(Aus dem thierphysiol. Laboratorium der kgl. landwirthsch. Hochschule zu Berlin.)

Einfluss der Geschwindigkeit, der Körpertemperatur und der Uebung auf den Stoffverbrauch bei Ruhe und bei Muskelarbeit.

Von

N. Zuntz.

Die Versuche, welche Herr Slowtzoff in vorstehender Abhandlung zum Studium des Einflusses der Körpergrösse auf den Verbrauch beim Gehen benutzt hat, erscheinen insofern nicht alle streng vergleichbar, als die Geschwindigkeit der verschiedenen Thiere eine verschieden grosse war. Sie wurde von Herrn Slowtzoff nach dem Behagen der Thiere regulirt. Es fragt sich, ob die Resultate durch die Unterschiede der Gehgeschwindigkeit erheblich beeinflusst sind. Beim Pferde hatte ich mit Hagemann¹⁾ einen sehr bedeutenden Einfluss der Geschwindigkeit gefunden. Für jedes Meter Zunahme der Minutengeschwindigkeit wuchs der Energieaufwand für die horizontale Fortbewegung des Körpers um 1,03 % der bei 78 m Geschwindigkeit erforderlichen Energie. Beim Menschen fand Dr. Leo Zuntz und ich selbst mit Schumburg²⁾ den Effect geringer. Der Mehraufwand bei rascherem Gehen betrug zwischen 60 und 100 m bei drei geübten Menschen:

$$\left. \begin{array}{l} 0,84 \% \\ 0,42 \% \\ 0,39 \% \end{array} \right\} \text{ pro Meter Zuwachs der} \\ \text{Geschwindigkeit}$$

Bei starker Verlangsamung des Ganges unter das übliche Maass nimmt sogar der Verbrauch für die Wegeeinheit wieder zu gegenüber den mittleren Werthen, wie ich mit Schumburg (l. c. S. 293) aus den Angaben von Frentzel und Reach berechnet habe. Aus

1) Zuntz und Hagemann, Untersuchungen über den Stoffwechsel des Pferdes S. 309 ff.

2) Schumburg und Zuntz, Physiologie des Marsches S. 284—288. Berlin 1901.

dem Gesagten geht hervor, dass es nicht möglich ist, aus den vorliegenden Versuchen am Menschen und Pferde die Bedeutung des verschieden schnellen Ganges für den Stoffwechsel des Hundes abzuschätzen.

Ich hatte schon bei meinen ersten Versuchen über den Stoffverbrauch des arbeitenden Hundes (dieses Arch. Bd. 68 S. 198 Tab. IV) auf den Einfluss der Geschwindigkeit auf den Stoffbedarf für die Horizontalbewegung geachtet. Es schien damals, als ob dieser Einfluss geringer sei als beim Pferde, vielleicht ganz fehle.

Ich bin jetzt in der Lage, noch einige Daten zur Beurtheilung dieser Frage zu geben.

Der zu meinen zahlreichen Versuchen mit Dr. W. Loeb¹⁾ (jetzt Privatdocent in Bonn) benutzte, vorzüglich eingetübte Hund ging zwei Mal mit einer Geschwindigkeit von ca. 100 m, wobei er traben musste, während er vorher und nachher in flottem Schritt 55 bis 58 m machte. Die Versuchsdaten sind folgende:

Tabelle I.

Datum	Dauer d. Versuchs in Minuten	Gew. des Hundes	Der ausgeathmeten Luft				Weg pro Minute	Arbeitendes Ge- wicht	Pro Minute	
			Volum pro Minut. Liter	CO ₂ -Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.			CO ₂ -Abgabe ccm	O-Verbrauch ccm
1893										
21. Oct.	13½	29,11	39,76	2,475	2,81	0,880	104,47	29,95	912,8	1037,8
23. Oct.	21½	29,60	24,54	3,35	4,46	0,751	97,66	30,25	769,0	1023,8
Mittel		29,35	32,15	—	—	0,815	101,065	30,10	840,9	1030,8
Der Ruheverbrauch beträgt für 29,35 kg . . .									141,1	179,1
Es entfallen daher auf die Arbeit									699,8	851,7

Die Arbeit bestand in Bewegung von 30,1 kg über 101,065 m. Es bedingt daher die Bewegung von 1 kg über 1000 m einen Sauerstoffverbrauch von $\frac{851,7 \times 1000}{30,1 \times 101,065} = 279,98 = \text{ccm.}$

Die Bahn hatte eine Steigung von 0,16 %, es wurde also bei Bewegung von 1 kg über 1000 m noch 1,6 mkg Steigarbeit geleistet, welche bei diesem Hunde $1,6 \times 1,173 = 1,877$ ccm Sauerstoff erfordert, so dass **278,10 ccm** Sauerstoff für die reine Horizontalbewegung nöthig waren. Der resp. Quot. war hierbei $\frac{699,8}{851,7} = 0,822$,

1) Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin, 3. Aug. 1894.

wobei 1 ccm Sauerstoff = 4,828 cal. Die verbrauchten 278,1 ccm Sauerstoff entsprechen daher 1342 cal. An denselben zwei Tagen betrug der Kraftverbrauch im Mittel der sechs von Herrn Slowtzoff in Tab. 19 zusammengestellten Versuche 1343 cal. bei 57,4 m Minutenweg. Der Verbrauch ist also durch die grosse Zunahme der Geschwindigkeit gar nicht beeinflusst.

Ein einziger ähnlicher Versuch liegt an der von Herrn Slowtzoff mit Nr. 5 bezeichneten Hündin vor. Folgendes sind die bezüglichen Daten.

Tabelle II.

