eiweißkost der Organismus unter steigendem Eiweißansatz rasch ins Gleichgewicht kommt, so hat also dieselbe Kost an den einzelnen Tagen eine verschiedene Wirkung. Die Größe dieser Steigerung von Tag zu Tag ist eine Wirkung des Ansatzes. Die primäre und sekundäre Nahrungswirkung sind in ihrem gegenseitigen Verhältnis verschiebbar. Neben einer starken primären Wirkung kann eine kurzdauernde sekundäre oder umgekehrt vorhanden sein. Die Geschwindigkeit der Einstellung mit dem Nahrungsmateriale scheint mit dem Körperzustande in Zusammenhang zu stehen, je eiweißreicher der Körper ist, umso erheblichere Wirkungen hat derselbe Überschuß. Es handelt sich hier wohl um ein Analogon der von Voit gefundenen Tatsache, dass bei Eiweißzufuhr eine um so schnellere Einstellung des Gleichgewichtes erzielt wird, wenn eine Eiweißfütterung vorausgegangen ist. Durch den Eiweißansatz erlangt demnach der Körper unter Umständen die Fähigkeit, mehr zu zersetzen als dem Gewichtszuwachs entspricht.

Rubner hatte in früheren Arbeiten gezeigt, dass sich bei ruhenden, gleichmäßig genährten Tieren, die unter gleichen äußeren Bedingungen untersucht werden, immer der Einfluss der Oberflächenentwicklung auf die Wärmebildung zeigen lässt. Daraus lassen sich weiterhin gewisse Schlüsse auf die Wirksamkeit des N-Ansatzes beim Wachsenden für den Energieumsatz ziehen. Es steigt bei einer Vermehrung des N-Gehaltes des Körpers um 100% die Wärmebildung um 59%. Eine Parallele zwischen Wachstumsgesetz und N-Ansatz bei überschüssiger Kost zeigt ein Absinken des Energieumsatzes mit dem Zuwachs der Körpermasse. Wollte man die Massenschwankungen eines erwachsenen, hungern- den Tieres mit den Gewichtsschwankungen des wachsenden Tieres bezüglich ihres Einflusses auf den Energiewechsel als gleichwertig ansehen, so würde man einen Fehler begehen, weil beim Wachstum es sich um eine gleichmäßige Ausbildung aller Organe innerhalb der Organisation des Tieres handelt, während beim Hunger ein Zerfall einzelner Organe und Gewebe z. B. des Fettgewebes in den Vordergrund tritt. Es fragt sich deshalb, ob das Oberflächenwirkungsgesetz des Energiewechsels auch für die Gewichtsveränderungen des erwachsenen Tieres gilt. Gewiss bietet die Umrechnung des Energiewechsels auf die Gewichtseinheit viele Vorteile, aber die kg-Einheit ist trotzdem keine biologische Einheit. Rubner hat deshalb zum Vergleiche des Stoffumsatzes den N-Gehalt der Tiere seinen Berechnungen zu grunde gelegt, weil in den Fällen wo sich der Fettreichtum und die Wassermenge des Körpers rasch und ungleich ändern, die Einheit des Körpergewichtes keine hinreichend genaue Einheit darstellt, aber auch diese Methode hat ihre Mängel, wie Rubner selbst hervorhebt.

Die Veränderungen des N-Gehaltes des Tieres können in zweierlei Richtungen auf den Energieumsatz einwirken, erstens durch Veränderung desselben bei fortgesetztem Hungern und zweitens bei verschiedenen Ernährungszuständen. Bei den Hungerversuchen fällt der Energieumsatz mit dem Körpergewichte,

also mit der Masse des in den Organen abgelagerten N. Dabei ist aber zu bedenken, dass bei hungernden Tieren in den letzten Lebenstagen die Körpertemperatur ziemlich bedeutend absinkt, weil die Wärmeregulierung immer ungenügender wird. Diese Temperatursenkungen können nach allen anderweitigen Erfahrungen nicht ohne Rückwirkung auf den Energieumsatz bleiben, der davon gleichfalls herabgesetzt wird. Für den rapid verlaufenden Hungerzustand wird der Energieabfall am einfachsten mit der Masse in Rechnung gestellt, wobei es allerdings unentschieden bleibt, ob es sich um eine für alle Tiere geltende Regel handelt, und wie sich die Verhältnisse gestalten würden, wenn eine völlig normale Wärmeregulation mit voller Erhaltung der Körperwärme bestünde.

