

(Aus dem thierphysiol. Institut der kgl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin.)

Ueber die Bedeutung der verschiedenen Nährstoffe als Erzeuger der Muskelkraft.

Von

N. Zuntz.

(Bemerkungen zu den vorstehenden Arbeiten.)

In den Verhandlungen der physiologischen Gesellschaft vom Juni 1894 (auch abgedruckt in du Bois-Reymond's Archiv 1894 S. 541) berichtete ich zuerst über Versuche, welche die Aufgabe hatten, auf verschiedenen Wegen Aufschluss über die Bedeutung der hauptsächlichsten Nährstoffe als Quelle des Muskelkraft zu gewinnen. Die vorstehend mitgetheilten Versuchsreihen wollen auf zwei verschiedenen Wegen zur Klärung des Problems beitragen. Die Arbeiten von Heineman sowie von Frenzel und Reach liefern weiteres Material zu der aufgeworfenen Frage, ob die verschiedenen Nährstoffe sich im Verhältniss ihrer Verbrennungswärmen vertreten. Die Arbeiten von Caspari und von Bornstein zeigen, wie der Widerspruch sich auflöst, welcher zwischen der Thatsache, dass vermehrte Muskelarbeit in der Regel den Verbrauch an Eiweiss steigert, und der Erfahrung, dass durch angestrengte Muskelarbeit eine Hypertrophie des thätigen Muskels, also ein Ansatz von Eiweiss zu Stande kommt, zu bestehen scheint. Wir sehen hier einen speciellen Fall des Gesetzes der teleologischen Mechanik, dass „die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses ist“¹⁾. — Ich hatte ursprünglich die Absicht, an dieser Stelle jene ersten, mit Dr. Walther Loeb ausgeführten Versuche (etwa 140 Respirationsbestimmungen

1) Pflüger, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Dieses Archiv Bd. 15 S. 76.

an 2 Hunden) ausführlicher darzulegen; bei der Bearbeitung stellte sich aber heraus, dass gerade für den Theil der Frage, welcher auch in den Versuchen am Menschen keine befriedigende Lösung erfahren konnte, — für das Verhalten bei möglichst ausschliesslicher Ernährung mit Eiweiss, so dass dieses alle Leistungen des Körpers bestreiten muss, — die Versuche noch nicht ausreichen. Ich verspare deshalb die Publication derselben bis nach Beendigung einer neuen Versuchsreihe, welche speciell den Energie-Umsatz des Hundes bei Eiweissernährung behandeln soll. — Bei Berechnung der älteren Versuche wurden für den calorischen Werth des Sauerstoffs nicht die Zahlen benutzt, welche ich in diesem Archiv Bd. 68 S. 191 — wesentlich mich anlehnend an die Ausführungen Pflüger's in diesem Archiv Bd. 52 S. 1 — berechnet hatte, sondern die nur ganz wenig davon abweichenden, welche ich mit Lehmann¹⁾ in der Untersuchung über den Stoffwechsel von hungernden Menschen benutzt hatte.

Unterschied:

Dort 1 ccm O bei Eiweiss:	4,466	später =	4,476	cal.	0,2 %
„ 1 „ „ „ Fett:	4,622	„ =	4,686	„	1,4 %
„ 1 „ „ „ Stärke:	4,976	„ =	5,047	„	1,4 %

Man sieht, die Zahlen weichen nur so wenig ab, dass man die Resultate vergleichen kann, wenn man auf Differenzen unter 1,4 % keinen Werth legt.

Inzwischen hat aber Pflüger auf's Neue die Frage nach dem calorischen Werth der Nährstoffe und des Sauerstoffs erörtert (dieses Archiv Bd. 79 S. 537) und hat dabei für das Eiweiss wahrscheinlich gemacht, dass wir den Nutzwert desselben bisher zu niedrig veranschlagt haben. Ferner betonte er mit Recht, dass man für die Verbrennungswärme der Fette und Kohlehydrate sich nur an die neueren, mit Hülfe der Berthelot-Bombe gewonnenen Werthe Stohmanns halten sollte, da die älteren sicher etwas zu niedrig sind. Er gibt nun in diesem Archiv Bd. 77 S. 465 folgende Zahlen für den calorischen Werth von 1 g Sauerstoff:

Fettfreies Muskelfleisch	=	3,32	Cal.
Fett	=	3,29	„
Stärke	=	3,40	„

Die Zahl für Muskelfleisch wurde nachträglich (Archiv Bd. 79 S. 575)

1) Virchow's Archiv Bd. 131. Suppl.

zu 3,30 festgestellt, die für Stärke ebd. Bd. 78 S. 526 zu 3,53 richtig gestellt.

