Der Gasstoffwechsel bei extremen Außentemperaturen in seinen Beziehungen zur Körperoberfläche.

Der zeitliche Ablauf der Kohlensäureproduktion und des Sauerstoffkonsums bei extremen Außentemperaturen.

Von

Hans Murschhauser.

(Aus dem Laboratorium der akademischen Kinderklinik in Düsseldorf
[Direktor Prof. Dr. Schloßmann].)

(Der Redaktion zugegangen am 10. Mai 1912.)

Der Stoffwechsel des Tieres in seiner allgemeinsten Bedeutung ist aufzufassen als Stoffaustausch mit der Umgebung. Nach dieser Definition erübrigt sich eigentlich der Hinweis darauf, daß der Stoffumsatz in einem Abhängigkeitsverhältnis zu der Umgebung steht. Es war demnach zu erwarten, daß der respiratorische Stoffwechsel des Tieres durch Variationen in der Beschaffenheit der atmosphärischen Luft hinsichtlich ihres Sauerstoffgehaltes, ihres Druckes, ihrer Temperatur und Feuchtigkeit beeinflußt würde.

Vor allem hatte die Frage, welchen Einfluß die Temperatur auf den Gasstoffwechsel ausüben würde, schon frühzeitig das ihr gebührende Interesse bei den Physiologen wachgerufen.

Die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Temperatur fand ihren Ausdruck schon darin, daß kleinere Tiere unter sonst gleichen Verhältnissen bei ein und derselben Außentemperatur pro Gewichtseinheit mehr Kohlensäure produzierten und mehr Sauerstoff konsumierten als größere Tiere, ohne daß damals diese Beziehung erkannt worden wäre. Ja, die erhaltenen Resultate verleiteten vielmehr zu dem Schlusse, daß in der Jugend der Umsatz lebhafter sei als im späteren Alter. Da sich eine bessere Erklärung nicht finden ließ, schrieb man diese Erscheinung einer gewissen Beschaffenheit des Protoplasmas der jungen Zelle zu.

Dieser Auffassung trat C. Bergmann in seiner Abhandlung über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere entgegen mit dem Hinweis darauf, daß kleinere Tiere im Verhältnis zu ihrer Körpermasse eine größere Oberfläche haben und deshalb bei gleicher Außentemperatur einen größeren Wärmeverlust von seiten derselben erleiden als größere Tiere. Daraus folgt aber, daß die zur Erhaltung des Wärmegleichgewichtes nötige Wärmeproduktion beim kleineren Tiere größer sein muß als beim größeren Tier. Tatsächlich zeigte sich nun, als C. Bergmann die früher gewonnenen Resultate auf die Oberflächen-einheit berechnete, eine hinreichende Übereinstimmung des Gasstoffwechsels verschieden großer Tiere.

Die von Bergmann aufgestellte Hypothese fand eine experimentelle Bestätigung durch Rubner.¹⁾ Letzterer bewies durch seine Versuche an hungernden Hunden, daß die Zersetzung in dem Maße steigt, als die Oberflächenentwicklung zunimmt, d. h. daß für eine bestimmte Anzahl Quadratcentimeter Oberfläche eine gleiche Anzahl Wärmeeinheiten abgegeben wird; mit anderen Worten, der Gesamtstoffwechsel hungernder Hunde verläuft direkt proportional der Oberfläche. Rubner kommt dabei zu dem Schlusse, daß dieses Gesetz der Proportionalität zwischen Stoffwechsel und Oberfläche nicht allein für den Hund gelte, sondern auf alle Warmblüter zu übertragen sei, und daß auch die Unterschiede, welche sich zwischen jungen und alten Individuen ergeben hatten, ausgeglichen würden, wenn man den Umsatz auf die Flächeneinheit umrechnete.

Während sich nun Slowtsoff²⁾ auf Grund experimenteller Forschung dieser Lehre anschloß, stieß Rubner bei v. Hösslin³⁾, Zuntz⁴⁾ und Voit⁵⁾ auf lebhaften Widerspruch. Außer diesen Forschern waren es besonders noch Söndén und Tigerstedt,⁶⁾ sowie Magnus-Levy und Falk,⁷⁾ die bei ihren Versuchen am Menschen zu dem Resultate gelangten, daß Unterschiede im Stoffumsatz auch bei Zugrundelegung der Körperoberfläche noch existierten und daß der Gaswechsel im jugendlichen Alter auch bei Berechnung auf die Flächeneinheit größer sei als im Mannesalter.

Im Gegensatze hierzu bestätigen wieder neue Befunde von

Schloßmann und Murschhauser⁸⁾ die Rubnersche Theorie. Sie stellten den Gasstoffwechsel eines Säuglings an dessen 144., 284. und 380. Lebenstage fest und fanden in den 3 Versuchen vollständige Proportionalität zwischen Gasstoffwechsel und Oberfläche. Schloßmann und Murschhauser⁹⁾ haben außerdem bei Ermittlung des Grundumsatzes gefunden, daß der Säugling pro Stunde und Quadratmeter Oberfläche 11 g Sauerstoff konsumiert und 12 g Kohlensäure produziert. Dieser Befund deckt sich mit dem von Atwater,¹⁰⁾ der die Kohlensäureproduktion eines 22jährigen Mannes im Hungerzustande zu 11,86 g pro Quadratmeter und Stunde feststellte.

Eine weitere Stütze nach beiden Richtungen hin, sowohl was die verschiedene Größe als das verschiedene Alter betrifft, erhielt die Rubnersche Anschauung durch Versuche, die H. Kettner¹¹⁾ mit Meerschweinchen ausführte. Die Versuche Kettners erstreckten sich auf Tiere jeden Alters und jeder Größe; die Gewichte der untersuchten Tiere schwankten zwischen 170 und 894 g. Die Kohlensäureproduktion betrug pro Stunde und 100 g beim kleinsten Tiere 129 ccm, beim größten 55 ccm, entsprechend einer Differenz von 135 %; dagegen hielt sie sich bei Berechnung auf die Oberflächeneinheit ziemlich konstant; Maximum und Minimum differierten um nur 30 %.

Die bisher geschilderten Tatsachen beziehen sich auf Versuche, die bei mittlerer Außentemperatur angestellt worden waren. Sie haben zu dem Ergebnis geführt, daß der Gasstoffwechsel im Hunger für Individuen verschiedener Größe und verschiedenen Alters, aber einer und derselben Rasse, einen einheitlichen Wert ergibt, wenn man die Berechnung auf die Oberflächeneinheit vornimmt. Diese Tatsache wurde erklärt durch den differenten Wärmeverlust, den Tiere verschiedener Größe von seiten ihrer Oberfläche erfahren, und die dadurch bedingte veränderte Wärmeproduktion.

Wenn nun wirklich der differente Wärmeverlust, den Tiere verschiedenen Gewichtes bei ein und derselben Außentemperatur erleiden, die Verschiedenheit der Wärmeproduktion verursacht, so ist zu erwarten, daß ein und dasselbe Tier einen mit der Temperatur wechselnden Wärmeverlust erfährt und seine Wärme-

produktion bis zu einem gewissen Grade auf den jeweiligen Verlust einstellen wird. Jede Temperaturerniedrigung müßte darnach eine Vermehrung, jede Erhöhung eine Verminderung des Stoffumsatzes zur Folge haben.

Der Einfluß der Temperatur auf den Gasstoffwechsel ist eine der meist umstrittenen Fragen der gesamten Stoffwechselphysiologie, und sowohl bezüglich der Apparatur als der Resultate herrschten unter den Physiologen fortwährende Meinungsverschiedenheiten. Denn während der eine Teil der Forscher einen deutlich erkennbaren Einfluß konstatieren konnte, spricht der andere Teil der Außentemperatur jedwede Beziehung zum Stoffwechsel ab. Der schroffe Gegensatz zwischen den bisherigen Befunden deutet schon darauf hin, daß nur ein tiefes Eindringen in alle Details früherer Arbeiten Aufschluß über die Ursache der vorliegenden Widersprüche zu bringen vermag.

