

Sitzungsberichte
der
mathematisch-physikalischen Classe
der
k. b. Akademie der Wissenschaften
zu München.

Band XV. Jahrgang 1885.



München.

Akademische Buchdruckerei von F. Straub.

1886.

~
In Commission bei G. Franz.

Herr v. Voit legt eine Abhandlung des Herrn Professors Dr. Max Rubner vor:

„Beiträge zur Lehre vom Kraftwechsel.“

I. Der Einfluss abundanter Kost auf die Wärmebildung.¹⁾

Vor einiger Zeit habe ich die experimentellen Beweise erbracht, dass durch die Zufuhr von Nahrungsstoffen, wenn letztere einem Organismus (Warmblüter) nicht wesentlich mehr an wärmespendendem Material zuführen als derselbe im Hungerzustand an Wärme produziert hätte, keine oder nur eine ganz unwesentliche Vermehrung der täglichen Wärmebildung eintritt (isodyname Vertretung).

Man wird sich nun zunächst weiter die Frage vorlegen, was geschieht, wenn durch die Zufuhr die eben bezeichnete Grenze überschritten wird. Namentlich durch die Versuche von Pettenkofer und Voit ist dargethan worden, dass im Allgemeinen bei reichlicher Fütterung Ansatz der zugeführten Stoffe, unter Umständen aber wohl auch ein reichlicher Verbrauch an Stoffen nachgewiesen werden kann. In den Versuchen der genannten Autoren kommen fast durchgehends lange Fütterungsreihen in Betracht, bei welchen Veränderungen des Körpers des Thieres nicht ausgeschlossen waren und auch nicht ausgeschlossen bleiben sollten, da es sich ja dabei um die Auffindung der Gesetzmässigkeit des Ansatzes handelte. Es ist aber wünschenswerth und von grossem theoretischen Interesse, die einzelnen wirksamen Faktoren

1) Die hier mitgetheilten Versuche wurden im physiol. Institut zu München ausgeführt.

scharf zu trennen, hier also die unmittelbare Wirkung reichlicher Nahrungszufuhr von der Wirkung der durch den Ansatz bedingten qualitativen und quantitativen Veränderungen des Körpers, und so habe ich denn schon vor langer Zeit begonnen, zu untersuchen, welches die Grösse des Kraftumsatzes (Wärmebildung) unmittelbar an den ersten Tagen reichlicher Zufuhr sei. Da ich nicht hoffen kann, gleich jetzt die Versuche in ausführlicher Publikation bekannt zu geben, weil andere Berufspflichten die Zeit in Anspruch nehmen, so theile ich in Kurzem die Resultate mit. Die Methoden, deren ich mich zur Untersuchung der Wärmeproduktion bediente, sind schon früher angegeben; die calorischen Werthe für die zersetzten Stoffe sind nach eigenen Beobachtungen berechnet worden. Die Ergebnisse können wie folgt, mit Ausserachtlassung minder wesentlicher Punkte, zusammengefasst werden.

1) Bei jedweder Art **abundanter** Zufuhr lässt sich gleich am ersten Tage der Fütterung eine reichlichere Wärmebildung verglichen mit dem vorhergehenden Hungertage nachweisen. Dieselbe hält an oder nimmt an den späteren Tagen bei gleichbleibender Zufuhr zu.

2) Die **Eigenwärme** des Thieres (Hundes) ist bei **abundanter Kost** nur wenig geändert. Im Mittel mehrerer Beobachtungstage wurden erhalten:

	Anfang des Versuchs ¹⁾	5 Uhr Nachm.	Ende des Versuchs
Hunger	38.08	38.46	38.10
Mässige Fleischkost	38.11	38.50	38.09
Sehr reichlich Fleisch ²⁾	38.16	38.74	38.17
Wenig Knochen	38.10	38.65	38.45
Sehr reichlich Fett ²⁾	38.45	38.70	38.30
Sehr reichlich Kohlehydrat ²⁾	38.30	38.55	38.45

1) Morgens 11 Uhr.