Die Zahlen entsprechen folgenden Wärmewerthen eines Liter eingeathmeten Sauerstoffs:

bei Muskelfleisch	4,719 Cal. gegen	4,476	} nach der hier angewendeten Berechnung.
„ Fett	4,705 „ „	4,686	
„ Stärke	5,056 „ „	5,047	

Der Unterschied ist nur für Fleisch erheblich und beträgt 0,243 Cal. oder 5,4% meines Werthes;

für Fett beträgt er 0,019 Cal. = 0,4% meines Werthes

„ Stärke „ „ 0,009 „ = 0,2% „ „

Entsprechend dem geringen Antheil, welchen das Eiweiss in den vorstehenden Arbeitsversuchen am Gesamt-Umsatz hat, ändert eine Berücksichtigung der Erwägungen Pflügers nichts an dem Hauptergebniss der Arbeiten von Heineman, Frentzel und Reach.

Ich habe in Gemeinschaft mit den Herren Frentzel und Reach jene Versuche, in welchen dieselben ihre Rechnungsweise ausführlich dargelegt hatten, noch ein Mal berechnet, unter Zugrundelegung der jetzt von Pflüger empfohlenen Werthe.

Wir haben dabei folgende Resultate erhalten:

Der Steigversuch vom 2. Juli 1897 ergab nach den früheren Rechnungen unter der Annahme, dass 8,12 mg Stickstoff pro Minute umgesetzt werden, eine Energieentwicklung = 6,812 Cal. pro Minute; bei Zugrundelegung der Pflüger'schen Zahlen steigt dieser Werth auf 6,849 Cal., d. h. um etwa $\frac{1}{2}$ %. Grösser wird natürlich die Abweichung bei den Versuchen mit eiweissreicher Kost, wenn man annimmt, dass dabei maximale Mengen von Eiweiss zersetzt worden seien.

Hier berechneten die Herren früher aus ihren Eiweissversuchen für die Arbeit allein, nach Abzug des Ruhewerthes, einen Minutenverbrauch von 4,828 Cal.; die Pflüger'schen Zahlen würden zu dem Werth 5,038 Cal. führen, d. h. zu einem um 4,3% höheren Werthe. Diese relativ grosse Differenz kommt aber nur dadurch zu Stande, dass die Rechnung von der Annahme ausgeht, dass fast nur Eiweiss den Muskeln als Kraftquelle gedient habe, eine Annahme, die bei dem starken Ueberwiegen der N-freien Nährstoffe auch in dieser möglichst eiweissreichen Kost eigentlich unmöglich erscheint, weil die im Laufe des Tages ausgeführte innere und äussere Muskelarbeit

weit mehr Energie erfordert, als das umgesetzte Eiweiss zu liefern vermag. Das Hauptergebniss der Versuchsreihen, die Erkenntniss, dass Fett und Kohlehydrate annähernd im Verhältniss ihrer Verbrennungswärme sich bei der Muskelarbeit vertreten, wird, wie man sieht, durch Einsetzung der Pflüger'schen Werthe an Stelle der von uns benutzten kaum alterirt. Jedenfalls weichen die Mittelzahlen der einzelnen Versuchsreihen für den Energieverbrauch mehr von einander ab, als die Unsicherheiten betragen, welche durch die Aenderungen im calorischen Werth des Sauerstoffs entstehen. Für diese Abweichungen müssen wir die Ursache suchen.