Zunächst läßt sich nicht in Abrede stellen, daß bei den älteren Arbeiten Bedenken gegen die Apparatur und die damals noch recht ungenauen gasometrischen Methoden erhoben werden können. Um so interessanter ist es, daß bereits Lavoisier¹²⁾ als erster im Verein mit Seguin feststellen konnte, daß der Warmblüter in der Kälte mehr Sauerstoff verbraucht als in der Wärme.

In Übereinstimmung hiermit fand Vierordt¹³⁾ die Kohlensäuremenge und v. Liebig den Sauerstoffverbrauch in der Kälte erhöht. Liebermeister¹⁴⁾ konnte ein Steigen der Kohlensäureproduktion durch kalte Bäder um das dreifache feststellen und Sanders-Ezn,¹⁵⁾ der die Temperatur zwischen 9° und 37,5° variierte, sah eine Abnahme der Kohlensäureausscheidung und der Sauerstoffaufnahme in der Wärme eintreten. Allein die Resultate von Sanders-Ezn haben wegen nachgewiesener Undichtigkeiten der von ihm verwendeten Schnauzenkappen, sowie aus später zu erörternden Gründen an Wert eingebüßt. Dagegen hat Colasanti¹⁶⁾ mit seinen Versuchen an Meer-schweinchen ein wertvolles Zahlenmaterial erbracht. Er beobachtete bei einem Temperatursturz von 16,9° auf 7,3° eine Steigerung der Kohlensäure um 30%, des Sauerstoffs um 24%; und noch stärker waren die Ausschläge für einen Temperatur-

abfall von $21,3^{\circ}$ auf $7,8^{\circ}$; die Zunahme für die Kohlensäure betrug in diesem Falle 43, für den Sauerstoff 45%. In den Versuchen von Finkler¹⁷⁾ liegen ähnliche Differenzen vor; er fand gegenüber einer Temperatur von $26,2^{\circ}$ bei $3-6^{\circ}$ die Kohlensäure um 47, den Sauerstoff um 66% erhöht. In einer über Monate ausgedehnten Versuchsperiode hat Herzog Carl Theodor¹⁸⁾ den Gasstoffwechsel einer Katze verfolgt und dabei konstatiert, daß beim Sinken der Außentemperatur von $16,0^{\circ}$ auf $5,5^{\circ}$ eine Zunahme der Kohlensäureausscheidung und der Sauerstoffaufnahme um 40%, beim Steigen von 16° auf $30,8^{\circ}$ eine Abnahme um 31% eintrat. Auch die Versuche von Röhrig und Zuntz¹⁹⁾ an tracheotomierten, in kaltes Wasser versenkten Kaninchen ergaben einen Anstieg der Kohlensäure und des Sauerstoffs.

Auf Grund eigener Versuche mit Kaninchen, die mit Curare vergiftet waren, oder deren Rückenmark durchschnitten war, kommt Pflüger²⁰⁾ unter gleichzeitiger Heranziehung früherer Resultate zu dem Schlusse:

1. Der Stoffwechsel steigt und fällt proportional der Temperatur im Rektum;

2. Ist das zentrale Nervensystem unversehrt, so addiert sich dazu dessen Wirkung: es steigert innerhalb weiter Grenzen den Stoffwechsel um so energischer, je stärkerer Abkühlung die Oberfläche des Tieres ausgesetzt wird;

3. Bei extremen Rektaltemperaturen überkompensiert die Wirkung der Innentemperatur den Effekt des Nervensystems, so daß maximale Werte bei hoher Temperatur und minimale bei niedriger eintreten.

Diesen Ergebnissen stehen eine Reihe anderer Beobachtungen gegenüber, bei denen ein Einfluß der Temperatur auf die Stoffzersetzung nicht nachgewiesen werden konnte.

So ließen die Versuche Senators²¹⁾ zwischen 21° und 28° keine Rückwirkung der Wärme auf den Stoffumsatz erkennen und Speck,²²⁾ der als Abkühlungsmittel Bäder von $20-21^{\circ}$ verwandte, vermißte gleichfalls eine Steigerung des Umsatzes. Loewy²³⁾ konnte in 36% seiner untersuchten Fälle keine Änderung des Sauerstoffverbrauchs in der Kälte wahrnehmen,

in 16% trat sogar eine Verminderung ein, während eine Steigerung bei 47% zu verzeichnen war.

Schließlich beobachtete Johansson²⁴⁾ in Kälteversuchen an sich selbst eine Verminderung des Stoffwechsels bei gleichzeitigem Sinken der Innentemperatur.

Die vier letzten Forscher, die bei ihren eigenen Versuchen im allgemeinen keine Änderung des Stoffwechsels bei Veränderung der Temperatur finden konnten, führen die Erhöhung des Umsatzes, wie ihn andere in der Kälte beobachtet hatten und in den Fällen, wo sie selbst (Loewy) positive Ausschläge erhielten, auf willkürliche oder unwillkürliche Muskelbewegungen zurück. Diesen Einwand erhebt Speck²⁵⁾ speziell gegen die Versuche von Vierordt, Liebermeister und Gildemeister am Menschen. In der Arbeit von Sanders-Ezn, der mit gefesselten Tieren operierte, finden sich Aufzeichnungen über starke Bewegungen, tetanische Bewegungen u. dgl. Das sind aber Zustände, die den Stoffwechsel so erheblich beeinflussen, daß das Ergebnis der Untersuchung nur mit großer Vorsicht verwertet werden darf. Bei den von Röhrig und Zuntz mit aufgebundenen und tracheotomierten Tieren angestellten Versuchen ist nach der Ansicht von Speck die Wirkung der willkürlichen Muskeltätigkeit gar nicht abzuschätzen. Derselbe Einwand trifft aber auch die analogen Versuche von Pflüger an gefesselten Kaninchen. Die abnormen respiratorischen Quotienten, die Röhrig und Zuntz erhielten, erwecken übrigens den Verdacht einer künstlich veränderten Atemmechanik.

Dagegen geben die mäßigen Schwankungen im respiratorischen Quotienten in den Versuchen von Colasanti und Finkler an Meerschweinchen eine Gewähr dafür, daß ein normales Atmen stattgefunden hat. Die von Speck ermittelten Zahlen bieten nach Rubner, wegen ihrer zu kurzen Dauer, keine genügende Stütze, um gegenüber dem reichlichen anderen Material eine besondere Eigenart der menschlichen Regulation zu begründen. An demselben Mangel leiden aber auch die Versuche von Liebermeister, Gildemeister, Sanders-Ezn, Röhrig und Zuntz und Pflüger. Am einwandfreiesten er-

scheinen mir noch die Versuche von Colasanti und Finkler. Sie weisen den Vorzug auf, daß sie sich über eine genügend lange Dauer erstrecken. Dazu kommt ferner, daß der Aufenthalt in dem Rezipienten den Tieren ein freies naturgemäßes Atmen ermöglichte, was bei Verwendung von Masken und Ventilen nie in dem Grade erreicht worden war. Schließlich deutet das ruhige Verhalten der Tiere, wie Colasanti und Finkler es konstatieren konnten, darauf hin, daß eine Versuchsmethodik, bei der das Tier frei im abgesperrten Raum atmet, mehr Chancen für die Einhaltung der Muskelruhe gibt, als dies die Anwendung von Fesselung je erwarten ließe.

Während nun die Gegner der Anschauung, daß die Temperatur der Luft auf den Stoffwechsel influire, die Erhöhung desselben bei niedriger Temperatur auf Muskelbewegungen zurückführen, haben sich die Vertreter derselben weit weniger um die Ergründung der Ursache, als um die bloße Feststellung der Tatsache bemüht. Die ursprüngliche von Lavoisier stammende Ansicht, daß kalte Luft ihrer größeren Dichte wegen eine vermehrte Oxydation im Lungenblut veranlasse, daß also eine Mehraufnahme von Sauerstoff auch einen Mehrverbrauch bedinge, wurde von den Nachfolgern Lavoisiers kritiklos übernommen. v. Liebig, der anfänglich derselben Meinung war, führte später die gesteigerte Sauerstoffaufnahme in den Lungen auf die in der Kälte energischer vor sich gehenden Atem- und Herzbewegungen zurück; im übrigen beharrt auch er auf der Meinung Lavoisiers, daß eine Mehraufnahme auch einen Mehrverbrauch bedinge. Die Mehrzahl der späteren Autoren nahm dann unbedenklich an, daß die Kälte die Zellen des Organismus zu höherer Oxydation ansporne, und selbst Pflüger läßt die Kälte nur als Reiz wirken.