2) Die gefütterten Nahrungsstoffe waren dem Verbrennungswerthe nach gleichwerthig.

3) Die einzelnen Stoffe zeigen ein spezifisches Vermögen, die Wärmebildung anzuregen. Um diess darzuthun, wurde im Allgemeinen folgende Versuchsanordnung gewählt:

Der Hund (25 Kilo schwer) hungerte zunächst mehrere Tage, indem gleichzeitig die Stoffzersetzung und der Kraftwechsel bestimmt wurde. Dann erhielt er zwei Tage Eiweiss (als Fleisch) zugeführt, dessen Verbrennungswerth genau bekannt war, und hungerte darauf wieder zwei Tage. Dann folgten zwei Tage mit Fettfütterung. Der Verbrennungswerth des Fettes, welches zugeführt worden war, entsprach gerade der Verbrennungswärme des verabreichten Eiweisses. Nach weiteren zwei Hungertagen erhielt der Hund eine in genannter Weise berechnete Menge von Kohlehydraten.

Derartige Reihen wurden an zwei Hunden durchgeführt. An dem grösseren mehrere in ganz gleicher Weise; die dabei erhaltenen Werthe enthält die folgende Tabelle.

Art der Zufuhr	Wärmebedarf des Thieres in Cal. (pro 24 St.) ¹⁾	Wärmewerth der Zufuhr in Cal.	Wärmewerth der Zersetzung in Cal.	Die Zufuhr übersteigt den Bedarf um x ^o /o	Die Wärmebildung steigt an den Fütterungstagen gegenüber den Hungertagen um x ^o /o	Von dem im Ueberschuss zugeführten Nahrungsstoffe wird zersetzt (nach Cal. berechnet) in %.
Eiweiss	944	1549	1131	55	19.7	30.9
Fett	944	1549	1009	55	6.8	10.7
Kohlehydrat	944	1549	1040	55	10.2	15.9

Am meisten Wärme wird durch überschüssige Eiweisszufuhr erzeugt, weit weniger durch

¹⁾ Als Wärmebedarf wird die im Hungerzustand producirte Wärmemenge gerechnet.

überschüssige Kohlehydrate, am wenigsten durch Fett; demgemäss wird also bei überschüssiger Eiweisszufuhr am wenigsten, bei Kohlehydrat mehr, bei Fett am meisten angesetzt. Die Gefahr fett zu werden, ist demnach bei reichlicher Fettkost am grössten.

4) Von dem zugeführten Ueberschusse scheint — bei Eiweiss wenigstens — auch wenn man die Grösse des Ueberschusses variirt, ein nahezu gleichbleibender Bruchtheil zersetzt zu werden.

Der Ueberschuss beträgt in ‰	Die Wärmebildung steigt gegenüber dem Hunger an um x ‰	Von dem Ueberschuss wird zersetzt in ‰ (auf Cal. gr.)	Von dem Ueberschuss wird angesetzt
55	19.7	36.1	63.9
131	44.0	34.9	65.1

Die maximalste Wirkung der Steigerung der täglichen Wärmebildung wurde bei Eiweiss bei einem Wärmeüberschuss von 131 ‰ mit 44 ‰ Zuwachs erreicht (Mittel aus zwei Versuchsreihen).

Die Nahrungsstoffe entfalten, wenn man diese Versuche mit meinen früher publicirten vergleicht, in dem Organismus scheinbar ganz verschiedene Wirkungen, je nachdem die Menge der Zufuhr variirt wird. — Das eine Mal bleibt die Menge der täglich produzierten Wärme fast ganz ungeändert,¹⁾ das andere Mal tritt eine namhafte Vermehrung der Wärmeproduktion auf. Die Erklärung dieser verschiedenen Wirkung kann man mit wenigen Worten bringen.