Da die Arbeitseinheit in den Versuchen von Frentzel und Reach eine ganz andere ist als in den Versuchen von Heineman, erleichtern wir uns die Vergleichung, wenn wir die Versuche derart umrechnen, dass wir den Energieverbrauch für die Arbeitseinheit bei vorwiegender Fettverbrennung mit 1 bezeichnen. Es ist dann der Energieverbrauch bei vorwiegender Kohlehydratverbrennung

bei Heineman's Versuchsperson	= 1,14
„ Frentzel	= 0,96
„ Reach	= 0,985

Die Abweichung der Versuchsergebnisse ist viel grösser, als man nach den Ergebnissen der Fehlerberechnung hätte erwarten sollen. Der wahrscheinliche Fehler des Mittelwerthes beträgt in Heineman's Fettreihe (Tab. 2 seiner Abhandlung) = $\pm 0,17$ cal., d. h. 1,8% des Werthes, in seiner Kohlehydratreihe (Tab. 5) = $\pm 0,266$ cal., d. h. 2,5% des Werthes. In den beiden Versuchsreihen an Frentzel ist dieser Fehler = $\pm 0,6\%$ des Werthes, in denen an Reach = $\pm 1,6\%$ für die Fettreihe und 1,0% für die Kohlehydratreihe. Selbst wenn wir annehmen, dass die Fehler immer im Sinne der Abweichung ausgefallen seien, ist die Differenz zwischen den Resultaten von Heineman einerseits, Frentzel und Reach andererseits hieraus nicht zu erklären.

Ich wurde durch diese Abweichung zu einer nochmaligen Durchrechnung der Zahlen Heineman's veranlasst¹⁾. Dabei habe ich jeden Arbeitsversuch in doppelter Weise berechnet. Zunächst wurde

1) Bei dieser Arbeit hat mich der verstorbene Assistent an der geodätischen Abtheilung der kgl. landwirthsch. Hochschule, Herr Jakoby, in dankenswerther Weise unterstützt.

die gesammte in einer Arbeitsminute entwickelte Energie in bekannter Weise aus dem Sauerstoffverbrauch, der Kohlensäure- und Stickstoffausscheidung (letztere im Durchschnitt des Tages) berechnet. Hiervon wurde das eine Mal der in gleicher Weise berechnete Energieverbrauch einer Ruheminute desselben Tages, das andere Mal der Durchschnitt sämmtlicher bei der betreffenden Kost ausgeführten Ruheversuche abgezogen. Der restirende, den Antheil der Arbeit darstellende Werth wurde durch die in der Minute geleistete Anzahl Meterkilogramme dividirt. So entstehen für den Energieverbrauch pro Meterkilogramm Arbeit die in Tab. III S. 564 sub a u. b aufgeführten Zahlen. An einzelnen Tagen, an welchen der Ruhewerth stark vom Mittel abwich, sind diese Zahlen erheblich verschieden; im Durchschnitt gleichen sich die Unterschiede fast vollkommen aus, und dieser Durchschnitt stimmt bei Fettdiät fast absolut, in der Kohlehydratreihe nahe genug mit dem von Heineman berechneten Mittelwerth überein (meine Werthe für Fettdiät = 9,39 resp. 9,33, Heineman's 9,39; meine Werthe für Kohlehydratkost = 10,37 resp. 10,41, Heineman's 10,67).

Zur Ergänzung der betreffenden Tabellen Heineman's gebe ich in Tab. I und II die Berechnung der Wärmeproduction für die einzelnen Ruheversuche unter Darlegung des Antheils des Eiweisses und der N-freien Stoffe an derselben.

Bei Betrachtung dieser Tabellen fällt der grosse Unterschied der Stoffwechselgrösse an den einzelnen Tagen auf. Dieser Unterschied erklärt sich aus der wechselnden Grösse der Verdauungsarbeit in den einzelnen Versuchen. Ich werde hierauf noch zurückkommen; zunächst möchte ich ein anderes Ergebniss der Zusammenstellung, welches geeignet ist, den Widerspruch zwischen Heineman's Versuchen und denen Frentzel's und Reach's wenigstens theilweise zu erklären, besprechen. Ich habe alle Versuche Heineman's, einschliesslich der Eiweissversuche und der in meiner Tabelle III nicht mit aufgenommenen Versuche, deren respiratorischer Quotient sie zwischen die Fett- und Kohlehydratreihe stellt, ohne Rücksicht auf die Ernährung nach der Zeit ihrer Ausführung geordnet. Dabei ergab sich, dass der Verbrauch für ein Meterkilogramm Arbeit beträgt:

Im Durchschnitt von 21 Versuchen aus dem Februar:	10,99 cal.
„ „ „ 10 „ „ „ März	10,40 „
„ „ „ 27 „ „ „ April u. Mai	10,24 „

Tabelle I. Ruheversuche bei

Datum	Athemgrösse l	O-Verbrauch ccm	CO ₂ - Ausscheidung ccm
11. April ¹⁾	7,82	315,30	244,75
10. " ¹⁾	7,07	321,65	248,90
9. " ¹⁾	7,75	302,26	232,51
30. "	6,27	311,81	233,83
28. "	6,61	295,03	219,47
1. Mai	7,00	342,10	249,80
29. April	6,86	318,00	229,25
10. " ¹⁾	6,23	330,70	237,44
5. März	8,17	360,10	257,42
27. April ²⁾	6,88	310,45	240,96
5. März	7,15	310,34	219,60
29. Februar	—	313,36	217,10
2. Mai	6,69	314,04	215,57
4. März	6,45	311,37	212,35
4. "	6,69	308,30	207,50
2. "	7,37	315,72	210,98
Mittel	—	319,41	229,84

Tabelle II. Ruheversuche bei Kohle-

Datum	Athemgrösse l	O-Verbrauch ccm	CO ₂ - Ausscheidung ccm
24. April	7,27	271,76	260,40
19. "	7,46	279,53	266,92
7. "	7,72	237,90	223,90
25. "	7,89	313,24	284,04
19. "	7,46	240,50	215,66
22. "	8,30	361,83	319,50
20. "	7,77	270,77	239,03
7. "	7,18	254,83	224,62
6. "	7,54	273,00	237,42
16. März	6,21	297,97	255,33
4. April	7,77	250,25	213,65
21. "	7,92	263,48	221,09
18. "	6,86	294,90	246,90
23. "	7,48	347,89	284,22
6. "	6,62	259,60	208,44
15. "	6,27	270,20	208,85
4. "	5,43	259,09	190,62
16. März	9,05	266,42	196,65
Mittel	7,344	278,52	233,73

1) Für diese Tage sind die mittleren Stickstoffwerthe angenommen, da hierfür kein Stickstoff bestimmt ist.

2) Von hier an ist der respiratorische Quotient $< 0,707$, und ist daher an

Fettkost. (Berechnet pro Minute.)

R. Q.	N pro Minute mg	Wärmeproduction in cal.		
		aus N	aus N-frei	Im Ganzen
0,776	6,0228	163,46	1329,30	1492,76
0,774	6,0228	163,46	1358,63	1522,09
0,769	6,0228	163,46	1264,47	1427,93
0,749	7,3290	198,91	1264,71	1463,62
0,744	5,5102	149,55	1235,77	1385,32
0,730	5,8990	160,10	1441,42	1601,52
0,721	7,3290	198,91	1282,62	1481,53
0,718	6,0228	163,46	1379,10	1542,56
0,715	5,1350	139,36	1541,64	1681,00
0,708	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,703	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,693	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,686	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,682	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,673	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
0,668	6,0228	163,46	1324,00	1487,46
—	—	—	—	1510,93

hydratkost. (Berechnet pro Minute.)

R. Q.	N pro Minute mg	Wärmeproduction in cal.		
		aus N	aus N-frei	Im Ganzen
0,958	5,578	151,38	1195,30	1346,68
0,955	4,354	118,15	1268,62	1386,77
0,941	5,210	141,39	1031,93	1173,32
0,907	5,578	151,38	1382,68	1 34,06
0,897	4,354	118,15	1056,59	1174,74
0,883	5,079	137,85	1626,26	1764,11
0,883	5,079	137,85	1179,78	1317,63
0,881	5,210	141,39	1097,38	1238,77
0,870	5,167	140,23	1183,78	1324,01
0,857	8,908	241,77	1192,33	1434,10
0,854	5,167	140,23	1067,69	1207,92
0,839	5,079	137,85	1129,87	1267,72
0,837	3,628	98,47	1323,70	1422,17
0,817	5,578	151,38	1515,21	1666,59
0,802	5,167	140,23	1097,72	1237,95
0,773	5,550	150,63	1126,79	1277,42
0,744	5,167	140,23	1072,95	1213,18
0,738	8,908	241,77	999,75	1241,52
0,857	5,486	148,91	1196,59	1446,04

den zugehörigen Arbeitstagen die dem mittleren Gaswechsel aller 16 und des Versuches vom 3. März (305,10 ccm O, 238,00 CO₂, 0,780 R. Q.) entsprechende Wärmeproduction als Ruhewerth benutzt worden.