Rubner wendet sich dann gegen die Anschauung von Erwin Voit, wonach die Zersetzungsgröße bei allen homoiothermen Tieren pro 1 m² Oberfläche fast denselben Wert besitzen soll. Nach Rubner finden sich bei den Kaninchen gewisse Abweichungen von der Voit'schen Annahme, ferner wissen wir auch nicht, ob 1 m² Fläche bei verschiedenen Tieren dieselben physikalischen Abkühlungsbedingungen hat, da Dichte und Art der Behaarung von sehr verschiedenem Einfluss auf die Entwärmung sein müssen. Zudem sind auch manche Organe für die Wärmeabgabe von verschiedenem Werte, z. B. Kaninchenohren, Schwänze der Ratten und Mäuse. Deshalb kann sich bei verschiedenen Tieren keine absolute mathematische Beziehung zwischen Oberfläche und Wärmeproduktion nachweisen lassen. Das tierische Protoplasma ist keine einheitliche Verbindung in dem Sinne, dass gleichen Mengen gleiche Energieumsätze entsprechen. Die Zersetzungsgröße wird abgesehen von der Temperatur auch durch die äußeren Lebensbedingungen beeinflusst. Die Zellenenergie ist eine andere in einem 3 kg schweren Tiere als in einem 30 kg schweren; es wirken die äußeren Reize auf die beiden Organismen in einer zwar relativ entsprechenden, aber absolut höchst variablen Größe ein. Außer der dauernden Anpassung an gewisse unabweisliche Körperleistungen kommt noch die variable durch Nerveneinflüsse mit in Frage. Weiter sind die Verhältnisse zwischen Körpergewicht und Oberfläche beim hungernden Tiere anders als beim gut genährten. In Rubner's Versuchen betrug die relative Oberflächenzunahme bei verhungerten Mäusen und Ratten 30,7%. Andererseits bildet der nunmehr relativ reichlichere Pelz einen besseren Schutz gegen Wärmeverluste, dafür hat aber der Fettreichtum der Haut abgenommen. Nach Rubner's Experimenten geht im Hungerzustande der Energieumsatz der Abnahme des Körpergewichtes parallel, verhält sich also anders als während der Wachstumsperiode. Was hier vom akuten Zusammenbruch des Tierkörpers ermittelt wurde, gilt auch für protrahierten Hungerversuch. Daraus folgt aber nicht, dass nur die Masse des Tieres das Maß für den Energieumsatz darstellt, er hängt vor allem von den funktionellen Anforderungen ab, denen der ganze Organismus gerecht werden muss.

Im Hunger ändert sich die Zusammensetzung des Körpers

sehr wesentlich, doch ist die Verschiebung der einzelnen Körperbestandteile für den Energieumsatz nicht so wichtig, als dass die Fettverluste einen ganz anderen Einfluss auf den Verfall des Körpergewichtes haben wie die Eiweißstoffe mit ihrer fast zehnfach so großen Wirkung. Wäre der N-Gehalt des Körpers ein Maß für den Energieumsatz, so müsste im Hunger ein sehr großes Absinken der Wärmebildung stattfinden, was aber nicht der Fall ist. Durch funktionelle Anpassung muss vielmehr die sich verringere lebende Zellmasse lebhafter tätig sein, um den durch den Hungerzustand bedingten Verlust an „arbeitskräftigem Material“ auszugleichen. Hat auch das Eiweiß keinen allein ausschlaggebenden Einfluss auf die Größe des Energieverbrauches, so lassen sich viele Stoffwechselfvorgänge im Hunger und bei Fütterung bequemer und genauer darstellen, wenn man anstatt des Körpergewichtes seinen N-Gehalt der Berechnung zu grunde legt. In den Versuchen am Hunde und am Kaninchen fand sich für 1% N-Abnahme eine Verminderung der Wärmebildung um 1,13% bzw. 0,84%.