Man muss sich vergegenwärtigen, dass beim Hungerzustand und bei mittlerer Lufttemperatur ein sehr erheblicher Theil der producirtten Wärme aus den Muskeln stammt

1) Zeitschr. für Biolog. Bd. 19 p. 313 ff.

und jene Zellen, welche in Beziehung zur Aufnahme der Nahrungsstoffe stehen, wenig thätig sind und wenig Wärme produziren. Wenn aber die Lufttemperatur steigt, die Abkühlung abnimmt, so schränken die Muskeln ihre Thätigkeit ein: das gleiche kann offenbar geschehen, wenn die Drüsenzellen und diesen zugehörige Gebiete von einem Reiz getroffen werden, welcher die Wärmeproduktion mehrt: die Muskeln werden entlastet. Indem also hier zwischen Muskeln und Verdauungsapparat Compensationen eintreten, kann die Wärmemenge, welche von einem gefütterten und hungernden Thier geliefert wird, ganz gleich sein, nur die Quellen der Wärme haben sich geändert.

Die Ausschaltung der Muskeln als wärmeregulirendes Organ hat natürlich auch eine gewisse Grenze. Es trifft sich nun, dass im Allgemeinen die bei Aufnahme von Nahrungsstoffen durch Umsetzung in den mit der Verdauung zusammenhängenden Drüsen gebildete Wärme, selbst wenn die ersteren (Nahrungsstoffe) hinreichen, den Wärmebedarf zu decken, eine kaum bemerkbare Steigerung der Tageswärme hervorruft, sondern offenbar nur dazu dient, die Muskeln auszuschalten. Geht man mit der Zufuhr über diese Grenzen hinaus, so macht sich ein Steigen der Tageswärme bemerkbar. Die durch die Nahrungsstoffe in den Drüsen erregten Umsetzungen, betragen nach dem Wärmewerth gemessen nur einen Bruchtheil des Wärmewerthes der Zufuhr. Wir sehen desshalb, dass auch nur ein bestimmter Bruchtheil des Ueberschusses der Zufuhr als Wärmezuwachs auftritt (cfr. Nr. 4).

Die Wirkung der abundanten Zufuhr, d. h. der Wärmezuwachs gegenüber der Wärmeproduktion an den Hungertagen, muss auch abhängig sein von der absoluten Temperatur. Nehmen wir den Fall, dass ein hungerndes Thier ansteigend

in einen höher temperirten Raum gebracht werde, so gibt es bekanntlich eine Grenze, über welche hinaus man mit der Erhöhung der Lufttemperatur nicht gehen kann, ohne die Eigenwärme des Thieres zu erhöhen. In diesem Zustande des Thieres wird nur wenig Wärme von den Muskeln geliefert, weil ja auch die Abkühlung eine unbedeutende ist; wenn wir nun einen Reiz auf die Drüsen wirken lassen, so muss jeder Reiz, der sonst latent blieb, weil in der Thätigkeit der Muskeln eingespart werden konnte, hier zum Ausdruck kommen. In der Nähe dieser Grenze müssten demnach die Wirkungen der Zuführung der Nahrungsstoffe auf die Gesamtwärmeproduktion viel bedeutender werden, als ich sie angegeben. Es kann daher an dieser Stelle nochmal hervorgehoben werden, dass die Beziehungen der Nahrungsstoffe zur Wärmeproduktion, wie wir sie eben geschildert, angestellt sind bei mittleren Lufttemperaturen und bei diesen, sowie für absteigende Temperaturen Geltung haben.

II. Ueber physikalische und chemische Wärme-Regulation.

Es wird jetzt fast allgemein angenommen, dass die Erhaltung der Eigenwärme der Warmblüter auf einer chemischen Regulation beruhe und dass die Muskeln der regulirende Apparat seien. — Wenn die Abkühlung zunimmt, wird durch die Innervation der Muskeln eine intensivere Zersetzung in denselben hervorgerufen. Es ist wohl nicht nöthig, näher auf die Versuche von Colasanti, Finkler, Voit und Anderer, welche die hieher gehörigen Thatsachen feststellten, einzugehen und erwähne ich auch nur kurz die von mir angestellten Versuche über den Einfluss der Oberflächenentwicklung auf die Zersetzung und Wärmebildung, welche das gleiche Prinzip der chemischen Wärmeregulirung darthaten.