Datum	Dauer d. Ver- suchs in Mi- nuten	Gew. des Hundes	Der ausgeathmeten Luft				Weg pro Minute	Arbei- tendes Ge- wicht	Pro Minute	
			Volum pro Minut.	CO ₂ - Zu- wachs %	O-Defi- cit %	R.-Q.			CO ₂ Abgabe	O-Ver- brauch
1893 11. Nov.	14	23,41	16,69	3,575	4,705	0,760	99,98	24,25	585,4	770,4
Ruheverbrauch für 23,41 kg.									99,8	139,3
Gaswechsel für die Arbeit									485,6	631,1

Aus diesen Daten berechnet sich unter Berücksichtigung einer Steigung von 0,03 % für 1 kg und 1000 m Weg: bei rund 100 m per Minute: 259,7 ccm O-Verbrauch und 1237 cal. —

Dagegen war das Mittel von 5 Versuchen im Schritt bei 58,6 m per Minute: 235,3 ccm O-Verbrauch und 1123 cal.

Für einen Zuwachs der Geschwindigkeit um 41,4 m wächst der Kraftverbrauch um 114 cal., d. h. für 1 m Geschwindigkeitszuwachs um 2,75 cal. oder um 0,24 % des Verbrauchs bei 58,6 m Geschwindigkeit. Hier ist die Steigerung zwar vorhanden, aber doch geringer, als sie in einem der Versuche am Menschen gefunden wurde.

Bei derselben Hündin finden sich unter unseren Versuchen mit stärkerem Bergaufsteigen, aus welchen Herr Slowtzoff seine Tabelle 26 zusammengestellt hat, noch 5 dort nicht verwertete (Datum 5. October 1893), bei welchen der Minutenweg nur 41,48 m beträgt. Man kann sie mit den Werthen vom 13. October und 17. October mit durchschnittlich 56,8 m Geschwindigkeit vergleichen. Ich stelle sie zu diesem Behufe in Tabelle III zusammen:

Tabelle III.

Versuchs- dauer Minuten	Der ausgeathmeten Luft				Per Minute		
	Volum per Minute	CO ₂ - Zuwachs %	O-Deficit %	R.-Q.	Weg	CO ₂ - Abgabe	O- Verbrauch
4	34,45	1,79	2,22	0,805	37,04	555,7	690,4
3 ³ / ₄	38,08	1,535	1,77	0,868	40,35	527,1	607,4
3 ¹ / ₂	40,66	1,62	1,99	0,815	43,09	592,9	727,8
3 ¹ / ₂	39,68	1,505	1,895	0,794	44,60	534,8	673,4
3 ¹ / ₂	41,29	1,63	1,96	0,830	42,34	603,4	727,0
Mittel	38,83	—	—	0,822	41,48	562,8	685,2

Das Lebendgewicht betrug zur Zeit dieses Versuches 23,55 kg, demnach der Gaswechsel in Ruhe: 100,3 ccm CO₂ 140,1 ccm O. Die Steigerung durch die Arbeit betrug: 462,5 ccm CO₂ 545,1 ccm O. Das Thier wog mit Geschirr u. s. w. 24,45 kg. Es wurden daher pro Kilogramm und 1000 m Weg verbraucht $\frac{545,1 \times 1000}{24,45 \times 41,48} = 537,45$ ccm O. Das entspricht bei R.-Q. = 0,848 . . 2612 cal.

Beim Vergleich mit Herrn Slowtzoff's Tabelle 26 sehen wir, dass der Verbrauch beim langsamen Gang hier grösser ist als beim schnelleren. Für die Bewegung von 1 kg über 1000 m unter gleichzeitiger Hebung um 142 m braucht die Hündin:

5 Versuche vom 5. October bei 41,5 m Geschwindigkeit 537,4 ccm O und 2612 cal.

6 Versuche vom 13. October bei 57,5 m Geschwindigkeit 482,7 ccm O und 2261 cal.

5 Versuche vom 17. October bei 57,0 m Geschwindigkeit 471,4 ccm O und 2297 cal.

Es ist nicht daran zu denken, dass der Minutenweg von 41,5 m dem Hunde wegen der Langsamkeit des Gehens unbequem ist; die auf den ersten Blick paradoxe Erscheinung erklärt sich vielmehr aus der

Steigerung der Körperwärme,

welche die Hündin in diesen Versuchen erlitten hat. Dieselbe documentirt sich auch in der von Versuch zu Versuch wachsenden Athemgrösse, welche im ersten Versuche 28 Liter per Minute, im letzten 41,3 Liter bei gleicher Arbeitsleistung betrug. Dafür, dass bei erheblicherem Wachsen der Temperatur der Stoffverbrauch des

arbeitenden Hundes bei unveränderter Arbeit wächst, habe ich noch eine Anzahl Belege gefunden. Ich möchte hier nur eine am 11. October ausgeführte Versuchsreihe an derselben Hündin vorlegen, bei welcher die Körpertemperatur nach Beendigung der $1\frac{2}{3}$ Stunden anhaltenden Steigarbeit $41,7^{\circ}$ C. betrug; dementsprechend stieg die Athemgrösse während der letzten Arbeitsperiode bis auf 72 Liter, und der Kohlensäuregehalt betrug nur 1,39 %, — also eine ganz charakteristische thermische Polypnoë.

Die wichtigsten Daten dieser interessanten Versuchsreihe stelle ich in Tabelle IV zusammen:

Tabelle IV.