In einer neuen Beleuchtung erscheinen uns die Änderungen des Stoffwechsels mit der Temperatur durch den von Rubner ins Leben gerufenen Begriff der chemischen Wärmeregulation. Auf Grund einer eingehenden Erschließung dieses Gebietes kam Rubner zu dem Resultate, daß die Kohlensäurebildung parallel dem Wärmebedarf des Organismus gehe. Danach nimmt, wenn die Außentemperatur fällt, die Wärmeproduktion

in demselben Maße zu, als der Wärmeverlust ansteigt. Durch diese Regulation erhält das Tier innerhalb bestimmter Grenzen seine Eigentemperatur aufrecht. Die untere physiologische Grenze liegt nach Rubner beim Meerschweinchen bei etwa 0°C. , die obere, bei der ein Minimum des Stoffumsatzes festgestellt wurde, bei $30\text{--}35^{\circ}$. Zwischen diesen beiden Polen ändert sich die Größe des Stoffumsatzes mit dem Wechsel der Außentemperatur durch chemische Regulation. Sinkt die Temperatur der Umgebung unter 0° , so reicht die Oxydation im Tierkörper nicht mehr hin, den Wärmeverlust zu ergänzen, und damit fällt nach dem Pflügerschen Gesetze der Stoffumsatz proportional mit der Temperatur im Rektum. Jenseits der oberen Grenze, also jenseits 35°C. , hat die chemische Wärmeregulation ihr Ende gefunden; die Wärmeabgabe wird dann durch vermehrte Wasserverdampfung oder durch Strahlung und Leitung, also nur noch durch physikalische Regulation besorgt. Das gelingt aber nur bis zu einem gewissen Grade, dann versagt auch die physikalische Wärmeregulation, und der Umsatz steigt proportional der Innentemperatur. Damit hat die Frage der Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Temperatur eine völlig befriedigende Erklärung gefunden.

Die Rubnersche Lehre fand später durch Karup,²⁷⁾ Predtetschensky²⁸⁾ und Falloise²⁹⁾ eine Bestätigung, nur daß letzterer das Minimum der Kohlensäureausscheidung beim Meerschweinchen schon bei 21°C. erreicht sah. Besonders bestärkend für die Rubnerschen Anschauungen wurden die Versuche von Hari,³⁰⁾ der an winterschlafenden Fledermäusen bei der Einwirkung der Kälte eine Erhöhung des Stoffumsatzes ohne Muskelzittern konstatieren konnte.

Nach allen diesen Feststellungen kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Temperatur einen Einfluß auf den Stoffumsatz hat, und daß es der mit der Temperatur wechselnde Wärmeverlust ist, der die Veränderung der Wärmeproduktion bedingt. Da aber die Wärmeabgabe nach Ermittlungen von Helmholtz und Rosenthal,³¹⁾ Rubner³²⁾ und Atwater³³⁾ zu ca. 84% auf die Körperoberfläche fällt, so ist in zweiter Linie für den Stoffumsatz im Hungerzustande

die Körberoberfläche ausschlaggebend. Nun stehen aber, wie durch frühere Versuche dargetan, Stoffwechsel und Körperoberfläche bei mittlerer Außentemperatur in direkter Proportionalität zu einander. Nach allen Beziehungen zwischen Temperatur, Wärmeverlust und Wärmeproduktion erwartet man, daß dieses Gesetz der Proportionalität zwischen Stoffwechsel und Oberfläche nicht allein bei mittlerer Temperatur zum Ausdruck komme, sondern sich für alle Temperaturgrade innerhalb des Bereiches der chemischen Wärmeregulation Geltung verschaffen würde. Von dieser Annahme ausgehend, versuchte ich in der vorliegenden Arbeit einen weiteren Beweis für den Parallelismus zwischen Körperoberfläche und Stoffumsatz zu erbringen, indem ich Tiere verschiedener Größe bei einer hohen (35°) und einer niedrigen ($+5^{\circ}$) Temperatur untersuchte. Gelingt es mir, nachzuweisen, daß bei diesen extremen Temperaturen die von den Tieren verschiedener Größe produzierten Kohlensäuremengen und der verbrauchte Sauerstoff auf die Oberflächeneinheit berechnet einander gleich sind, so glaube ich, eine neue Stütze für die Rubnersche Theorie erbracht zu haben.

Diese Frage wird nicht zum ersten Male angeschnitten. Bereits Colasanti erwähnt gelegentlich, daß bei niedriger Außentemperatur die Kohlensäurebildung bei kleineren Tieren relativ stärker anwachse als bei größeren. Dagegen erzielte Rubner³⁴⁾ in Versuchen bei 0° und 30° Werte für die CO_2 -Produktion, deren Konstanz für die Proportionalität zwischen Stoffwechsel und Oberfläche spricht. Die Untersuchung war einmal an hungernden Meerschweinchen vorgenommen worden und ergab folgenden Befund:

	Gramm CO_2 pro qm Oberfläche		Gewicht des Tieres
	bei 0°	bei 30°	
1.	27,85	12,35	670
2.	30,30	10,53	520
3.	30,47	12,14	240
4.	31,56	13,16	220.

In einer zweiten Versuchsdoppelreihe untersuchte Rubner die Verhältnisse der Kohlensäureproduktion bei 0° und 30° unter dem Einfluß der Ernährung und fand auch hier eine ge-

nügende, den Parallelismus zwischen Oberfläche und Stoffwechsel bestätigende Übereinstimmung der Kohlensäureproduktion.

Gelegentlich des Hinweises auf diese Befunde Rubners sei einer interessanten Erscheinung Erwähnung getan. Ein Vergleich der Hunger- und Fütterungswerte läßt erkennen, daß die Nahrung bei 0° keinen, bei 30° dagegen einen die CO₂-Produktion erheblich steigernden Einfluß ausgeübt hat.

Die Resultate der Fütterungsversuche finden sich in folgender Tabelle:

	Gramm Kohlensäure pro qm Oberfläche		Gewicht des Tieres
	bei 0°	bei 30°	
1.	29,49	14,10	670
2.	29,08	16,19	520
3.	34,07	17,69	240 (360)
4.	30,59	18,94	220 (221).

Rubner hat außerdem Versuche an Meerschweinchen angestellt, in denen er die ganze Temperaturskala zugrunde legte. Da in diesen Versuchen aber Angaben über die Beziehungen zur Oberfläche fehlen, kommen sie für uns weniger in Betracht. Immerhin geht auch aus diesen Versuchen hervor, daß bei größeren Tieren der Zuwachs an Kohlensäure für jeden Grad Temperaturerniedrigung relativ geringer ist als bei kleineren Tieren. Schließlich haben M. und L. Lapique³⁵⁾ gefunden, daß kleine Vögel bei niederen Außentemperaturen einen größeren Umsatz auf die Oberflächeneinheit aufweisen, als größere; bei höheren Temperaturen tritt das umgekehrte Verhältnis ein. Es liegen noch eine große Anzahl von Untersuchungen über die Einwirkung sehr niedriger und sehr hoher Temperaturen auf den Stoffwechsel vor. Sie können aber nicht in den Kreis unserer Betrachtungen gezogen werden, da sie Beziehungen zur Oberfläche gänzlich vernachlässigen.

Versuchsanordnung.