Rubner untersucht dann die Fälle von abundanter Eiweißfütterung, bei welchen der N.-Ansatz von einer Steigerung der Wärmebildung begleitet ist, die über das Maß der Massenveränderung des Körpers hinausgeht. Diese Wärmeveränderungen sind nicht so groß wie die primären, aber sie sind sicher vorhanden. Die mit dem N-Ansatz einhergehende Wärmemehrung bei abundanter Kost stellt ein Hindernis für exzessive Eiweißablagerung und Eiweißmast dar und fehlt da, wo der Eiweißansatz nur der Erhaltung des Individuums dient. Der regulierende Einfluss ist auch bei der durch gemischte Kost gegebenen Mehrung des Eiweiß vorhanden, wenn durch sie der Bedarf überschritten wird. Dabei wird auch Fett in die Mehrzersetzung hineinbezogen. Der bei zunehmendem Eiweißansatz auftretende Wärmezuwachs ist nur in der Periode der vermehrten Nahrungszufuhr aber nicht in der Nachperiode vorhanden. Durch die Eiweißzufuhr kommt eine Vermehrung des im Körper zirkulierenden Eiweiß zustande, wodurch andere Moleküle aus dem Umsatz verdrängt werden. Bei Verminderung der Eiweißzufuhr verschwinden dagegen diese nicht organisierten zirkulierenden Nahrungsvorräte zum Teile. Der Unterschied muss in funktionellen Aenderungen gesucht werden, die sich äußerlich zeigen in der Zunahme der Atemfrequenz, kleinen Temperaturzuwachsen, vermehrter Harnsekretion, vermehrten Wärmeverlusten durch die stärker durchblutete Haut. Während der Dauer des N-Ansatzes kommt es zu einer Mehrung der Säfte- bzw. Blutmasse, die mit einer regeren Herz- und Nierentätigkeit verbunden ist. Die Annahme, dass die sekundäre Wirkung eine rein funktionelle ist, lässt uns verstehen, dass mit Aufhören der abundanten Nahrungszufuhr die alten Energieumsätze entsprechend der Körpermaße oder Oberflächenwirkung wiedergefunden werden. Diese funktionelle Erklärung des starken Energiezuwachses bei überschüssiger Eiweißzufuhr ist aber keine einfache und befriedigende. Man wird sich in allen Erklärungsversuchen die spezifisch dynamische Wirkung des Eiweiß vor Augen halten müssen.

Die Beziehungen zwischen Energieverbrauch und Eiweißbestand, Eiweißverlust und Eiweißansatz sind zwar gesetzmäßige, aber den absoluten Werten nach ungemein wechselnde. Die Fähigkeit der abundanten Kost, bei geringem N-Ansatz starke, sekundäre Mehrung des Energieumsatzes herbeizuführen, hat nichts mit Änderungen der Grundeigenschaft der Protoplasmamasse des Körpers zu tun. Es wechselt vielmehr der Organbestand bzw. die N-Masse des Körpers in ihrem Energiebedürfnis; so sinkt während der Wachstumsperiode trotz fortschreitenden Eiweißansatzes der Energieverbrauch, während er beim Erwachsenen mit dem N-Ansatz steigt und ungewöhnlich hohe Werte erreichen kann. Der Gegensatz ist durch die hemmende Wirkung der zunehmenden relativen Verkleinerung der Oberfläche bedingt.

Um einen genaueren Einblick in die spezifisch-dynamischen Wirkungen der Nahrungsmittel zu bekommen, wird die muskuläre Wärmeregulation durch erhöhte Lufttemperatur ausgeschaltet. Dadurch können die Nahrungsmengen innerhalb des normalen Bedarfes bleiben und üben die Wirkungen einer überschüssigen Nahrung aus ohne die Störungen des Nahrungsansatzes. Außerdem werden die Tierversuche dadurch den Vorgängen beim Menschen ähnlicher, weil das Tier im Zustande der physikalischen Regulation sich befindet, in dem zu bleiben der Mensch nach Möglichkeit bemüht ist. Rubner untersucht deshalb die Wärmebildung nach Eiweiß-, Fett- und Kohlehydratzufuhr bei Tieren, die bei einer Lufttemperatur von 33° gehalten werden. Die Wärmebildung ist ja nach den zugeführten Nahrungsstoffen sehr verschieden, vor allem tritt auch hier die starke Wärmebildung nach Zufuhr von Eiweiß gegenüber den N-freien Stoffen sehr deutlich hervor. Mit keiner Nahrungskombination konnte ein Kraftwechselgleichgewicht erzielt werden, das dem Hungerkraftwechsel entspricht. Die Versuche zeigen auch wie nach Ausschaltung der chemischen Wärmeregulation und ohne Ueberschuss die Wärmewerte mit den wechselnden Nahrungsmengen hin und her schwanken. Diese Schwankungen fasst Rubner als die spezifisch-dynamischen Wirkungen der Nahrungsstoffe auf. Als wärmesteigernde Wirkung im Zustande der physikalischen Regulation und bei Zufuhr des Hungerbedarfes ergibt sich für reines Fleisch 30,9%, für Fett 12,7% und für Rohrzucker 5,8%. Diese spezifisch dynamischen Wirkungen lassen sich als durch eine Änderung der Drüsenarbeit bedingte nicht ausreichend erklären, namentlich nicht insoweit das Eiweiß in Betracht kommt. Denn die wärmesteigernde Wirkung des Fleisches ist nur durch das Eiweiß und nicht durch die Extraktivstoffe hervorgerufen; dem Leim kommt eine Wärmemehrung um 28% zu. Daraus folgt, dass die spezifisch-dynamische Wirkung durch die N-haltigen Gruppen im Molekül verursacht wird. Für den Leim fällt aber die beim Eiweiß beobachtete sekundäre Nahrungswirkung (bei langdauernder überreichlicher Zufuhr) weg, weil Leim nicht zum Ansatz kommt.