Versuchsdauer Minuten	In der ausgeathmeten Luft				Per Minute		
	Athem- grösse per Minute	Kohlen- saure- zuwachs	Sauer- stoff- deficit	Resp. Quot.	Sauerstoff- aufnahme ccm	Kohlen- saure-Aus- scheidung ccm	Weg m
9	45,16	1,755	1,885	0,931	772,22	717,97	59,976
13	51,48	1,57	2,00	0,785	932,95	732,37	57,195
10	55,43	1,445	1,59	0,909	795,96	723,37	59,005
$9\frac{1}{3}$	58,86	1,275	1,65	0,773	875,72	676,70	57,330
$8\frac{3}{4}$	66,17	1,245	1,72	0,725	1021,07	740,38	58,211
8	72,05	1,36	1,60	0,851	1030,26	876,28	57,550
Mittel	58,191	1,4416	1,7408	0,829	904,70	744,51	58,211

Die Bahn hatte wie in den anderen Versuchen an diesem Thiere eine Steigung von 14,2 %. Das Thier wog mit Geschirr und Trachealcanüle 24,2 kg. Auf 1 kg bewegtes Gewicht und 1000 m berechnet sich hier 543,3 ccm Sauerstoffverbrauch 2637 cal, also ein noch etwas höherer Verbrauch als in den Versuchen vom 5. October. Hier ist aber auch die Lungenventilation noch um 20 Liter höher als dort. So mag der gesteigerte Verbrauch zum Theil sicher auf die grössere Arbeit der Athemmuskeln zurückzuführen sein. Wenn unsere Erfahrungen am Menschen und am Pferde auch auf den Hund übertragen werden dürfen, würde die Verstärkung der Ventilation um 20 Liter den Sauerstoffverbrauch um 60—100 ccm in die Höhe treiben. —

Dass aber die erhöhte Körperwärme an sich die Oxydation steigert, ist ja für den ruhenden Organismus mehrfach, am präzisesten durch die zahlreichen Versuche von Pflüger (dieses Arch. Bd. 18 S. 305, 321, 356) dargethan worden.

In Pflüger's Versuchen bedingte Steigerung der Körperwärme über die Norm eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs pro Grad

- um 10 % bei curaresirten Thieren,
- „ 6,1 % „ durch hohe Rückenmarksdurchschneidung gelähmten Thieren,
- „ 5,7 % „ unverletzten Thieren.

Bei unserer Hündin haben wir es, da das Thier nach den anderen Arbeitsversuchen nur 39,6 bis 39,9° C. maass, mit einer Ueberwärmung von etwa 2° C. zu thun.

Hierfür können wir eine Steigerung der Oxydation des ruhenden Thieres um 15 % = 21 ccm O annehmen.

Für 20 Liter Mehrathmung $20 \times 4 = 80$ ccm O.

Im Ganzen 101 ccm.

Ziehen wir diese Zahl von dem zu 904,7 ccm gefundenen Sauerstoffverbrauch während der Arbeit ab, so bleiben 803,7 ccm, woraus sich in der gewohnten Weise der Aufwand pro Kilogramm und 1000 m Weg berechnet zu:

471,6 ccm O und 2289 cal.

Der so corrigirte Werth ist mit den bei Vermeidung der Ueberhitzung gefundenen übereinstimmend.

Wir hatten nämlich

am 13. October 482,7 ccm O und 2261 cal.

„ 17. „ 471,4 ccm O „ 2297 „

Es erscheint demnach gerechtfertigt, die Ursache des grösseren Energieverbrauchs der überhitzten Thiere bei gleicher Arbeit in der gesteigerten Athemleistung und in dem von der Arbeit unabhängigen erhöhten Zerfall zu suchen.

Die als Kraftquelle dienende Steigerung des Umsatzes im arbeitenden Muskel selbst bleibt dieselbe, wenigstens für eine Körperwärme bis zu 41,7° C. — Dass in diesem und einigen anderen Versuchen bei einer Arbeit, welche durchaus nicht übermässig war, und bei günstiger Lufttemperatur (hier 17° C.) so gewaltige Steigerungen der Körpertemperatur eintraten, hat seinen Grund in der Störung der Wärmeregulation, welche die Tracheotomie herbeiführt. Da die Haut des Hundes nur sehr mangelhaft mit Schweissdrüsen ausgerüstet ist, kommt wesentlich die Verdunstung von der Lungenoberfläche und von der mit Speichel befeuchteten Zunge als Regulationsmittel in Betracht, wo die Strahlung und Leitung nicht genügt. Die Verdunstung von der Lunge erfolgt natürlich nach der Tracheotomie

bei gleicher Menge und Beschaffenheit der Athemluft ebenso wie sonst, mit dem einzigen Unterschiede, dass der allerdings nur kleine Theil der inspirirten Luft, welcher die Trachealcannüle und die kurze Schlauchleitung füllt, keinen Wasserdampf aufnimmt, während bei normaler Athmung die Dampfsättigung sich zu einem grossen Theil schon in der Nase vollzieht. Eine einfache Ueberschlagsrechnung lehrt aber, dass selbst bei Nasenathmung die Wassermenge, welche auf diese Weise bei excessivster Steigerung der Lungenventilation verdampft, bei Weitem nicht ausreicht, um die in den thätigen Muskeln gebildete Wärme abzuführen¹⁾.