Durch theoretische Ueberlegungen, auf welche einzugehen hier nicht der Platz ist, veranlasst, habe ich nun der

Wärmeregulation reichlich gefütterter Thiere (es ist dabei stets abundante Kost gegeben worden) meine Aufmerksamkeit geschenkt. Die Resultate, welche ich dabei erhalten, dürften zum Theil unerwartete sein, im Ganzen aber dazu beitragen, manche Versuche und Angaben über Wärmeregulation, welche den heutigen Vorstellungen entgegen sind, in Einklang mit letzteren zu bringen.

Zunächst ging ich darauf aus, zuzusehen, ob sich mit Hilfe der mir zur Benützung stehenden Apparate und bei kleinen Temperaturdifferenzen eine chemische Regulirung nachweisen liesse. Die Resultate, welche ich an einem kleinen, 6 Kilo schweren Hunde erhalten habe, waren folgende:

Der Hund lieferte

bei 13.8° pro 1 Kilo Körpergew. an Wärme pro 24 St. 78.68 Cal.

"	18.0°	"	"	"	"	"	67.06	"
"	14.9°	"	"	"	"	"	74.74	"
"	17.3°	"	"	"	"	"	69.78	"

Das Thier hungerte; die Beobachtungen beziehen sich auf vier unmittelbar auf einander folgende Versuchstage. Aus den Zahlen ergibt sich, dass der Hund auf das Feinste auf die Temperaturunterschiede reagirte; jede Erhöhung der Lufttemperatur verminderte die Wärmebildung, jedes Sinken regte sie an. In Zahlen ausgedrückt, stieg die Wärmebildung beim Sinken der t um 1° um 3.56%; beim Steigen der Temperatur sank die Wärmebildung um 3.18% pro 1°. Eines weiteren Beweises, dass die geübte Methodik eine vorzügliche ist, um auch kleine Wirkungen darzuthun, bedarf es nicht.

Zu den eigentlichen Versuchen benützte ich dann einen grossen 25 Kilo schweren Hund. Ich beobachtete ihn 4 Tage bei Hunger mit Variation der Temperatur und dann 4 Tage unmittelbar darauf bei abundanter Kost gleichfalls mit Variation der Temperatur. Der Kostüberschuss betrug 50% über den Bedarf.

Bei Hunger ergab sich:

bei 11.8°	pro Kilo und 24 Stunden	Cal. 40.60 ¹⁾
" 15.9°	" " " "	" 35.99
" 12.9°	" " " "	" 39.13
" 17.5°	" " " "	" 35.22

Bei Fütterung:

bei 13.9°	pro Kilo und 24 Stunden	Cal. 46.00
" 19.3°	" " " "	" 47.54
" 13.0°	" " " "	" 48.68
" 20.2°	" " " "	" 49.83

Während also bei Hunger das Thier scharf allem Wechsel der Temperatur in seiner Wärmehaltung folgte, sind die Verhältnisse beim gefütterten Thier völlig andere: bei abundanter Fütterung ist die chemische Wärmeregulation aufgehoben, trotz Zunahme der Temperatur der umgebenden Luft wird nicht weniger an Wärme produziert, sondern die nemliche Wärmemenge. Dabei muss der überschüssigen Wärme ein neuer Abfluss geschaffen werden, und zwar durch physikalische Mittel; die Thiere legen sich mit ausgestreckten Beinen auf den Boden, ihre Oberfläche vergrößernd. Umgekehrt, wenn die Temperatur sinkt, wird deshalb nicht mehr Wärme produziert wie vorher, sondern auch die gleichbleibende Menge, nur die Wege für die Wärmeabfuhr werden gekürzt. Die tägliche Wärmeproduktion ist an den Fütterungstagen nicht ganz gleich geblieben, sondern allmählich angestiegen. Dieses Ansteigen bildet bei reichlichem Ueberschuss die Regel.