Die spezifische Wärmemehrung ist dieselbe, gleichviel ob weniger als der Hungerbedarf zugeführt wird, oder die Zufuhr dem-

selben entspricht oder ihn sogar unter bedeutender Ansatzwirkung übersteigt. Der Tierkörper muss also bei hohen Lufttemperaturen, die der Bluttemperatur nahe stehen, anders funktionieren als bei niederen Temperaturen. Ein Eiweiß zersetzendes Tier ist etwas anderes geworden als ein Fett oder Kohlehydrat zersetzendes. Das Wärmegleichgewicht, das sonst bei jeder Fütterungsart wechselweise besteht ist zum Teile aufgehoben. Bezeichnet man den Mindestkonsum an energetischem Material als ökonomisch, so sind Kohlenhydrate und annähernd auch Fette die ökonomischsten Nahrungsstoffe; das Fleischeiweiß ist es nicht, weil es bei ausgeschalteter chemischer Regulation die Wärmebildung enorm steigert. Die N-freien Stoffe sind deshalb bei hohen Temperaturen die zweckmäßigsten Nahrungsstoffe, wodurch auch ihre Wahl in den heißen Klimaten und ihre Bedeutung für die Kost der Fiebernden verständlich wird. Da sich bei ausgeschalteter chemischer Wärmeregulation nach Darreichung des Hungerbedarfes mit keinem Nahrungsstoff ein Kraftwechselgleichgewicht erzielen lässt, so muss, wenn ein Gleichgewicht erreicht werden soll, so viel über den Hungerbedarf zugeführt werden, als zur Abgleichung der spezifischen Wärmemehrung nötig ist. Diejenige geringste Nahrungszufuhr, welche ein Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben bei den gegebenen Temperaturen herstellt, nennt Rubner „das Fütterungsminimum“, seine Größe ist bei jeder Temperatur eine bestimmte, die sich aus der dynamischen Wirkung und der einsparenden Regulation ableitet. Bei einzelnen Temperaturen kann das Fütterungsminimum auch mit dem Hungerminimum zusammenfallen.

Steigert man bei den Tierversuchen von niederen Temperaturen ausgehend die Luftwärme, so gelangt man zu einem Punkte, wo ein Stoffwechselminimum innerhalb mehr oder minderer großer Temperaturbreite bestehen bleibt. Es ist der kleinste Wert, mit dem ein Tier im Nahrungsgleichgewicht bleiben kann, man könnte ihm als absolutes Fütterungsminimum bezeichnen, er ist aber für die verschiedenen Nahrungsstoffe verschieden. Das absolute Stoffwechselminimum, oder der minimalste Stoffverbrauch ist ein wichtiger biologischer Grenzwert; denn der niedrigste Temperaturgrad, bei dem er besteht, stellt die Grenze zwischen chemischer und physikalischer Regulation dar. Mit ihm enden jene eigentümlichen Regulationsvorgänge, die eine Besonderheit des Warmblütlers sind.