Eine grössere Wassermenge verdunstet von der mit Speichel überrieselten Zungenoberfläche, indem der über sie hingeblassene Strom der Expirationsluft von den Seiten noch eine mehrfach grössere Menge der relativ trockenen Aussenluft ansaugt und dadurch viel Wasser zur Verdunstung bringt. Man kann sich von der Bedeutung dieser der Wirkung einer Strahlpumpe analogen Luftzufuhr über die feuchte Zunge leicht überzeugen, wenn man mit dem Munde über den Handrücken bläst, einmal während derselbe trocken, dann wenn er befeuchtet ist. Im ersteren Falle erzeugt die warme und mit Wasserdampf gesättigte Athemluft ein Gefühl von Wärme, im letzteren eine sehr ausgesprochene Kälteempfindung. Die Verdunstungskälte kann, da die direct aus dem Munde kommende Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, nur durch aspirirte Aussenluft zu Stande kommen. — Diese Förderung der Verdunstung von der Zunge durch die stossweise, hachelnd darüber hingeblassene Luft fehlt nun dem tracheotomirten Hunde, und das ist der Grund, wesshalb er sich nicht ge-

1) Die Rechnung wurde in der dieses Archiv Bd 92 S. 487 dargelegten Weise ausgeführt; sie ergab, dass bei 58 Liter Minutenventilation während der Arbeitszeit von 104 Minuten sicher nicht 300 g Wasserdampf in die Athemluft übergehen konnten. Der Weg betrug 5800 m; da pro Kilogramm und 1000 m 2,6 Cal. gebracht wurden, bedingt dies eine Warmeproduction von $5,800 \times 24,2 \times 2,6 = 365$ Cal.; davon werden 46 Cal. zur Hebung des Körpers benutzt; 319 Cal. sind als Wärme fortzuschaffen. Dazu müssen, wenn keine vermehrte Strahlung zu Hülfe kommt, $\frac{319}{0,54} = 591$ g Wasser verdampfen, also doppelt so viel, als die

Athmung leisten konnte. Normal ist aber die Lungenventilation und damit auch die Verdampfung durch die Lunge nur etwa halb so gross; es können von der Lunge nur 150 g Wasser verdampfen, während die Zungenoberfläche über 400 g zu liefern hat; eine Zahl, die durch die gesteigerte Strahlung von der Haut wohl nur wenig vermindert wird.

nügend entwärmen kann. An einem warmen Sommertage ist mir ein tracheotomirter Hund, welcher etwas über 1 Stunde die gewohnte Arbeit des Bergaufsteigens auf der Treibahn geleistet hatte, plötzlich todt zusammengebrochen. Ein bald nachher in den After geschobenes Thermometer zeigte 45° C.

Nach diesen Erfahrungen haben wir bei allen länger dauernden, messend verworthenen Arbeitsversuchen an tracheotomirten Hunden die Haut in kurzen Zwischenräumen mit reinem Wasser oder solchem, welches 15—20 % Alkohol enthielt, benetzt. Dadurch konnte man das Steigen der Körperwärme verhüten. Die Häufigkeit der Waschungen wurde nach der Athmung des Hundes bestimmt; sobald dieselbe starker hachelnd und oberflächlich zu werden anfang, fand eine Benetzung statt.

Der Einfluss der Uebung

auf Verminderung des Stoffverbrauches bei verschiedenartigen Leistungen ist vielfach messend erwiesen worden. In den Versuchen von Hagemann und mir an Pferden, von Schumburg und mir bei marschirenden Soldaten finden sich zahlreiche Belege dafür. Gruber und Schnyder haben unter Kronecker's Leitung die Stoffersparniss bei vorschreitender Uebung studirt. Bei Erörterung der Versuche von Newton Heineman (dieses Archiv Bd. 83 S. 561 ff.) konnte ich darthun, dass bei seinem Versuchsindividuum der Stoffverbrauch für dieselbe, durch Raddrehen geleistete Arbeit von Monat zu Monat geringer wurde; dass also hier Monate vergingen, ehe das Optimum der Arbeitsleistung erreicht war. Im Gegensatz hierzu war bei den marschierenden Soldaten dies Ziel schon nach 4—5 Uebungsmarschen erreicht. So wird es uns nicht Wunder nehmen, wenn auch bei den von Dr. Slowtzoff untersuchten Hunden Unterschiede in der Erlangung der vollen Uebung sich zeigten. Eine ungefähre Vorstellung darüber, wie weit etwa Aenderungen im Verbrauch durch die fortschreitende Uebung bedingt sind, gewinnt man bei Betrachtung des letzten Stabes der Tabellen: Sauerstoffverbrauch pro Kilo und 1000 m Weg. Diese Zahlen sind zwar nicht streng unter sich vergleichbar, weil der Ruheverbrauch nicht abgezogen ist und daher eine Zahl zu gross im Vergleich mit dem Durchschnitt wird, wenn der zurückgelegte Weg unter dem durchschnittlichen blieb und umgekehrt. Mit Berücksichtigung dieses Umstandes erkennt man, dass in den meisten Tabellen die Zahlen

regellos um den Mittelwerth schwanken. Hier war offenbar die stets längere Zeit vor Beginn der messenden Versuche ausgeführte Trainirung der Hunde ausreichend gewesen, um dieselben zu möglichst ökonomischem Gehen zu bringen. In einigen Tabellen aber zeigen die ersten Versuche die höchsten Werthe; hier war also durch die Vorübung noch nicht die vollkommenste Ausnutzung der Muskelkraft erreicht worden.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt Hund Nr. 6. Derselbe war ein gut dressirter Ziehhund, gewohnt, weite Wege in den ebenen Strassen Berlins am Wagen zurückzulegen. Ich benutzte ihn nach dem Ankauf sofort zu den Versuchen, welche ich in diesem Archiv Bd. 68 S. 191 beschrieben habe. Zwei Jahre später diente er Dr. Loeb und mir zu den Versuchen, welche von Dr. Slowtzoff in Tabelle XIX und XXVII zusammengefasst sind. In dieser Zeit ging er vom 19. September bis zum 1. November täglich einen Weg von 6,35 km bei 14,2 % Steigung, nur an zwei Tagen, am 21. und 23. October, ging er dieselbe Strecke horizontal. (Tabelle XIX.) Bei diesem Horizontalweg brauchte er pro Kilogramm und 1000 m 1343 cal., während er 2 Jahre vorher nur 1179 cal. gebraucht hatte. Dagegen betrug der Verbrauch für 1 mkg Steigarbeit damals 7,668 cal., und 1893 bei der stetigen Uebung im Bergaufsteigen nur 5,867 cal. — Dieser sehr niedrige Werth für die Steigarbeit kommt natürlich dadurch zu Stande, dass der Abzug für die Horizontalcomponente des Ganges hier so hoch gefunden wurde. Aber selbst wenn wir mit dem 1891 gefundenen niedrigen Verbrauch rechnen, finden wir für die Steigarbeit einen geringeren Verbrauch als damals, nämlich 7,02 cal. für 1 mkg. —