Tabelle III.

Arbeitsversuche Heineman's bei stickstoffarmer Kost.

Fettreiche Kost			Kohlehydratreiche Kost		
Datum	Energieverbrauch in calorien f. 1 mkg Arbeit berechnet unter Abzug des Ruhewerthes		Datum	Energieverbrauch in calorien f. 1 mkg Arbeit berechnet unter Abzug des Ruhewerthes	
	a für denselben Tag	b im Durch- schnitt aller Versuche		a für denselben Tag	b im Durch- schnitt aller Versuche
27. April	11,18	11,12	17. April	8,78	8,72
28. "	10,05	9,69	22. "	8,31	9,28
29. "	8,95	8,86	17. "	10,35	10,29
5. März	9,73	10,24	22. "	8,42	9,42
30. April	10,05	9,91	23. "	11,93	11,64
28. Februar	10,53	10,47	15. "	13,47	13,03
24. "	8,41	8,35	23. "	9,12	9,76
25. "	9,88	9,82	23. "	8,97	9,62
25. "	9,17	9,12	25. "	12,86	13,12
2. Mai	8,99	8,92	20. "	10,51	10,12
26. Februar	10,54	10,47	21. "	9,40	8,85
2. Mai	8,24	8,17	24. "	9,73	9,44
24. Februar	9,20	9,13	24. "	12,06	12,32
29. April	8,52	8,44	19. "	11,39	11,00
25. Februar	8,77	8,71	18. "	12,73	12,70
30. April	8,02	7,88	16. März	9,59	9,56
Mittel	9,39	9,33	16. April	7,97	7,50
			18. "	12,95	12,89
			17. März	8,56	8,52
			Mittel	10,37	10,41

Man gewinnt durch diese Zahlen (S. 561 unten) den Eindruck, als habe der Versuchsmann, trotzdem eine längere Vorübung den verwertheten Versuchen voranging, doch noch im Laufe der Versuchsreihe gelernt, ökonomischer zu arbeiten. Es sind nun die Versuche mit eiweissreicher Kost sämmtlich im Februar und März angestellt, also in den Zeiten geringerer Uebung, 6 davon, zwischen den 10. und 18. Febr. fallend, sind die ersten aller verwertheten Versuche; sie ergaben einen Energieaufwand für das Meterkilogramm Arbeit von 11,92 cal. Die 5 Versuche bei ähnlicher Kost zwischen 7. und 13. März ergaben 10,78 cal. Auf die 6 ersten Eiweissversuche folgten vom 19.—22. Februar 5 der 6 Kohlehydratversuche, bei welchen der respiratorische Quotient niedrig war, also relativ viel Fett verbrannt wurde: der Verbrauch war 11,54 cal. Als dritte Reihe haben wir noch zwischen 24. Februar und 5. März 8 Fettversuche mit typisch niedrigen respiratorischen Quotienten; sie ergaben im Mittel einen

Verbrauch von 9,53 cal. Hier erst scheint die Einübung auf die Arbeit eine vollkommene zu sein. In derselben Reihe finden sich allerdings noch 4 Fettversuche mit zu hohen Quotienten, die ausserdem ungewöhnlich stark von einander abweichen; sie ergeben 11,87 cal., fallen also sehr aus der Reihe.

8 weitere typische Fettversuche liegen am Schlusse der ganzen Versuchsreihe zwischen 27. April und 2. Mai; sie sind wieder niedriger als die 8 ersten Fettversuche: im Mittel = 9,25 cal. 2 in dieselbe Reihe fallende Versuche mit zu hohem respiratorischem Quotienten ergeben fast den gleichen Werth = 9,19 cal. Die meisten (17) typischen Kohlehydratversuche fallen in die IX. Periode, 15—25 April; ihr Mittelwerth ist 10,83 cal.