Nach den voranstehenden Auseinandersetzungen ist also eine abundante Kost jene, welche das Fütterungsminimum überschreitet, denn nur jener Anteil der Nahrungszufuhr, der das Fütterungsminimum überschreitet, kann zum Ansatz im Sinne der Gesamtkraftbilanz führen. Das Fütterungsminimum gewährleistet die volle Erhaltung des Individuums im Energiegleichgewichte und ist biologisch gleichwertig dem Energieverbrauch im Hungerstoffwechsel unter den gleichen Versuchsbedingungen. Bei niederen und mittleren Temperaturen ist demnach eine physikalische Gleichwertigkeit der Nahrung mit dem biolo-

gischen Bedarf zu konstatieren, während bei hoher Temperatur zwar eine biologische aber keine physikalische Gleichwertigkeit besteht. Bei hoher Temperatur arbeitet also der hungernde Körper etwas sparsamer als der ernährte. Unterhalb des Fütterungsminimums treten die isodynamen Vertretungswerte der verschiedenen Nahrungsstoffe am reinsten zu tage, weil die spezifische Wirkung auf den Gesamtstoffwechsel fehlt. Wird im Hungerminimum ein energetisches Gleichgewicht mit einem Verbrauch von z. B. 100 Cal erzielt, so müssen im Fütterungsminimum zu dem gleichen Zwecke 106,4 Cal Zucker, 114,5 Cal Fett oder 140,2 Cal Fleischsubstanz zugeführt werden. Diese Zahlen stellen die Vertretungswerte dar, wenn die physikalische Regulation jede Wärmeeinsparung unmöglich macht. Demgemäß ist auch das Eiweiß am wenigsten als Maß für den Energiebedarf des Körpers geeignet, denn das Energiegleichgewicht bei reiner Eiweißzufuhr führt je nach den Temperaturen, bei der die Untersuchung angestellt wird und nach Ausschluss der chemischen Regulation zu ganz verschiedenen Werten, man kommt dann zu völlig überschüssigen Verbrennungsgrößen. In der menschlichen Nahrung überwiegt aber das Eiweiß niemals in dem Maße wie in der Kost des Fleischfressers, oder gar wie in den Versuchen am Hunde, wo dem Eiweiß ein ganz unberechtigtes Übergewicht eingeräumt wurde, da der freilebende Fleischfresser keine überreichliche Eiweißmassen aufnimmt.

Rubner untersucht nun die Wärmequellen, aus denen nach Nahrungsaufnahme die vermehrte Wärmebildung fließt. Die Drüsen als solche anzusehen ist aus mehrfachen Gründen unzulässig.

Wenn man also die Prozesse der spezifisch dynamischen Wirkung, speziell jene des Eiweiß nicht auf die Drüsen allein beschränken kann, sondern auf umfangreichere Organgruppen oder auf Vorgänge in allen Zellen verteilen muss, so wird natürlich damit für die Drüsenzellen nicht das negiert, was der sonstigen Zellmasse als Eigentümlichkeit zukommt. Rubner glaubt sogar annehmen zu dürfen, dass wenn Eiweiß im Körper in größerer Menge verbrannt wird auch dann eine Vermehrung der Wärmebildung auftritt, wenn eine Darmpassage dabei nicht stattgefunden hat. Es würden also abgesehen von den Verdauungsprozessen die Vorgänge der Eiweißumlagerung- und Zersetzung mit einem gesteigerten Energieverbrauch (Abgabe) verbunden sein. Zur Stütze für diese Ansicht wird die Wärmebildung nach subkutaner Phloridzininjektion herangezogen, wobei nicht nur der C-Umsatz, sondern auch die N-Ausscheidung bedeutend ansteigt. Der durch die gesteigerte Eiweißumsetzung erzielte Wärmezuwachs beträgt 31,9% und stimmt somit gut mit dem überein, der bei Eiweißfütterung vom Darne aus erhalten wurde (30,9%). Demnach tritt auch ohne jede Resorptionsarbeit eine Mehrung der Wärmebildung ein, wenn im Körper selbst der Eiweißverbrauch sich erhöht.

Die Tatsache, dass dieselbe Gewichtsmenge Eiweiß einen ganz verschiedenen energetischen Erfolg erzielt bei niederer und bei