Wir sehen hier, dass der Hund jedes Mal die Arbeit, auf welche er gerade speciell eingeübt war, am ökonomischsten leistete; 1893 war dies die Steigarbeit, 1891 der horizontale Gang. —

Sehr deutlich tritt noch eine fortschreitende Sauerstoffersparniss bei der Arbeit in den Versuchen an Hund 7 bei schwacher Steigung hervor. Hier ist deshalb ein zu hoher Werth des Verbrauchs für die Horizontalbewegung gefunden worden. Wenn wir die letzten 4 Versuche der Tabelle XX allein berücksichtigen, finden wir als Mittel pro Minute bei 37,11 m Weg, 36,2 kg Lebendgewicht und 36,93 kg arbeitendes Gewicht:

490,35 ccm CO₂ 591,22 ccm O

Hiervon ist der Ruheverbrauch abzuziehen, welcher aber, wie S. 169 ausgeführt, im Mittel der 9 Versuche von Tabelle VII zu hoch gefunden wurde, weil der Hund meist mit Muskelspannung lag. Nur in den nach stärkerer Arbeit ausgeführten Versuchen lag der Hund mit entspannten Muskeln. Diese 2 Versuche ergeben pro Kilogramm und Minute im Mittel

$$3,845 \text{ ccm CO}_2 \quad 5,23 \text{ ccm O.}$$

Das macht auf 36,2 kg Lebendgewicht $139,19 \text{ ccm CO}_2$ $189,33 \text{ ccm O.}$

Also Arbeitsverbrauch: $351,16 \text{ ccm CO}_2$ $401,89 \text{ ccm O.}$

Unter Anwendung derselben Ruhewerthe wird der Arbeitsverbrauch beim Bergaufsteigen (23,6 % Steigung):

$$687,0 \text{ ccm CO}_2 \quad 989,3 \text{ ccm O}$$

Die Seite 189 aufgestellten Gleichungen lauten auf Grund dieser Zahlen:

$$1. \quad x + 236,0 \, y = 604,6 \text{ ccm O} = 2823 \text{ cal.}$$

$$2. \quad x + 42,9 \, y = 293,2 \text{ ccm O} = 1435 \text{ cal.}$$

Hieraus: $x = 224,1 \text{ ccm O} = 1126 \text{ cal.} = 479 \text{ mkg} = 1,583 \text{ mkg pro}$
Oberflächeneinheit.

Hieraus: $y = 1,612 \text{ ccm O} = 7,192 \text{ cal.} = 3,056 \text{ mkg.}$

Durch diese Correctur wird eine Unregelmässigkeit in der von Herrn Slowtzoff aufgestellten Reihe beseitigt. Der grösste der Hunde steht jetzt mit 1126 cal. an der unteren Grenze des Verbrauchs für die Horizontalbewegung, und der nahe Parallelismus dieses Verbrauchs zu $P^{2/3}$ oder mit anderen Worten zum Quadrat der Körperlänge tritt noch deutlicher hervor. Statt der von Herrn Slowtzoff eingestellten Zahl 1,757 mkg für $K^{2/3}$ ergibt sich jetzt als richtige Zahl 1,583 mkg.

Zur leichteren Beurtheilung des ganzen Thatfachenmaterials stelle ich in Tabelle V alle berichtigten Werthe noch einmal zusammen und gebe zugleich für jede Zahl die Abweichung von dem Mittel aller untersuchten Hunde. Um den Ruheverbrauch bequemer mit den sonst üblichen Zahlen vergleichen zu können, berechne ich denselben auf 24 Stunden.

Beim Anblick der Tabelle fällt sofort auf, dass der Verbrauch für die Steigarbeit bei den einzelnen Thieren zwar recht erheblich von dem Mittelwerth 3,00 mkg chemischer Energie für 1 mkg Steigarbeit abweicht, dass aber diese Abweichungen in keiner Beziehung zur Körpergrösse stehen, wie Herr Slowtzoff schon betont hat.