Wenn wir die vorstehenden Zahlen betrachten, wird es wahrscheinlich, dass der von Heineman für die eiweissreiche Kost gefundene hohe Werth nur auf Kosten der geringeren Uebung der Versuchsperson zu schieben ist, während der Unterschied zwischen Kohlehydraten und Fetten aus diesem Umstande allein nicht zu erklären ist. Die Versuche sprechen vielmehr dafür, dass von seinem Versuchsmann die Fette bei der Muskelarbeit besser verwerthet werden als die Kohlehydrate.

Bei dem allerdings nur wenig die berechneten wahrscheinlichen Fehler überschreitenden entgegengesetzten Resultate der Herren Frenzel und Reach scheint auch die Verbesserung der Arbeitsleistung durch fortschreitende Uebung in Betracht zu kommen. Bei Reach haben wir, wenn wir die Versuche chronologisch ordnen, ebenfalls eine stete Abnahme des Verbrauches für die Arbeitseinheit:

1. Woche 2,259 cal. pro 1 kg und 1 M. bei Fettahrung,
2. " 2,202 " " 1 " " 1 " " Kohlehydratnahrung,
3. " 2,034 " " 1 " " 1 " " Fettahrung,
4. " 2,005 " " 1 " " 1 " " Kohlehydratnahrung.

Frenzel zeigt eine Ausnahme von dieser Regel, indem er in der letzten Kohlehydratwoche einen grösseren Verbrauch hat als in der ersten. Gerade diese Reihe ist aber nicht so tadellos verlaufen wie die übrigen; sie weist in den Protokollen mehrfache Störungen durch unregelmässige Bewegung der Treibahn, sowie durch starke Ermüdung auf. Wenn wir die Störung des Resultates durch den Einfluss der fortschreitenden Uebung und weiter die Thatsache in Betracht ziehen, dass der Mensch auf die Arbeit des Gehens besser eingeübt ist als auf die des Raddrehens, dass also bei ersterem

gleichmässiger und fehlerloser Resultate zu erwarten sind, wird man durch die Gesamtheit der bis jetzt vorliegenden Versuche entschieden zu der Ueberzeugung gebracht, dass Fette und Kohlehydrate für die Arbeit einander im Verhältniss ihrer Verbrennungswärme vertreten, dass unsere Ergebnisse gegen die Annahme sprechen, Fett müsse erst unter Verlust eines Theiles seiner Energie in Kohlehydrat umgewandelt werden, um im thätigen Muskel als Kraftquelle fungiren zu können. —

Der Anschauung, dass Arbeitsleistungen die Grösse des Stoffumsatzes im Thierkörper in erster Linie bestimmen, entspricht die von mir und v. Mering aufgestellte, seitdem durch vielfache Versuche gestützte Erklärung der Steigerung des Stoffwechsels nach Nahrungsaufnahme durch die mit der Verdauung und Assimilation der Nahrung verbundene Arbeit. Ich möchte ausdrücklich betonen, dass ich die „Verdauungsarbeit“ keineswegs als alleinige Ursache jeglicher Steigerung des Stoffwechsels nach Nahrungsaufnahme ansehe.

Schon in der vorläufigen Mittheilung¹⁾ über unsere Versuche erwähnten v. Mering und ich, dass Peptone auch bei directer Injection in's Blut, also bei Ausschluss der Verdauungsarbeit, die Sauerstoffaufnahme steigern; später fanden wir²⁾, dass diese Wirkung von gewissen Verunreinigungen herrührt, welche dem Producte der Einwirkung von Magensaft auf Fibrin anhaften, aber durch wiederholte Alkoholfällungen entfernt werden können. In neuerer Zeit haben wir nun noch erfahren, dass im Thierkörper in einzelnen Organen Stoffe gebildet werden, die dann mit der Fleischnahrung eventuell aufgenommen werden, welche schon in sehr geringer Menge die Oxydationsprocesse des ruhenden Thieres steigern (Thyreojodin, Oophorin). Man vergleiche ferner in dieser Hinsicht die Ausführungen von Magnus-Levy (dieses Archiv Bd. 55 S. 118 — 123). — Wolfers³⁾ fand derartige directe Einwirkungen nach Zufuhr in's Blut auch für einzelne stickstofffreie Stoffe (Alkohol und ein nach Vergärung von Maltose durch v. Mering und Musculus gewonnenes Dextrin). Dass die Arbeit des Verdauungsapparates, seiner Muskeln und Drüsen einen sehr erheblichen Einfluss auf die Grösse des Stoff-

1) Dieses Archiv Bd. 15 S. 634.