hoher Lufttemperatur, bei chemischer und bei physikalischer Wärmeregulation lässt schließen, dass die aus dem Eiweiß im Körper verfügbar gewordene Energie in zwei Teile zerlegt werden muss, von denen der eine aus biologischen Gründen voll benützbar ist, der andere aber nicht. Der Körper verwendet seine Spannkraft in zweifacher Weise: entweder wird durch die Umsetzungen wie bei einfachen chemischen Reaktionen Wärme frei, oder die Spannkraft wird zu eigenartigen Bewegungen der Materie verwendet, die das Leben selbst darstellen, und erscheint nach Durchgang dieser Energieform wiederum als Wärme. Zur Erhaltung des Lebens reicht die Wärme allein nicht aus, es müssen dazu vielmehr den Zellen nutzbare Spannkraften zugeführt werden. Außer dieser Energiequelle, kommt noch die freie Wärme in Betracht, welche aus allen anderen Prozessen und Umlagerungen stammt, die sich nach rein thermochemischen Gesetzen ermitteln lässt. Da nun die Wärme allein das Leben nicht erhalten kann, so ist sie auch für den Organismus kein unersetzlicher Verlust. Jedoch schützt die chemische Wärmeregulierung uns einmal gegen jeden gefährlichen Wärmeverlust und gestattet andererseits eine sonst für das Leben unbrauchbare Energieform, die Wärme, bis zur letzten Calorie der Zufuhr auszunützen.

Die physikalische Wärmeregulation scheidet hingegen die rein energetischen Vorgänge von den thermochemischen und anderweitigen unter Wärmebildung verlaufenden Prozessen, die unabhängig vom Zellenleben verlaufen. Von diesen Gesichtspunkten aus käme der spezifischen Wärmebildung eine große Bedeutung für die Erkenntnis des chemischen Abbaues im Körper zu. Bedeutungslos wäre diese Auffassung für den Stoffwechsel der Kaltblütler, die infolge des Fehlens der chemischen Regulation eine unvollkommene Ausnützung ihrer Nahrung hätten. Doch wären eigenartige Kompensationen möglich.

Wenn wir auch keine genauen thermochemischen Gleichungen über den natürlichen Abbau des Eiweiß aufstellen können, so fehlt es sicher nicht an Möglichkeiten, dass dabei in erster Linie durch die chemische Umsetzung Wärme unmittelbar frei werden kann.

Rubner wendet sich dann der Frage zu, wie groß der Energieverlust ist, dem wir die eigentlich nährnde Wirkung zuschreiben haben. Als wahren Nutzwert im Gebiete der physikalischen Regulation berechnet Rubner für 1 Teil N = 18,6 Cal; Leim und Eiweiß verlieren bei ihren Umsetzungen im Tierkörper 20–21% ihrer Gesamtenergie. Es kann demnach im Körper bei fehlender chemischer Regulation nur ein Teil des Eiweiß zur Deckung des Energiebedarfes verwendet werden, während ein sehr erheblicher Teil der zugeführten Energie für Prozesse verbraucht wird, die beim hungernden Tier nicht oder nicht in gleichem Umfange auftreten. Es ist die ungleiche Größe der spezifisch-dynamischen Wirkungen durch die ungleiche Zerlegung der Nahrung im Tierkörper bedingt; ferner haben wir reine Wärmeprozesse neben den energetisch, biologisch wertvollen Prozessen zu unterscheiden. Der energetisch wirksame Kern liegt im wesentlichen

im N-freien Rest des Eiweiß, vielleicht können auch geringe energetische Wirkungen bei der Verarbeitung des N-haltigen Teiles zustande kommen. Aus dem Eiweiß soll sich ein Kohlenhydrat (Dextrose, Glykogen) abspalten, das in den Kreislauf gerät und die eigentliche im Eiweiß vorhandene Energiequelle darstellt. Möglicherweise sind auch noch andere N-freie Spaltungsstücke oder auch größere N-haltige Abbauprodukte vorhanden, die eine energetische Wirkung entfalten können. Nach den gegebenen Darlegungen würde die Theorie von der Kohlenhydratabspaltung als Grundlage der spezifisch-dynamischen Wirkung des Eiweiß und der N-haltigen Nahrungsstoffe anzusehen sein und aus chemischen wie biologischen Gründen eine weitgehende Beachtung verdienen. Am weitesten hat Seegen die Kohlenhydrathypothese vertreten, der die gesamte Ernährung des Körpers durch den Blutzucker bestreiten lässt, welcher sich sowohl aus Eiweiß als auch aus Fetten bilden soll. Welche Prozesse der thermodynamischen Wirkung des Fettes zugrunde zu legen sind, wissen wir noch nicht, weil die Zuckerbildung aus Fett noch nicht erwiesen ist, und die Fetterlegung überhaupt noch nicht genügend aufgeklärt ist.