Tabelle V. Energieverbrauch von Hunden verschiedener Grösse.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.
Nummer des Hundes	Körper- gewicht ¹⁾ kg	Ruhestoff- wechsel pro kg u. 24 Std. Cal.	Ab- weichung vom Mittel in Proc.	Ruhestoff- wechsel pro qm Oberfläche u. 24 Std. Cal.	Ab- weichung vom Mittel in Proc.	Für Hori- zontal- bewegung von 1 kg um 1 m	Ab- weichung vom Mittel in Proc.	Für Hori- zontal- bewegung dividiert durch $k^{2/3}$	Ab- weichung vom Mittel in Proc.	Für 1 mkg Steig- arbeit	Ab- weichung vom Mittel in Proc.
I	5,05	54,0	+ 31	751	- 13	1,14	+ 68	1,95	+ 21	2,19	- 27
II	7,46	47,5	+ 16	753	- 13	0,90	+ 32	1,76	+ 9	2,63	- 12
III	10,57	43,5	+ 6	759	- 12	0,66	- 3	1,46	- 9	3,68	+ 23
IV	14,22	32,7	- 20	765	- 11	0,64	- 6	1,54	- 4	2,90	- 3
V	21,95	40,0	- 3	893	+ 3	0,48	- 29	1,37	- 15	3,77	+ 26
VI ²⁾	28,6	38,2	- 7	946	+ 10	0,50	- 26	1,50	- 7	3,26	+ 9
	27,6	45,3	+ 10	1111	+ 29	0,57	- 16	1,76	+ 9	2,49	- 17
	29,38	33,4	- 19	837	- 3	—	—	—	—	—	—
VII	36,6	35,2	- 14	948	+ 10	0,48	- 22	1,58	- 2	3,06	+ 2
Mittel	—	41,1	—	863	—	0,67	—	1,61	—	3,00	—

1) Das Nachtgewicht im Mittel der drei an jedem Tiere ausgeführten Versuchsreihen

2) Bei Hund VI ist der Ruheverbrauch nach fast 2jährigem Faullenzen bei 28,6 kg Lebendgewicht, nach 3 wöchentlich strammer Arbeit bei 27,6 kg Gewicht und nach 2jährigem Faullenzen bei knapper eiweissarmer Kost (29,38 kg) angegeben. Der Arbeitsverbrauch bezieht sich in der oberen Reihe auf den Zustand vorzüglicher Uebung im Horizontalgehen, in der unteren Reihe auf maximale Einübung des Bergaufgehens.

Bei Menschen und Pferden haben wir im Mittel fast genau den gleichen Stoffverbrauch für das Meterkilogramm Steigarbeit gefunden wie beim Hunde, nämlich 2,96 bezw. 2,91 mkg.

Auch hier sind die individuellen Abweichungen nicht unerheblich. Von 8 gesunden Menschen brauchte der ökonomischste Arbeiter 2,73 mkg gegen 3,56 als Höchstwerth; dies letztere allerdings bei schon unbequem steilem Anstieg; bei Pferden wurden unter dem Einflusse von leichten Anomalien der Sehnen und Gelenke noch erheblichere Abweichungen vom Durchschnitt beobachtet (siehe Zuntz und Hagemann, Stoffwechsel des Pferdes, Tabelle LXXII S. 351). — Für die Beurtheilung der Abweichungen muss man noch bedenken, dass der Verbrauch für die Steigarbeit durch Subtraction des Werthes für den horizontalen Marsch vom Verbrauch beim Bergaufsteigen gefunden wird. Ein Thier, das wenig geschickt in der Ebene geht, aber beim Bergaufsteigen seine Muskeln zweckmässiger innervirt, wird uns daher zu kleine Werthe für das Meterkilogramm Steigarbeit ergeben. Die Zahlen der Tabelle V bestätigen diese Ueberlegung. Bei Hund I und II sowie bei VI im Zustande der Uebung fürs Bergaufgehen sehen wir in Col. 11 die Zahlen erheblich unter dem Mittel, in Col. 9 über demselben. Die umgekehrte Relation zeigen Hund III, V und VII sowie VI bei vorwiegender Uebung des horizontalen Ganges. —

Beim horizontalen Gang ergibt die Annahme, dass der Verbrauch nicht dem Gewichte (K) sondern dem Werthe $K^{2/3}$ proportional gehe, recht befriedigende Annäherung der Einzelwerthe an das Mittel für alle Versuchsthiere. Diese Annäherung ist hier sogar noch grösser als für den Ruhestoffwechsel (Col. 6). Das dürfte kein Zufall sein. v. Hoesslin, Archiv f. (Anat. u.) Physiol. 1888 S. 340 ff. hat durch eine eingehendere Analyse der Mechanik des Gehens dargethan, dass bei gleicher Geschwindigkeit der Kraftaufwand dem Körperquerschnitt, also $K^{2/3}$, proportional sein muss. — Dies geht am einfachsten aus folgender Erwägung hervor. Beim ersten Schritt muss, um dem ruhenden Körper die Gehgeschwindigkeit zu ertheilen, eine Arbeit $= \frac{1}{2} m v^2$ geleistet werden.

Diese Arbeit ist aber, bei gleicher Geschwindigkeit (v), der Masse, also dem Gewicht K , proportional. Von der erlangten Geschwindigkeit geht während des Schrittes ein Theil durch Reibung, Luftwiderstand, Hebung von Körpertheilen verloren. Dieser Bruchtheil,

welcher bei ähnlich gebauten Thieren gleich sein dürfte, so lange die Geschwindigkeit dieselbe bleibt, muss also auch dem Gewichte K proportional sein. Die zu seiner Compensirung nöthige Arbeit ist bei jedem Schritte aufs Neue aufzuwenden. Die Zahl der Schritte ist aber der Beinlänge und diese der dritten Wurzel des Körpergewichts umgekehrt proportional. Für die Wegeeinheit entspricht also die aufzuwendende Arbeit dem Ausdruck $\frac{K}{K^{1/3}} = K^{2/3}$. Selbst-