Der Einfluß der Außentemperatur auf den Gasstoffwechsel wurde bei früheren Versuchen häufig nach Einnahme der Nahrung studiert. Da wir uns der Schwierigkeiten, mit denen eine entsprechende Dosierung der Nahrung für verschieden

große Tiere verbunden ist, bewußt waren, so hielten wir es für zweckmäßiger, diesen störenden Faktor überhaupt auszuschalten und unsere Meerschweinchen erst dann in Versuch zu nehmen, nachdem sie 24 Stunden keine Nahrung zu sich genommen hatten. Vor und nach der Hungerperiode wurden die Tiere gewogen und dann in den Rezipienten des Respirationsapparates gebracht. Zur Untersuchung des Gasstoffwechsels diente der von mir konstruierte, in Band 42, Heft 4 der Biochemischen Zeitschrift beschriebene Apparat. Hinsichtlich der Einrichtung des Apparates, sowie dessen Bedienung muß ich auf die betreffende Abhandlung verweisen. Die Versuche wurden anfänglich über 12 Stunden, später über 10 und dann über 5 Stunden ausgedehnt. Wir wählten nur 2 verschiedene Temperaturen und zwar kam jedes Tier mindestens einmal in der Wärme bei 35° und einmal in der Kälte bei $+ 5^{\circ}$ C. zur Untersuchung. Die beiden Temperaturen stellen nach den oben schon gemachten Angaben annähernd die Pole des Bereiches der chemischen Wärmeregulation dar. Die von Rubner als untere Grenze angegebene Temperatur von 0° sahen wir uns genötigt auf $+ 5^{\circ}$ zu erhöhen, da in den ersten Versuchen bei 0° die Tiere starben.

Nach dem Versuche wurden die Tiere abermals gewogen. Zu einem zweiten Versuche gelangten sie erst dann, nachdem sie ihr ursprüngliches Gewicht wieder erreicht hatten. Nach Beendigung desselben wurde ihre Oberfläche durch Ausmessen ermittelt. Zu diesem Zwecke wurden die Meerschweinchen mit Chloroform getötet, das geschorene und rasierte Fell abgezogen, auf Papier aufgetragen und die Fläche desselben mittels eines Polarplanimeters gemessen.

Die während des Versuches von einem Tiere ausgeschiedene Kohlensäure wurde in ihrer Totalität durch 50%ige Kalilauge absorbiert und in dieser «Endlauge» nach der Methode von Fresenius-Classen quantitativ bestimmt. Es braucht kaum besonders erwähnt zu werden, daß die zur Absorption der expirierten Kohlensäure verwendete Lauge, die wir in dem beiliegenden Protokolle als Anfangslauge bezeichnet haben, gleichfalls auf ihren Gehalt an Kohlensäure untersucht worden war.

Zur Ermittlung des von dem Tiere verbrauchten Sauerstoffs wurden hinter dem Absorptionsapparate für die Kohlensäure Proben der ausströmenden Luft in bestimmten Zeitintervallen entnommen und auf ihr prozentuales Verhältniß zwischen Stickstoff und Sauerstoff gasanalytisch untersucht. Da wir hungernde Meerschweinchen in Versuch nahmen, konnten wir die Untersuchung des Ausstroms auf brennbare Gase unterlassen. Die Probeentnahmen erstreckten sich in der Regel über eine Dauer von 20—30 Minuten. Aus der Analyse der entnommenen Probeluft wurde unter Heranziehung des während der Entnahme durch den Apparat gepumpten Luftvolumens und der zur Reduktion auf den Normalzustand nötigen Daten die Menge des verbrauchten Sauerstoffs rechnerisch festgestellt. Alle Details der Probeentnahmen sind aus dem am Schlusse der Arbeit angefügten Protokolle zu ersehen.

Da das Verhalten der Tiere im Versuche für die Bewertung der Resultate eine große Rolle spielt, so wurde auch darauf ein besonderes Augenmerk gerichtet und es muß konstatiert werden, daß sich die Meerschweinchen ohne Ausnahme fast während der ganzen Versuchsperiode ruhig verhielten; sie wechseln wohl hin und wieder ihre Stellung, um dann für längere Zeit in derselben zu verharren.

Resultate:

Der Übersicht und Kürze wegen habe ich die gesamten, in meinen Versuchen erhaltenen Resultate in tabellarische Form gebracht. Tabelle I gibt einen rohen Überblick über die Gesamtheit der chronologisch geordneten Versuche mit den notwendigsten Angaben über Versuchsdauer, Temperatur, Gewicht, Oberfläche und Temperatur des Tieres, sowie des stündlichen Umsatzes. Tabelle II enthält die Resultate der bei 35° C. ausgeführten Wärmeversuche, Tabelle III die der Kälteversuche bei + 5° C. In Tabelle II und III sind zur leichteren Beurteilung der Resultate die Versuche nach dem Gewichte der Tiere angeordnet. Die für den Sauerstoff eingesetzten Zahlen stellen Mittelwerte der zu verschiedenen Zeiten untersuchten Einzelproben dar und sind aus den Tabellen V und VII entnommen.

Tabelle I.

Tier	Datum des Versuches	Ver- suchs- dauer	Ver- suchs- temp. ° C.	Gewicht d. Tieres vor dem Hungern	Hunger- periode vor dem Versuch	Gewicht des Tieres vor dem Versuch	Gewicht des Tieres nach dem Versuch	Mittel- gewicht des Tieres	Ober- fläche des Tieres	Rektal- temperatur vor dem Versuch	Rektal- temperatur nach dem Versuch	CO ₂ pro Stunde	O ₂ pro Stunde
Nr.	1911—12	Std.	° C.	g	Std.	g	g	g	qdm	° C.	° C.	g	ccm
79	3. II. 11	12	35	423	23	376	359	367	5,140	—	—	0,542	277
97	3. III.	12	35	776	23	714	698	706	7,036	36,1	39,5	0,841	429
180	9.	12	5,5	731	24	673	651	662	7,036	36,2	36,6	1,229	627
	6.	12	5,5	290	23	252	225	238	4,432	37,0	35,5	0,7308	373
21.	21.	12	5,5	335	24	282	261	271	4,432	37,9	38,2	0,779	398
20. VII.	20. VII.	10	35	238	24	193	186	190	3,787	36,5	37,6	0,2984	152
R.	7. VIII.	9	5	258	22	222	202	212	3,787	37,0	35,6	0,6869	351
P.	14. VII.	10	35	333	24	301	288	295	4,657	37,4	39,0	0,5051	258
	22.	10	35	345	24	296	288	292	4,657	37,8	38,4	0,4226	216
O.	10. VIII.	9	5	366	24	313	299	306	4,657	37,9	37,2	0,8566	437
	24. VII.	10	35	450	23	390	368	379	4,83	36,4	39,0	0,5706	291
N.	3. VIII.	10	5	402	23	354	333	344	4,83	33,8	23,5	0,7308	373
	18.	8	5	442	24	367	346	356	4,83	35,7	36,2	0,8467	432
T.	27. VII.	10	35	455	24	404	388	396	5,109	37,3	38,8	0,5720	292
	16. VIII.	9	5	460	24	387	368	378	5,109	37,5	35,9	0,9225	471
I.	31. VII.	10	35	590	24	525	500	512	6,050	37,9	39,4	0,7272	371
	14. VIII.	7	5	594	24	521	472	496	6,050	35,3	35,8	1,162	593
W.	21. XII.	5	35	815	24	736	713	724	8,253	37,1	37,4	0,8746	446
	11. I. 12	5	5	877	24	787	762	774	8,253	38,0	38,0	1,378	703
299	3.	5	35	613	24	541	528	534	6,496	37,8	39,6	0,7732	394
	25.	5	5	552	24	464	453	458	6,496	37,6	37,4	1,052	537
9188	5.	5	35	413	24	365	351	358	5,44	37,4	39,1	0,5434	277
	22.	5	5	470	23	406	386	396	5,44	37,5	37,6	0,9340	477

Tabelle II.
Wärmeversuche bei 35°.