2) Dieses Archiv Bd. 32 S. 171; vgl. spec. S. 203 und 204.

3) Dieses Archiv Bd. 32 S. 222.

und Energie-Umsatzes hat, geht zunächst aus den älteren Versuchen von v. Mering und mir hervor, in welchen wir auch durch unverbrennliche, die Darmthätigkeit anregende Substanzen bedeutende Erhöhungen des Stoffwechsels bewirkten. Die Ergebnisse dieser Versuche hat A. d. Loewy¹⁾ beim Menschen bestätigt. Magnus-Levy²⁾ beobachtete nach Knochenfütterung ein vielstündiges Wachsen des Gaswechsels, welches viel erheblicher war, als wenn man in Form von Fleisch ebenso viel organische Substanz fütterte, wie die Knochen enthielten.

Besonders sinnfällig sind aber die Ergebnisse, welche Hagemann und ich³⁾ beim Pflanzenfresser fanden, wo die grossen Mengen Ballast, welche in Form der Cellulose und der incrustirenden Substanzen mit Heu, Stroh und ähnlichen Futtermitteln aufgenommen werden, den Stoffumsatz in ganz gewaltigem Maasse steigern. Aus unseren Versuchen und Berechnungen geht hervor, dass allein die Steigerung des Umsatzes während des Kauens der Nahrung 10—13 % der ganzen zugeführten Energie beansprucht. Kau- und Verdauungsarbeit zusammen beanspruchen beispielsweise beim Wiesenheu 48 % der Energie der aus diesen Futterstoffen resorbirten Nahrung (l. c. S. 279). Aus der durch die mechanischen Eigenschaften des Futters bedingten Grösse der Verdauungsarbeit erklärt es sich, dass der Stoffwechsel, bezogen auf die Einheit der Körperoberfläche, bei möglichstem Ausschluss aller Muskelthätigkeit beim Pferde zwei bis drei Mal so gross ist als beim nüchternen Hunde bezw. Menschen. —

Dem Ergebniss unserer zahlreichen Respirationsversuche, welche zeigen, dass jeder grösseren Nahrungsaufnahme eine Steigerung des Gaswechsels folgt, welche etwa so lange anhält, bis die Verdauung der Nahrung vollendet ist, steht ein Satz entgegen, welchen Pflüger in seiner Arbeit über Fleisch- und Fettmästung⁴⁾ als These V aufgestellt hat. Derselbe lautet: „Wenn ein Hund mit gemischtem Futter ernährt wird unter der für alle Mästung selbstverständlichen Voraussetzung, dass das zugeführte Eiweiss nicht allein schon zur Befriedigung des Bedürfnisses zu viel ist, so kann man die stickstofffreie Nahrung beliebig steigern, ohne dadurch eine Steigerung des

1) Dieses Archiv Bd. 43 S. 515.

2) Dieses Archiv Ed. 55 S. 1.

3) Untersuchungen über den Stoffwechsel des Pferdes bei Ruhe und Arbeit. Berlin, Parey 1898. Capitel V. C S. 271—285.

4) Dieses Archiv Bd. 52 S. 76.

Stoffwechsels hervorzubringen . . . die ganze überflüssige Masse wird ohne Abzug — also gleichsam kostenfrei — in Fett umgewandelt und als Fett abgelagert.“ Pflüger stützt diese Sätze durch einen Mästungsversuch von nicht tägiger Dauer, in welchem ein sehr grosser Ueberschuss an Fett und Kohlehydraten verabreicht wurde, und in welchem die Gewichtszunahme fast absolut mit der Annahme harmonirt, dass alle über den Nahrungsbedarf gereichten stickstofffreien Körper als Fett zum Ansatz kämen. Das Nahrungsbedürfniss wurde in einer besonderen, der Mästung vorangehenden Periode durch Ermittlung der zur Erhaltung nöthigen Menge magersten Fleisches bestimmt. Es ergab sich, dass pro Kilogramm Thier 2,073 g N erforderlich waren.