Allgemein ausgedrückt, wäre die ganze Wirkung der Nahrungsstoffe bedingt durch Abspaltung intermediärer Produkte mit Wärmeverlust, der für die Lebenszwecke selbst wertlos, nur durch die Wirkung der chemischen Regulation nutzbar wird. Neben diesen Prozessen würde die gesteigerte Zersetzung in den Drüsen im energetischen Sinne ganz zurücktreten. In welchen Organen sich die Spaltungen und Umsetzungen vollziehen, kann man noch nicht genau angeben. Die Eiweißspaltung in den N-freien und N-haltigen Teil und den weiteren Abbau hat man nicht auf die Drüsen beschränkt anzusehen, sondern er muss auf umfangreichere Zellgebiete verteilt sein.

Die Gesetze des Energie- und Nahrungsverbrauches werden verschieden erscheinen, je nachdem das Tier im Zustande der chemischen oder physikalischen Wärmeregulation sich befindet. Im ersteren Falle, bei den meisten Tieren unter mittleren Temperaturen die Regel, erscheinen im Energiegleichgewichte die Gesetze der rein isodynamen Vertretung, und bei gewissen Fällen überschüssiger Nahrungszufuhr, speziell bei ausschließlicher Eiweißkost, kommen die nicht mehr kompensierten Anteile des Wärmeüberschusses nach Maßgabe der spezifisch-dynamischen Wirkung zum Ausdruck, wobei sich geringe Abweichungen von den isodynamen Werten ergeben. Dagegen treten bei hoher Luftwärme, also im Zustande der physikalischen Regulation, nach abundanter Nahrungszufuhr die spezifisch-dynamischen Wirkungen rein hervor. Die namentlich von C. von Voit genauer studierte Mehrung der N-Ausscheidung nach größeren Eiweißgaben hatte man dahin gedeutet, dass das Eiweiß am leichtesten im Körper verbrannt werden kann; Rubner dagegen nimmt an, dass die Abspaltung der N-haltigen Gruppe des Eiweiß rasch erfolge und der N-freie Rest sich wesentlich wie ein Kohlenhydrat verhalte. Diese einfache Spaltung des Eiweiß würde die N-Ausscheidung nach Nahrungsaufnahme verständlich

erscheinen lassen, welche in ihrem zeitlichen Verlauf und Umfang mit den eigentlich energetischen Prozessen wenig zu tun hat. Trotzdem darf aber die Bedeutung des Eiweiß nicht unterschätzt werden, es ist der einzige Körper der in seiner Totalität angesetzt und belebt werden kann. Die thermochemischen Nebenwirkungen des Eiweiß lehren auch, dass unter Umständen für kürzere Zeitintervalle die Wärmeerzeugung mit den Stoffwechselforgängen sich nicht zu decken braucht, und dass die kalorimetrische Messung der Wärmeabgabe allein nicht immer ein Ausdruck des Wechsels der Lebensenergie zu sein braucht.

Nach Rubner's Theorie ist die primäre Nahrungswirkung am ersten Fütterungstage durch die Wirkung der Spaltwärme im weitesten Sinne zu erklären, wozu noch die Wirkung des N-Ansatzes hinzukommt. An den nächsten Tagen (sekundäre Nahrungswirkung) tritt ein akutes Ansteigen des Eiweißverbrauches ein, das unter geringer Zunahme des N-Bestandes zum Ausgleich führt. Dabei steigt die Wärmebildung rascher als der N-Ansatz. Die sekundäre Nahrungswirkung ist also nur die allmähliche Einstellung des ganzen Körpers unter Zunahme seines Organbestandes auf das Stoffwechselminimum für Eiweiß, das allerdings das entsprechende Hungerminimum um 40% des Energieumsatzes überschreitet. Mit den verschiedenen Eiweißgleichgewichtszuständen (im energetischen Sinne) sind also verschiedene Zustände des Körperbestandes verbunden. Die Grenzen für solche Verschiebungen des Gleichgewichtes müssen offenbar beschränkt sein. Für jedes Tier wird eine gewisse oberste Grenze der Ertragbarkeit der Eiweißzufuhr bestehen, für welche die Resorptions- und Entwärmungsverhältnisse maßgebend sein dürften, individuelle Faktoren, die auch von den äußeren Lebensbedingungen beeinflusst werden.