Obschon durch die angeführten Resultate eine physikalische Wärmeregulation ausser Zweifel steht, so habe ich

1) Aus diesen Zahlen kann man ableiten, dass die chemische Wärmeregulation nicht gerade direkt proportional der Temperaturänderung entspricht. Ich komme auf diese Verhältnisse in der ausführlichen Publikation zurück.

doch noch einen weiteren siebentägigen Versuch ausgeführt. Die gefütterte Fleischmenge war kleiner als jene des ersten Versuches; dadurch gelang es auch, das Ansteigen der Wärmebildung an den Fütterungstagen auszuschliessen.

Die Zahlen sind:

an den Fütterungstagen producirt der Hund				
	bei 19.5	pro Kilo	und Tag	42.64 Cal.
	23.7	"	"	41.83 "
	18.2	"	"	41.13 "
	24.8	"	"	41.10 "
bei Hunger	bei 13.4	"	"	39.65 "
	19.5	"	"	35.10 "
	27.4	"	"	30.82 "

Die Resultate der ersten Versuchsreihe bestätigten sich also vollkommen. Wenn man bei mittlerer Temperatur mit der Fleischmenge noch weiter heruntergeht, so dass nur etwa soviel an Fleisch gegeben wird als das Thier zur Erhaltung der Körperwärme nöthig hat, dann hat die Fütterung diese die chemische Regulation aufhebende Wirkung nicht, wie ich mich durch eine Versuchsreihe überzeugte.

Um die Wirkungen der Wärmeregulation rein zu zeigen, kann man nur ungefüttete Thiere verwenden, und werden demnach viele der früheren Angaben über Wärmeregulation einiger Correkturen bedürfen.

Das Bestehen der physikalischen Wärmeregulation beweist uns, dass der Muskelapparat vollständig in seiner Thätigkeit ausgeschaltet ist und dient der in der vorhergehenden Mittheilung ausgesprochenen Anschauung über die Beziehungen zwischen Muskel- und Drüsenapparat als Stütze. Der Organismus bedient sich der chemischen Regulation, wenn er zu sparen hat, der physikalischen, wenn er im Ueberflusse lebt. Es kann hier gleich hervorgehoben werden, dass beide Arten der Regulation sehr wohl täglich bei dem Menschen

nebeneinander vorkommen können, nach reichlicher Mahlzeit der physikalische, im Uebrigen die chemische Regulation. Die mechanische Arbeit erfordert gerade wie die lebhafteste Drüsenenthätigkeit die erstere; es kommen desshalb auch bei Arbeitern, welche ähnliche Arbeitsleistungen haben, klimatische Verhältnisse in ihrer Wirkung auf den Stoffverbrauch nicht zum Ausdruck.

III. Einfluss der Jahreszeit auf den Kraftwechsel.

Seit langer Zeit bemüht, die Einflüsse, welche auf den Kraftwechsel von Bedeutung sind, zu bestimmen, habe ich an dem grossen Hunde, welcher zu vielen meiner Versuche gedient hat, zu verschiedenen Zeiten den Umsatz, beziehungsweise die Wärmebildung untersucht. Der Hund erhielt an den Tagen, welche er im Respirationsapparate zubrachte, kein Futter. Im Ganzen liegen 22 Versuche vor; die in der Zeit sich naheliegenden vereinigt, ergeben folgende Zahlen:

Zeit	Mittleres Körpergewicht in Kilo	Cal. pro 24 Stunden pro Kilo auf 15° C. reduziert.
Juni 1882	20.3	37.10
Juni 1883	23.5	40.10
Juni 1884	25.5	37.02
März 1885	24.2	37.28
Mai 1885	26.2	37.28

Einen Werth von Juni 1883 ausgenommen, zeigt der Hund in seinem Verhalten fast ein völliges Gleichbleiben seiner Zersetzungen und seiner Wärmebildung. Auch wesentliche Schwankungen seines Körpergewichts ändern nichts an der Gleichmässigkeit. Ein Einfluss der Jahreszeit lässt sich nicht darthun.