1 Tier Nr.	2 Mitt- leres Tierge- wicht g	3 Ober- fläche des Tieres qdm	4 Rektaltemperatur		5 Pro Stunde		6 Pro Std. und 100 g		7 Pro Std. und qdm		12 Respir. Quo- tient
			vor dem Versuch ° C.	nach dem Versuch ° C.	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	
R	190	3,787	36,5	37,6	152	249	80	131	40	66	0,61
P ₁	292	4,657	37,8	38,4	258	360	74	124	46	78	0,60
P ₂	295	—	37,4	39,0	216	362	87	122	55	77	0,71
299	358	5,440	37,4	39,1	277	394	77	110	51	72	0,70
79	367	5,140	—	—	277	394	75	107	54	77	0,70
O	379	4,830	36,4	39,0	291	449	77	118	60	93	0,65
N	396	5,109	37,3	38,8	292	426	74	107	57	83	0,70
T	512	6,050	37,9	39,4	371	511	72	100	61	84	0,73
W	534	6,496	37,8	39,6	394	582	74	109	61	89	0,68
97	706	7,036	36,1	39,5	429	594	60	84	61	84	0,72
I	724	8,253	37,1	37,4	446	601	61	83	54	73	0,74

Tabelle III.
Kälteversuche bei + 5°.

1 Tier Nr.	2 Mitt- leres Tierge- wicht g	3 Ober- fläche des Tieres qdm	4 Rektaltemperatur		5 Pro Stunde		6 Pro Std. und 100 g		7 Pro Std. und qdm		12 Respir. Quo- tient
			vor dem Versuch ° C.	nach dem Versuch ° C.	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	CO ₂ ccm	O ₂ ccm	
R	212	3,787	37,0	35,6	351	496	165	234	93	131	0,71
180 ₁	238	4,432	37,0	35,5	373	483	157	203	84	109	0,77
180 ₂	271	4,432	37,9	38,2	398	540	147	199	90	122	0,74
P	306	4,657	37,9	37,2	437	617	142	202	93	132	0,71
O	356	4,830	35,7	36,2	432	611	121	172	89	126	0,71
N	378	5,109	37,5	35,9	471	629	124	166	92	123	0,75
299	396	5,440	37,5	37,6	477	643	120	162	88	118	0,74
W	458	6,496	37,6	37,4	537	710	117	155	83	109	0,75
T	496	6,050	35,3	35,8	593	792	119	160	98	131	0,73
97	662	7,036	36,2	36,6	627	891	95	135	89	126	0,71
I	774	8,253	38,0	38,0	703	919	91	119	85	111	0,76
O	344	4,83	33,8	23,5	373	539	108	157	77	111	0,70

Tabelle IV.

Tier Nr.	Prozentuale Vermehrung in der Kälte (+ 5° C.) gegenüber der Wärme (+ 35° C.)		Verhältnis des prozentualen Zuwachses an CO ₂ zum O ₂ -Zuwachs
	der Kohlensäure	des Sauerstoffs	
R	131	99	100 : 75
P	102	71	100 : 70
O	48	36	100 : 75
N	61	48	100 : 79
299	72	63	100 : 87
W	36	22	100 : 61
T	60	55	100 : 92
97	46	50	100 : 109
I	58	53	100 : 92

Aus den Tabellen II und III (Spalte 6 und 7) geht zunächst hervor, daß in allen Fällen Kohlensäureproduktion und Sauerstoffkonsum in der Kälte einen starken Zuwachs erfahren. Dieser Zuwachs schwankt aber, wie aus Tabelle IV ersichtlich ist, bei den verschiedenen Tieren innerhalb weiter Grenzen. Er beträgt im Höchsthalle für die Kohlensäure 131, für den Sauerstoff 99%, im Mindesthalle für die Kohlensäure 36 und für den Sauerstoff 22%. Aus den Einzelwerten berechnet sich für einen Abfall der Temperatur von 35° C. auf + 5° C. eine mittlere Zunahme der Kohlensäureproduktion um 68, des Sauerstoffverbrauchs um 55%. Es besteht aber kaum eine Berechtigung, einen mittleren Zuwachs zu errechnen; denn das gesamte Zahlenbild läßt, wenn man von einigen Unstimmigkeiten absieht, deutlich erkennen, daß die prozentuale Steigerung des Stoffumsatzes mit Zunahme des Körpergewichts geringer wird. Es nimmt also bei einem Temperaturabfall von 35° C. auf + 5° C. der Stoffumsatz bei kleineren Tieren in einem viel größeren Verhältnis zu als bei großen Tieren. Da bei den nicht in die Reihe passenden Werten, also bei Tier O und W (Tab. IV), die Unregelmäßigkeit für Kohlensäure und Sauerstoff gleichwertig zutrifft, so kann sie nicht anders als durch indi-

viduelle Eigenart erklärt werden. Tabelle IV (Spalte 3) zeigt uns des weiteren das Verhältnis des prozentualen Kohlensäurezuwachses zu dem des Sauerstoffs für das Temperaturgefälle von 35° C. auf $+5^{\circ}$ C. Danach nimmt die Kohlensäureproduktion bei kleineren Tieren in der Kälte in einem bedeutend höheren Grade zu, als der Sauerstoffkonsum. Mit steigendem Gewichte der Tiere nähern sich die Zahlen für den prozentualen Zuwachs an Kohlensäure und Sauerstoff successive bis zur annähernden Übereinstimmung.

Aus den Tabellen II und III ist weiterhin die bekannte Tatsache ersichtlich, daß mit Zunahme des Körpergewichts Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme bei der Berechnung auf ein einheitliches Gewicht abnehmen. In den Wärmeversuchen produzierte das kleinste Tier R mit einem Gewichte von 190 g pro Stunde und 100 g 80 ccm, das größte mit einem Gewicht von 724 g 61 ccm Kohlensäure; der Sauerstoffverbrauch betrug für das kleinste Tier 131, für das größte 83 ccm. In den Kälteversuchen fiel die Kohlensäureproduktion des kleinsten Tieres mit 165 ccm zu 91 ccm beim größten ab, der Sauerstoffverbrauch von 234 zu 119 ccm. Bei Berechnung auf die Oberflächeneinheit dagegen zeigt sich eine ziemlich befriedigende Konstanz. Als Grenzwerte bei 35° wurden für die Kohlensäure 61 und 40 ccm, für den Sauerstoff 93 und 66 ccm gefunden. Bei $+5^{\circ}$ C. betrugen die Extreme für die Kohlensäure 98 und 83 ccm, für den Sauerstoff 132 und 109 ccm. Im allgemeinen lassen die Befunde ja ziemlich deutlich den vorhandenen Parallelismus zwischen Stoffwechselgröße und Körperoberfläche hervortreten. Die Differenzen sind allerdings bei den Wärmeversuchen größer ausgefallen, als es wünschenswert gewesen wäre. Eine Erklärung dafür läßt sich leicht erbringen. Bei Betrachtung von Stab 8 und 9 der Tabelle II fällt auf, daß der prozentuale Abfall der mit steigendem Körpergewicht sinkenden Werte für Kohlensäure und Sauerstoff relativ gering ist; er beträgt für die Kohlensäure 24, für den Sauerstoff 36%. Ziehen wir zum Vergleiche die früheren Versuche von Kettner heran, so sehen wir, daß zwischen der auf die Gewichtseinheit berechneten Kohlensäureproduktion des kleinsten

und größten Tieres ein Abfall von 52% vorliegt; und ähnlich beträgt in unseren Kälteversuchen die Differenz für die Kohlensäure 45, für den Sauerstoff 49%. Während ferner bei den Kettnerschen und unseren Kälte-Versuchen die für die Oberflächeneinheit berechneten Mengen an Kohlensäure und Sauerstoff Schwankungen aufweisen, die sich über die ganze Versuchsreihe unregelmäßig ausbreiten, zeigen die Zahlen von Stab 10 und 11 der Tabelle II eine deutliche Tendenz zum Anstieg des Stoffwechsels, die mit dem steigenden Tiergewicht einhergeht. Auf die Ursache dieser Erscheinung wirft die Beobachtung der Innentemperatur der Meerschweinchen einiges Licht.