verständlich wird diese Proportion nur annähernd richtig sein; schon das wechselnde Verhältniss der Beinlängen zur Körpermasse muss Unterschiede bedingen, ebenso die Lagerung der Hauptmasse der Muskeln höher oder tiefer am Bein, die Beweglichkeit des Schulterblattes u. A. Dem entsprechend finden wir auch den auf gleiche relative Oberfläche bezogenen Verbrauch bei der gleichen Thier-species, aber verschiedener Körpergrösse, nur in ziemlich engen Grenzen, bei verschiedenen Thierarten erheblicher schwanken. Dem Mittelwerthe 1,61 mkg beim Hunde entspricht ein Maximum von 1,95 bei Hund I, ein Minimum von 1,37 bei Hund V. Dagegen beträgt der correspondirende Mittelwerth beim Pferde 1,06; beim Menschen liegen die individuellen Schwankungen zwischen 0,86 und 1,27 mkg¹⁾. Die namentlich von Rubner vertretene Auffassung, dass der Ruhestoffwechsel deshalb der Körperoberfläche parallel gehe, weil er sich dem Wärmeverlust durch die Haut anpasse, wird, wie fruher schon ausgeführt, den Thatsachen nicht gerecht. Rubner hat zwar in seiner jüngsten Veröffentlichung²⁾ eine Reihe neuer Gesichtspunkte für die entscheidende Bedeutung der Temperaturverhältnisse bei der Regelung des Stoffwechsels angeführt, aber auch sie können nicht ganz befriedigen.

Rubner sagt mit Recht, dass die Beeinflussung des Stoffwechsels durch die Wärmeregulation nicht mit der Deckung des Verlustes erschöpft sei; es müsse sich der Stoffwechsel auch den Möglichkeiten der durch die Oberfläche vermittelten Entwärmung anpassen; hier-

1) Ich habe fruher schon darauf aufmerksam gemacht (dieses Archiv Bd. 68 S. 210), dass der Hund wahrscheinlich deshalb mehr Stoff beim Gehen verbraucht, als seiner Körpergrösse entspricht, weil er auch für das Stehen einen erheblichen Aufwand an Muskelkraft machen muss.

2) Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig und Wien 1902.

durch sei die obere Grenze des Energieumsatzes begrenzt, diese aber bedinge ihrerseits wieder die Höhe des normalen Ruheumsatzes; dieser Gesichtspunkt der Entwärmung komme auch bei Kaltblütern in Betracht und bedinge hier die Anpassung des Umsatzes an die Körperoberfläche, welche mehrfach nachgewiesen worden ist. —

Demgegenüber ist denn doch zu betonen, dass die in unseren Gewässern lebenden Fische, bei welchen Knauth die Gültigkeit der Oberflächenregel nachgewiesen hat, kaum je in die Gefahr der Ueberwärmung durch Muskelthätigkeit kommen, dass ferner bei Fischen die Ausgleichung zwischen Körper- und Umgebungstemperatur wohl in erster Linie durch die Kiemen vermittelt wird.

Beim Warmblüter begrenzt auch die Gefahr der Ueberwärmung nur ausnahmsweise die Grösse des Muskelstoffwechsels. Für den Mensch hat Rubner selbst hervorgehoben, dass er normaler Weise durch Kleidung u. dergl. dafür sorgt, dass die chemische Wärmeregulation bei ihm nicht in Anspruch genommen wird, und dass er auch der Entwärmung auf gleiche Weise zu Hülfe kommt, wenn er bei hoher Temperatur arbeiten muss. — Wir sehen also überall, dass die Ableitung der Proportionalität zwischen Ruhestoffwechsel und $K^{2/3}$ aus der Wärmeregulation nicht durchführbar ist. —

Da wir nun gesehen haben, dass der Verbrauch bei der hauptsächlichsten Arbeit der Thiere, dem horizontalen Gang, sehr annähernd proportional $K^{2/3}$ geht, da ferner die Annahme, dass ein gesetzmässiges Verhältniss zwischen dem Ruhestoffwechsel der Muskeln und ihrem Durchschnittsverbrauch bei Arbeit bestehe, sehr plausibel ist, liegt es nahe, in dem der Oberfläche parallelen Wachsen des Verbrauchs für die Locomotion die wesentlichste Ursache des gleichen Ganges des Ruhestoffwechsels zu suchen. Bei v. Hoesslin wie bei Rubner finden wir Belege für die Relation zwischen der Höhe des Arbeits- und des Ruhestoffwechsels. Ich kann im gleichen Sinne die Erfahrungen von Schumburg und mir an marschierenden Soldaten anführen. Im Laufe der Märsche, also wohl in Folge der ständigen stärkeren Muskelarbeit, stieg der Ruhestoffwechsel der jungen Männer, während gleichzeitig ihr Körpergewicht abnahm. Hier kann man immerhin annehmen, dass unter Fettschwund die Muskelmasse zugenommen habe, und dass die grössere Arbeit nur indirect, dadurch, dass sie das Wachsen der Muskeln anregte, den Ruhestoffwechsel gesteigert habe. Solche Annahmen reichen aber nicht mehr aus, wenn wir bei Hund VI

sehen, dass sein Ruhestoffwechsel nach vierwöchiger Arbeit von 837 auf 1111 Calorien gestiegen ist, also um 33 %, während gleichzeitig sein Körpergewicht von 29,38 auf 27,6 kg gefallen war¹⁾. Hier ist eine der Zunahme des Ruheverbrauchs auch nur einigermaßen entsprechende Zunahme der Muskulatur undenkbar. Wir haben hier einen directen Beweis dafür, dass bei andauernd stärkerer Arbeit der Ruhestoffwechsel zunimmt, dass also die Qualität der Muskeln sich derart ändern muss, dass der Ruheverbrauch grösser wird. Eine ähnliche qualitative Aenderung, welche zur Steigerung des Stoffwechsels in der Ruhe führt, scheint bei sehr reichlicher Zufuhr von Eiweiss, derart, dass dieses allein zur Deckung des Stoffbedarfs ausreicht, sich zu entwickeln. Pflüger fand bei seinen Versuchen an Katzen, dass die Steigerung des Stoffwechsels der Zunahme des Eiweissbestandes des Körpers proportional erfolgte; das ist aber keine allgemeine Regel: die Versuche von Frenzel und Schreuer²⁾ ergaben eine die Zunahme des Stickstoffbestandes am Körper sehr erheblich übertreffende Zunahme der Oxydationsprocesse.