Rubner führt auch einen Versuch am Menschen an, wo bei überschüssiger Kost das Eiweiß eine typische spezifisch-dynamische Wirkung entfaltet. Aus den Untersuchungen über die Wirkungen der gemischten Kost sei hervorgehoben, dass die Mischung von Fleisch, Fett und Kohlenhydraten einer ausschließlichen Eiweißfetttdiät wesentlich überlegen ist. Reine Fleischdiät ist unrationell, weil sie mehr Eiweiß zur Herstellung des N-Gleichgewichtes erfordert und weil sie eine Vereinigung der beiden für die spezifische Wärmewirkung bedeutungsvollsten Stoffe darstellt. Bei Eiweiß- und Fettzufuhr kommt ein Nahrungsgleichgewicht erst bei einem Überschuss von 22,7% über den Hungerbedarf zustande, während bei gemischter Kost ein Überschuss von 8,4% genügt. Durch Rechnung findet Rubner für Menschen, dass bei gemischter Kost sein Fütterungsminimum um 11,1–14,4% über dem Hungerminimum (als Tagesmittel) liegt.

Die dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe äußert sich besonders bei der Überernährung und beim Ansatz, weshalb die richtige qualitative Zusammensetzung der Kost von weittragender Bedeutung ist. Was die richtige Bemessung der Eiweißzufuhr anbelangt, so muss hervorgehoben werden, dass eine überschüssige Eiweißzufuhr für das Organwachstum sicher-

lich nicht bestimmend ist, denn das Wachstum ist eine besondere Zellarbeit, die aus inneren uns unbekanntem Gründen innerhalb eines begrenzten Zeitraumes vor sich geht. Die natürliche Entwicklung bestimmt ihren Bedarf an Eiweiß, der an die bestimmten Wachstumspunkte angelagert wird; eine größere Zufuhr ändert nichts an diesen Gesetzen, wenn auch ein zu Wenig sie hemmen kann. Rubner und Heubner haben an einem Säugling beobachtet, mit welcher großer Energie das wachsende Gewebe Eiweiß anzieht und festhält. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Wirkung des Eiweiß beim Säugling auf komplizierte Verhältnisse zurückgeführt werden muss, unter denen der Ansatz ein wesentliches Moment darstellt, indem er den Umsatz bei gleicher Nahrungszufuhr ebenso wie beim Erwachsenen mindert.

Alle untersuchten Fütterungsgemische zeigen auch noch, wie das Eiweiß sich in den einzelnen Fällen, trotz seiner geringen Menge, im Gesamtergebnis doch wesentlich bemerkbar macht.

R. F. Fuchs (Erlangen).

Gustav Portig: Das Weltgesetz des kleinsten Kraftaufwandes in den Reichen der Natur.

II. Band: In der Astronomie und Biologie. Stuttgart, Verlag von Max Kiehlmann, 1904. Mk. 10.—, geb. Mk. 12.—.

Es ist keine ganz leichte Aufgabe, ein Werk sachgemäß zu besprechen, dessen Grundvoraussetzungen und letzte Absichten einem fremd sind, während man andererseits mit einem großen Teil seines Inhaltes in hohem Grade übereinstimmt.

Portig's großes Werk will den Dualismus als Welt- und Lebensanschauung beweisen und zwar beweisen aus der Naturwissenschaft; einem die Mathematik, Physik und Chemie in diesem Sinne behandelnden Bande ist vor kurzem der umfangreichere zweite, der Astronomie und Biologie, sowie vielen Allgemeinbetrachtungen gewidmete gefolgt.

Dualismus und sein Gegenstück Monismus sind hier ausdrücklich als metaphysische Lehren gefasst; Metaphysik kann man nun nach Ansicht des Referenten nur „beweisen“, wenn man sie bereits, und zwar in ihrer spezifischen Form, voraussetzt. So sehen wir denn auch, wenn wir uns den letzten Abschnitten seines Buches zuwenden, dass Portig in seine Erkenntnistheorie bereits die Begriffe der dualistischen und monistischen Lehre hineinträgt, so dass, was Ausgangspunkt aller Untersuchung hätte sein sollen, bereits deren Resultate enthält: Portig's Erkenntnistheorie“ ist gar keine solche, sondern ist bereits Metaphysik, und was er als Geschichte der Erkenntnislehre vorbringt, ist durchweg Geschichte der metaphysischen Philosophie.

Wer des Referenten Ansichten kennt, weiß, dass ihm Erkenntnistheorie eine voraussetzungslose Wissenschaft, dass ihm Metaphysik aber eine Unmöglichkeit bedeutet.

Man wird es daher nicht tadeln können, wenn diese Besprechung die metaphysischen Ansichten Portig's, welche zum Teil

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Fuchs R. F.

Artikel/Article: [Prof. Dr. Max Rubner: Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. 523-542](#)