In unseren Wärmeversuchen vermögen nur 3 der verwendeten Tiere (R, P und I) ihre Temperatur innerhalb 1,5° zu halten. In diesen Versuchen schwankt demnach auch die produzierte Kohlensäure mit den Werten 40, 46 und 54 ccm und der verbrauchte Sauerstoff mit den Werten 66, 78 und 73 ccm nur wenig. Allerdings liegen noch andere Versuche vor, in denen die Temperatur des Tieres nicht mehr als 1,5° anstieg; es erscheint mir aber bedenklich, die Werte aus jenen Versuchen, bei denen die Rektaltemperatur des Tieres am Schlusse 39° und darüber betrug, mit den ersteren in eine Reihe zu stellen. In den übrigen Versuchen steigt die Temperatur des Rektums und damit auch der respiratorische Stoffwechsel erheblich an. Am auffallendsten zeigt sich dieser Einfluß der Erhöhung der Rektaltemperatur auf den Stoffumsatz aus einem Vergleich der letzten 4 Tiere. Bei Tier T, W und Nr. 97 stieg die Rektaltemperatur auf 39,4°, 39,6° bzw. 39,5° C. und dementsprechend hatte die Kohlensäureproduktion mit 61 ccm und der Sauerstoffverbrauch, wenn man von Versuch O absieht, mit 84 und 89 ccm die höchsten Werte erreicht. Das größte Tier I dagegen, das auffallenderweise seine Eigentemperatur sehr schön zu halten vermochte, weist eine Kohlensäureproduktion und einen Sauerstoffverbrauch auf, die mit den übrigen Daten von Spalt 10 und 11 gut übereinstimmen. Tier I stellt somit eine Ausnahme dar; denn das Zahlenbild von Stab 10 und 11 der Tabelle II läßt deutlich erkennen, daß im allgemeinen die größeren Tiere bei der Temperatur von 35° C. wegen der relativ

kleineren Oberfläche sich ihrer Wärme nicht mehr zu entledigen vermögen und deswegen mit Hyperthermie und erhöhtem Stoffumsatz reagieren, während kleinere Tiere dank ihrer relativ größeren Oberfläche auch bei dieser hohen Temperatur noch immer ihre Eigentemperatur erhalten und deshalb einen normalen Umsatz aufweisen.

In der Wahl der niedrigen Temperatur hatten wir zweifellos mehr Glück. Die Differenz zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert betrug hier, pro Oberflächenheit berechnet, für die Kohlensäure 15 ccm, entsprechend 15%, für den Sauerstoff 23 ccm, entsprechend 17%.

Die gute Übereinstimmung der Zahlen ist darauf zurückzuführen, daß die Tiere in den Kälteversuchen ihre Eigentemperatur besser zu halten vermochten als in den Wärmeversuchen. Den stärksten Temperaturabfall (1,4 bzw. 1,5°) hatten die beiden kleinsten Tiere R und 180 erlitten. Diese Tatsache nötigt zu der Schlußfolgerung, daß kleine Tiere gegen niedere Temperaturen empfindlicher sind als größere Tiere; bei den Wärmeversuchen hatten wir entgegengesetzte Unterschiede feststellen können. Immerhin reichte die hervorgerufene Abkühlung nicht hin, den Stoffwechsel so wesentlich herabzudrücken, daß diese Veränderung in die Erscheinung getreten wäre. Nur in einem Falle, bei dem Versuche «O», hatte das Tier eine Abkühlung um 10,3° C. erfahren und dementsprechend sank die Kohlensäureproduktion auf 77 ccm, der Sauerstoff auf 111 ccm herab.

Als Resultat der vorliegenden Versuche ergibt sich, daß der für mittlere Temperaturen nachgewiesene Parallelismus zwischen Körperoberfläche und Stoffwechsel sich auch für Temperaturen von 35° und + 5° noch Geltung verschafft, wenn die Körpertemperatur annähernd normal bleibt. Bei 35° kommt es jedoch, namentlich bei größeren Tieren, leicht zur Hyperthermie, auf welche die Tiere mit erhöhtem Stoffumsatz reagieren.

Um schließlich noch mit einigen Worten auf den respiratorischen Quotienten zurückzukommen, so schwingt derselbe

in den Kälteversuchen innerhalb der engen Grenzen von 0,71 und 0,77 und beträgt demnach im Mittel 0,73. Die Konstanz beweist einerseits, daß Kohlensäureproduktion und Sauerstoffkonsum parallel miteinander laufen, und gibt uns anderseits einen Anhaltspunkt dafür, daß die bei den verschiedenen Tieren immer noch vorhandenen Schwankungen im Stoffwechsel pro Oberflächeneinheit berechnet individueller Art sein müssen und nicht auf Versuchsfehler zurückgeführt werden können. Der respiratorische Quotient in den Wärmeversuchen differiert zwischen 0,60 und 0,74 und beträgt im Mittel 0,69. Er ist demnach in den Wärmeversuchen durchschnittlich niedriger als in den Kälteversuchen.

Der zeitliche Ablauf der Kohlensäureproduktion und des Sauerstoffkonsums bei extremen Außentemperaturen.

Der zeitliche Ablauf des Stoffumsatzes bei verschiedenen Außentemperaturen ist noch nicht systematisch untersucht worden. Nur gelegentlich findet man auch diese Frage bei Untersuchung des Einflusses der Außentemperatur auf den Gasstoffwechsel gestreift. So stellte Senator³⁶⁾ fest, daß durch kalte Bäder anfänglich eine Zunahme von 10—16% erfolge, daß aber bei längerer Versuchsdauer die Kohlensäureproduktion sinkt. In analoger Weise beobachtete H. Erber,³⁷⁾ daß zu Beginn der Kälteeinwirkung die Kohlensäureabgabe unerheblich ansteige, später einen beträchtlichen Abfall zeige; desgleichen trete in warmer Luft bei geringer Temperatursteigerung eine Zunahme der Kohlensäureabgabe ein, später aber ein Abfall. Liebermeister³⁸⁾ hat u. a. die Nachwirkung des kalten Bades untersucht und gefunden, daß die im kalten Bade eintretende, oft über das Doppelte der Norm hinausgehende Kohlensäurevermehrung auch nach dem Bade noch anhalte, um etwa eine halbe Stunde später wieder normal zu werden und zu bleiben, oder unter die Norm zu sinken. Ähnliche Verhältnisse konstatierte auch Speck nach kalten Bädern.

Die Einwirkung heißer Bäder von 39—41° C. auf den Gasstoffwechsel wurde von Winternitz untersucht. Er fand die Atemgröße schon nach 15 Minuten dauernd gesteigert und

nach 30—40 Minuten erreichte sie das Doppelte der Norm, um dann auf dieser Höhe zu verweilen. Nach dem Bade sank dieselbe innerhalb einer Stunde wieder auf den Normalwert. Mit der Zunahme des Atemvolumens ging eine bedeutende Steigerung des Gasstoffwechsels einher, welche für den Sauerstoff zwischen 39 und 110%, für die Kohlensäure zwischen 57 und 136% schwankte; die Steigerung war nicht allein durch die vermehrte Lungenventilation bedingt. Durch Bäder von 36,6—38° C., bei welchen die Körpertemperatur nicht über 37,8° C. stieg, wurde eine Steigerung des Sauerstoffverbrauchs von 20% 30 Minuten nach Beginn, und eine solche von 44% 2½ Stunden später gefunden.