Die Labilität der activen Gewebe des Körpers, ihre Zersetzlichkeit im Ruhezustande ist also eine nicht unerheblich wechselnde. Sie nimmt zu in Folge stärkerer Beanspruchung und ist deshalb bei kleineren Thieren, welche für ihre Fortbewegung relativ mehr arbeiten

1) Man kann gegen diese Berechnung einwenden, dass der Hund bei den Ruheversuchen am 14. October 1893 nicht ganz nüchtern war. Er hatte vor sechs Stunden verzehrt:

42 g Reis, 17 g Fleischmehl und 7 g Fett,
eine Stunde darauf noch 150 g Rohrzucker. Die Resorption des Rohrzuckers verläuft ziemlich rasch, schneller jedenfalls als die einer äquivalenten Stärkemenge. Wir überschätzen daher sicher die bei diesem Versuche mitspielende Verdauungsarbeit erheblich, wenn wir sie so hoch veranschlagen, wie sie Magnus-Levy an dem gleichen Thier nach Aufnahme von 300 g Reis gefunden hat (dieses Archiv Bd. 55 S. 54 Tab. XXI). Hier betrug die Steigerung des Sauerstoffverbrauchs im Mittel von drei Versuchen 19,6 ccm pro Minute. Ziehen wir diese Zahl vom Ruheverbrauch (180,4 ccm O) ab, so bleibt als Ruheverbrauch 160,8 ccm O bei dem Resp.-Quot. 0,867. Hieraus berechnet sich unter der Annahme, dass der Zufuhr entsprechend 10 mg N pro Minute umgesetzt wurden, ein Kraftumsatz = 40,3 Cal. pro Kilogramm und 24 Stunden bzw. 988 Cal. pro Quadratmeter Oberfläche und 24 Stunden. Mit dieser sicher zu grossen Correctur ist der Verbrauch des trainirten Thieres immer noch um 18 % höher als zur Zeit anhaltender Unthätigkeit.

2) Frenzel und Schreuer, Der Nutzwert des Fleisches. Engelmann's Archiv 1902 S. 282.

müssen als grosse, in gleichem Maasse gesteigert wie die Locomotionsarbeit, d. h. im Verhältniss des Quadrats der dritten Wurzel aus den Gewichten.

Mit der Annahme, dass die Beziehung zwischen $K^{2/3}$ und Horizontalbewegung die primäre, die zum Ruhestoffwechsel die secundäre ist, stimmt auch die geringere Abweichung des Stoffverbrauchs im Gehen von dem berechneten Mittelwerth. Die Extreme sind für den Verbrauch

im Gehen + 21 und — 15 %,
in Ruhe + 29 und — 13 %.

Wenn die Mechanik des Gehens, speciell die Grösse des einzelnen Schrittes für den Stoffaufwand entscheidend ist, muss, wenn wir den Verbrauch pro Kilogramm und Meter mit der Beinlänge, statt mit $K^{1/3}$ multipliciren, auch ein gleicher Werth für die Thiere verschiedener Grösse herauskommen. Leider habe ich die Messung der Beinlängen bei meinen 2 Versuchsthieren versäumt, und auch Dr. Slowtzoff hat sie nur in 4 Fällen ausgeführt. Für diese 4 Fälle stelle ich die Zahlen in Tab. VI zusammen. Es wurde das Mittel der Länge von Vorder- und Hinterbeinen genommen und damit der Verbrauch pro Kilogramm und Meter multiplicirt.

Tabelle VI.

Nummer des Hundes	Körper- gewicht	Beinlänge (Mittel) cm	Verbrauch für horizont. Bewegung in Meterkilogramm		
			pro Kilo- gramm und Meter Weg	pro Kilogramm und Meter Weg multiplicirt mit	
				Beinlänge	$K^{1/3}$
I	5,05	32,5	1,14	37	1,95
III	10,57	36,7	0,66	24	1,46
IV	14,22	52	0,64	33	1,54
VII	36,6	74	0,48	35	1,58

Ausser bei der schwangeren Hündin III weichen die Ziffern der vorletzten Columnne nur wenig von einander ab.

Recapitulirend sei zum Schlusse noch hervorgehoben:

1. Die Geschwindigkeit beeinflusst im Gegensatz zu Mensch und Pferd bei Hunden nicht sichtlich die Grösse des Stoffverbrauchs für die Wegeinheit.

2. Bei erhöhter Körpertemperatur ist der Stoffverbrauch des ruhenden Körpers und der für die Athemarbeit erhöht; die Muskeln leisten aber eine be-

stimmte Arbeit mit demselben Stoffaufwand wie bei normaler Temperatur.

3. Die Grösse des Verbrauchs für die einzelnen Leistungen der Muskulatur wird durch Uebung sehr erheblich herabgesetzt; die Uebung für eine bestimmte Arbeit bedingt aber keine Ersparniss bei andern nichtspeciellgeübten Arbeiten; mit der grösseren Uebung der Muskulatur geht eine Steigerung des Ruhestoffwechsels einher, ebenso wie mit überschüssiger Eiweissernährung.