Was ich in den folgenden Tabellen an Zahlenmaterial niedergelegt habe, erhebt durchaus nicht den Anspruch darauf, die Frage des zeitlichen Ablaufs der Kohlensäureproduktion und des Sauerstoffverbrauchs bei extremen Außentemperaturen erschöpfend beantwortet zu haben. Dazu fehlt meinem Material in erster Linie die Untersuchung des Gasstoffwechsels in kleineren Zeitabschnitten während der ersten Stunde. Mir kam es lediglich darauf an, zu sehen, ob sich der Gasstoffwechsel während eines mehrstündigen Versuches in verschiedenen Zeitabschnitten ändere, und ob die lange Dauer der Einwirkung extremer Außentemperaturen nicht ganz abnorme Erscheinungen hervorrufe. Andererseits aber ging mein Bestreben dahin, für den entgegengesetzten Fall durch häufige Probeentnahmen einen möglichst guten Durchschnittswert für den Sauerstoff zu erzielen. Dazu bot mir ja gerade meine Untersuchungsmethode die beste Gelegenheit. Und da sich bei den ersten Untersuchungen Differenzen im Sauerstoffverbrauch nach verschiedenen Zeitabschnitten ergeben hatten, so teilte ich in späteren Versuchen auch die Kohlensäureproduktion während eines längeren Versuches in zwei Abschnitte. Ein Vergleich der Sauerstoffwerte in den einzelnen Stunden ließ erkennen, daß Abweichungen fast nur in der ersten Stunde auftraten. Deshalb bestimmte ich die Kohlensäure der ersten Stunde für sich, indem ich die ausströmende Luft durch einen Absorptionsapparat leitete, während ich die gesamte Produktion der übrigen Stunden in einem zweiten, zu dem ersten parallel geschalteten Absorptionsapparat auffing.

Tabelle V zeigt uns die Menge des in den einzelnen Stunden verbrauchten Sauerstoffs, sowie die Mengen der in der ersten Stunde bzw. zweiten bis letzten Stunde produzierten Kohlensäure, berechnet auf Stunde und Quadratdezimeter Oberfläche. Tabelle VI enthält die zugehörigen respiratorischen Quotienten. Ein Vergleich der Werte in Stab 12 und 13 läßt erkennen, daß die Kohlensäureproduktion während der ganzen Versuchsdauer in allen Fällen vollständig konstant blieb. Eine gleiche Übereinstimmung trifft auch für die in den einzelnen Stunden ermittelten Sauerstoffwerte von der dritten Stunde ab zu. Dagegen ist der O_2 -Konsum in der zweiten Stunde regelmäßig höher gewesen als in den späteren Stunden. Die erste Stunde wurde nur zweimal berücksichtigt und lief in dem einen Falle bei Tier 299 parallel mit den Werten der dritten und fünften Stunde, in dem anderen Falle bei Tier W war der Konsum geringer als bei den späteren Proben. Sauerstoffkonsum und Kohlensäureproduktion gingen in allen Fällen annähernd parallel miteinander.

Tabelle V.
Versuche bei 35°.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Tier	O-Verbrauch (ccm) pro Stunde und qdm Oberfläche in der										CO ₂ -Produktion (ccm) pro St. und qdm Oberfläche in der		
Nr.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	10.	Mittel	1.	2. bis letzten	Mittel
	Stunde										Stunde		
R	—	—	—	68	—	—	63	—	—	66	—	—	40
P ₁	—	—	—	78	—	—	78	—	—	78	—	—	46
P ₂	—	—	—	—	78	—	—	—	76	77	—	—	55
299	70	79	70	—	71	—	—	—	—	72	50	51	51
79	—	—	—	—	—	—	—	77	76	77	—	—	54
O	—	102	—	—	—	—	83	—	—	93	—	—	60
N	—	94	80	—	82	—	—	—	82	83	—	—	57
T	—	95	—	—	81	—	—	79	—	84	—	—	61
W	81	94	90	—	91	—	—	—	—	89	59	61	61
97	—	—	—	—	—	83	85	—	—	84	—	—	61
I	—	79	75	—	63	—	—	—	—	73	54	54	54

Tabelle VII und VIII stellen die Verhältnisse des Sauer-

stoffkonsums in den einzelnen Stunden und der Kohlensäureausscheidung in der ersten einerseits, der zweiten bis letzten Stunde andererseits in den Kälteversuchen dar. Trotzdem nun die Tiere fast ausnahmslos in den Kälteversuchen ihre Eigentemperatur besser zu halten vermochten, weisen hier die Zahlen mehr Schwankungen auf als in den Wärmeversuchen. Aber diese Schwankungen sind relativ gering und fallen ebenso wie in den Wärmeversuchen fast nur auf die beiden ersten Stunden, in denen sich fast regelmäßig ein höherer Konsum konstatieren ließ als in den späteren Stunden; dabei läuft die Kohlensäureproduktion in guter Übereinstimmung parallel dem Sauerstoffverbrauch. Bei dem Versuch O₂, in dem das Tier einen Temperaturabfall von 10,3° erlitt, sehen wir den Sauerstoff von Stunde zu Stunde sinken.

Tabelle VI.

Versuche bei 35°.

Tier	Respiratorischer Quotient für die									
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	10.	Mittel
	Stunde									
R	—	—	—	0,59	—	—	0,63	—	—	0,61
P	—	—	—	0,60	—	—	0,60	—	—	0,60
P	—	—	—	—	0,70	—	—	—	0,73	0,71
299	0,72	0,64	0,72	—	0,71	—	—	—	—	0,70
79	—	—	—	—	—	—	—	0,70	0,71	0,70
O	—	0,59	—	—	—	0,72	—	—	—	0,65
N	0,63	—	0,71	—	0,69	—	—	—	0,69	0,70
T	—	0,64	—	—	0,76	—	—	0,77	—	0,73
W	0,73	0,65	0,67	—	0,67	—	—	—	—	0,68
97	—	—	—	—	—	0,73	0,71	—	—	0,72
I	—	0,69	0,73	—	0,85	—	—	—	—	0,74

Im allgemeinen läßt sich also wohl behaupten, daß die längere Dauer der Einwirkung einer Temperatur von + 5° und 35° keine wesentliche Änderung des Sauerstoffkonsums und der Kohlensäureproduktion bewirkt, wenn nicht die Körpertemperatur während dieser Zeit sich wesentlich ändert. Nur in den beiden ersten Stunden der Einwirkung der hohen oder niedrigen Temperatur macht sich eine geringe Erhöhung des Stoffwechsels bemerkbar.

Tabelle VII.
Versuche bei 5° C.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Tier Nr.	O-Verbrauch (ccm) pro Stunde und qdm Oberfläche in der Stunde										CO ₂ -Produktion (ccm) pro St. und qdm Oberfläche in der Stunde		
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	10.	Mittel	1.	2. bis letzten	Mittel
R	131	139	131	—	—	—	129	—	—	131	89	93	93
180	—	—	110	—	—	108	—	—	—	109	—	—	84
180	—	—	121	122	—	—	—	—	121	122	—	—	90
P	129	143	124	—	—	—	—	136	—	132	83	95	93
O ₁	131	121	119	—	—	—	132	—	—	126	90	89	89
N	132	129	121	—	—	—	—	120	—	123	90	92	92
299	119	120	119	—	116	—	—	—	—	118	86	88	88
W	105	119	111	—	103	—	—	—	—	109	75	84	83
T	—	138	130	—	—	126	—	—	—	131	111	96	98
97	—	—	122	—	—	—	—	—	131	126	—	—	89
I	120	108	110	—	—	—	—	—	—	111	94	83	85
O ₂	138	114	109	—	—	—	107	—	—	111	—	—	77

Tabelle VIII.
Versuche bei 5° C.

Tier	Respiratorischer Quotient für die										Mittel
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	10.		
	Stunde										
R	0,68	0,67	0,71	—	—	—	0,72	—	—	0,71	
180	—	—	0,76	—	—	0,78	—	—	—	0,77	
180	—	0,74	—	—	0,73	—	—	—	0,74	0,74	
P	0,64	0,66	0,76	—	—	—	—	0,70	—	0,71	
O	0,69	0,73	0,75	—	—	—	0,67	—	—	0,71	
N	0,68	0,71	0,76	—	—	—	—	0,77	—	0,75	
299	0,72	0,73	0,74	—	0,76	—	—	—	—	0,74	
W	0,71	0,71	0,76	—	0,82	—	—	—	—	0,75	
T	—	0,69	0,73	—	—	0,76	—	—	—	0,73	
97	—	—	0,73	—	—	—	—	—	0,68	0,71	
I	0,78	0,77	0,75	—	—	—	—	—	—	0,76	
O ₂	0,56	0,67	0,71	—	—	—	0,72	—	—	0,70	

Als Beispiel sei das Protokoll eines Versuches mitgeteilt.

Meerschweinchen 79.

Wärmeversuch vom 3. Februar 1911. — Versuchsdauer 12 Stunden.
Mittelgewicht des Tieres 367 g. — Körperoberfläche des Tieres 5,14 qdm.
Kohlensäurebilanz.

Zeit der Absorption der expir. CO ₂	An- fangs- lauge g CO ₂	End- lauge g CO ₂	Produzierte Kohlensäure					
			Gesamt		Pro Stunde		Pro Stunde und 100 g	
			g	l	g	ccm	ccm	und qdm ccm
1. bis 12. Stunde	1,182	7,688	6,506	3,320	0,5421	277	75	54

Sauerstoffbilanz.

Beginn des Respiationsversuches 9²³.

Probe- ent- nahme	Zeit der Ent- nahme	Stunde der Entnahme nach Beginn des Versuches	Baro- meter reduziert in mm Hg	Tempe- ratur der Gasuhr ° C.	Mano- meter der Gasuhr mm Hg	Korri- giertes Luft- volumen l	Prozentuale Zusammen- setzung der Austrittsluft
I.	α 4 ²⁷ w 4 ⁵⁷	8.	α 769,0 w 769,0	18,0	— 16,0	29,904	% O ₂ = 20,35 % N ₂ = 79,65
II.	α 6 ³⁹ w 6 ⁵⁴	10.	α 770,1 w 770,1	19,2	— 16,0	13,293	% O ₂ = 20,28 % N ₂ = 79,72

Probe- ent- nahme	Sauerstoff		Verbraucher Sauerstoff Reduziert auf 0°, 760 mm Hg und Trockenheit								Respira- torischer Quotient	
	des Ein- stroms	des Aus- stroms	Pro Stunde				Pro Stunde und 100 g					
			g		Mittel		ccm		Mittel			
					g	ccm			ccm	Mittel		
	1	1	g	ccm	g	ccm	ccm	ccm	ccm	ccm	Mittel	
I.	6,259	6,041	0,5659	396	} 0,5630	394	108		77		0,70	
II.	2,782	2,674	0,5602	392			107		76		0,71	

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. Schloßmann für das rege Interesse, das er der vorliegenden Arbeit entgegengebracht, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Rubner, Über den Einfluß der Körpergröße auf Kraft- und Stoffwechsel, Zeitschrift f. Biologie, 1883, Bd. 19.
2. Slowtzoff, B., Über die Beziehungen zwischen Körpergröße und Stoffverbrauch der Hunde bei Ruhe und Arbeit, Pflügers Archiv, 1903, Bd. 95.
3. v. Hösslin, H., Über die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Größe der Körperoberfläche, Arch. f. Anatom. u. Physiolog., 1888.
4. Zuntz, N., Pflügers Archiv, 1903, Bd. 95.
5. Voit, E., Über die Größe des Energiebedarfs der Tiere im Hungerzustande, Zeitschrift f. Biologie, 1901, Bd. 41.
6. Sonden und Tigerstedt, Die Respiration und der Gesamtstoffwechsel der Menschen, Skandin. Archiv, 1895, Bd. 6.
7. Magnus-Levy und Falk, Der Lungengaswechsel des Menschen in verschiedenen Altersstufen, Archiv f. Anatom. u. Physiol., 1899, Physiol. Abt., Suppl.
8. Schlossmann, A., und Murschhauser, H., Über den Einfluß des Alters und der Größe auf den Gasstoffwechsel des Säuglings, Biochem. Zeitschrift, Bd. 18, S. 499, 1909.
9. Schlossmann und Murschhauser, Der Grundumsatz und Nahrungsbedarf des Säuglings gemäß Untersuchungen des Gasstoffwechsels, Biochem. Zeitschrift, Bd. 26, S. 14, 1910.
10. Atwater, W. O., Neue Versuche über Stoff- und Kraftwechsel im menschlichen Körper, Ergebn. d. Physiol., 3. Jahrg., I. Abt., 1, S. 497 ff.
11. Kettner, H., Die Beziehungen der Körperoberfläche zum respiratorischen Gaswechsel, Archiv f. Anatomie u. Physiol., 1909, S. 447, Physiol. Abt.
12. Lavoisier und Seguin, Sur la respiration des animaux, Paris 1789. Mém. de l'acad. des sciences.
13. Vierordt, Physiologie des Atmens, 1845.
14. Liebermeister, Über die CO₂-Produktion bei der Anwendung von Wärmeentziehung, Deutsches Archiv f. klin. Med., Bd. 10, S. 75 und 490, 1872.
15. Sanders-Ezn, Sitzungsber. der kgl. sächs. Ges. d. Wissenschaften, Math.-phys. Kl., 1867, Bd. 19, S. 58.
16. Colasanti, Über den Einfluß der umgebend. Temp. auf den Stoffwechsel der Warmblüter, Pflügers Archiv, 1876, Bd. 14, S. 92.
17. Finkler, Beiträge zur Lehre von der Anpassung der Wärmeproduktion an den Wärmeverlust bei Warmblütern, Pflügers Archiv, 1877, Bd. 15, S. 603.

18. Carl Theodor, Über den Einfluß der umgeb. Luft auf die CO_2 -Ausscheidung und O-Aufnahme, Zeitschrift f. Biol., Bd. 14, S. 51.
 19. Röhrig und Zuntz, Zur Theorie der Wärmeregulation und der Balneotherapie, Pflügers Archiv, 1871, Bd. 4, S. 57.
 20. Pflüger, Wärme und Oxydation der leb. Materie, Pflügers Archiv, Bd. 18, S. 247.
Derselbe, Über Temperatur und Stoffwechsel der Säugetiere, ebenda, Bd. 12, S. 282 und 333.
 21. Senator, Untersuchungen über die Wärmebildung und den Stoffwechsel, Dubois-Reymonds Archiv, 1872, S. 126, und 1874, S. 46.
 22. Speck, Untersuchungen über die Einwirkung der Abkühlung auf den Atemprozeß, Archiv f. klin. Med., Bd. 33, S. 375, 1883.
 23. Loewy, Über den Einfluß der Abkühlung auf den Gaswechsel des Menschen, Pflügers Archiv, Bd. 46, S. 189, 1889.
 24. Johansson, Skandinav. Archiv, Bd. 7, S. 123, 1897.
Ders., *ibid.*, Bd. 16, S. 88, 1904.
 25. Speck, *loc. cit.*
 26. Rubner, Biologische Gesetze, Marburg 1888.
Ders., Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig und Wien 1902.
Ders., Archiv für Hygiene, Bd. 37, S. 120, 1901.
 27. Karup, Über den Einfluß der umgeb. Temp. auf den resp. Gaswechsel und die Wärmebildung, Inaug.-Diss. Kopenhagen 1902.
 28. Predtetschensky, Der Stoffwechsel im Tierorganismus usw., Inaugural-Diss. 1901, russ., zit. n. Tierchemie, 1901.
 29. Falloise, Einfluß der Außentemperatur usw., Mém. publ. p. l'acad. de Belg., Bd. 60, S. 29, 1901.
 30. Hari, Der respirat. Gaswechsel der winterschlafenden Fledermäuse, Pflügers Archiv, Bd. 130, S. 112.
 31. Nagels Handbuch der Physiologie, I, S. 581.
 32. Rubner, Archiv f. Hygiene, Bd. 27, S. 69, 1896.
 33. Nagels Handbuch, I, S. 582.
 34. Rubner, Biologische Gesetze.
 35. Lapicque, M. und L., Compt. rend. biol., T. 66, p. 528.
 36. Senator, *loc. cit.*
 37. Erber, H., Archiv f. Anat. u. Physiol., 1876, S. 577.
 38. Liebermeister, *loc. cit.*
 39. Winternitz, Über den Einfluß heißer Bäder auf den resp. Stoffwechsel des Menschen, Klin. Jahrbuch, Bd. 7, S. 299, 1900.
-