Wenn man, wie mir dies nach dem vorher Ausgeführten nöthig scheint, anerkennt, dass jede Nahrung eine gewisse Verdauungsarbeit bedingt, decken die 2,073 g N ausser dem Bedarf des nüchternen ruhenden Thieres auch diese Verdauungsarbeit, deren Grösse sich an der Hand der Versuche von Magnus-Levy taxiren lässt. In den Masttagen erhält der Hund bedeutend weniger Eiweiss, dafür aber erhebliche Mengen von Butter und Stärke (letztere in Form von gekochtem Reis). Da nun die Verdauungsarbeit nach den Ermittlungen von Magnus-Levy für die Gewichtseinheit Eiweiss (Fleisch) sehr viel grösser ist als für die gleiche Menge Stärke und für diese wieder grösser als für Fett, kann die Mehrarbeit für die Verdauung von Fett und Kohlehydrat durch die Ersparniss bei den Eiweisskörpern gerade compensirt sein. In diesem Falle könnte die mit Berücksichtigung der Verdauungsarbeit ausgeführte Berechnung des Endgewichtes des gemästeten Hundes dasselbe Resultat geben wie die Rechnung Pflüger's, welche von dieser Arbeit abstrahirt. Aus allen Versuchen Magnus-Levy's habe ich schon vor längerer Zeit die annähernde Grösse des Energieverbrauches für die Verdauung der drei Nährstoffkategorien in den Formen, wie Magnus-Levy sie verabreicht hat, berechnet. Ich kam dabei zu dem Resultat, dass die Steigerung des Stoffwechsels durch die Verdauungsarbeit beträgt:

Für 1 g N	=	4,65 Cal.,
„ 1 g Fett	=	0,24 „
„ 1 g Stärke	=	0,41 „

Nun fütterte Pflüger bei Ermittlung des zur Erhaltung nöthigen Bedarfs täglich 62,4 g N, welche an Verdauungsarbeit $62,4 \times 4,65 = 291$ Cal. erfordern.

In den ersten fünf Tagen der Mast wurden gefüttert:

37,1 g N,	welche für Verdauungsarbeit fordern	= 173 Cal.,
100 g Fett,	„ „ „ „	= 24 „
163 g Stärke,	„ „ „ „	= 67 „

Im Ganzen: 264 Cal.

Es wurden also täglich 27 Cal., in den fünf Tagen 135 Cal. an Verdauungsarbeit erspart.

In den folgenden vier Tagen berechnet sich die Verdauungsarbeit wie folgt:

Für 38,1 g N	= 178 Cal.,
„ 120 g Fett	= 29 „
„ 230 g Stärke	= 94 „

Im Ganzen: 301 Cal.

Es wurden also täglich 10 Cal., in den vier Tagen 40 Cal. mehr verbraucht als bei der Erhaltung des Thieres mit Eiweiss. Die neun Tage ergaben also nach dieser Rechnung eine Energieersparniss von $135 - 40 = 95$ Cal. gegenüber der von der Verdauungsarbeit absehenden Rechnung. 95 Cal. entsprechen 10 g Fett oder 11 g thierischen Fettgewebes, wodurch die von Pflüger zu 2488 g berechnete Gesamtmast der neun Tage auf 2499 g steigen würde. Die Gewichtszunahme betrug 2500 g, stimmt also mit dem Ergebniss der Rechnung absolut überein. Ohne auf diese absolute Uebereinstimmung irgend einen Werth zu legen, darf ich wohl aus dem Ergebniss der Rechnung folgern, dass der Pflüger'sche Mastversuch durchaus mit dem, was man aus den Versuchen von Magnus-Levy über die Grösse der Verdauungsarbeit entnehmen kann, in Harmonie steht. —

Nun finden sich aber auch in einer neueren Arbeit von Pflüger¹⁾ einige Beobachtungen, welche ihm die Grösse der Werthe wenigstens, welche wir für die Verdauungsarbeit der stickstofffreien Nahrung gefunden haben, verdächtig machen. Es sind dort eine grosse Zahl von Respirationsversuchen an der Katze in einem modificirten Regnault-Reiset-Apparat mitgetheilt. Aus den in Tabellen zusammengefassten Mittelwerthen sind folgende zunächst zu betrachten:

1) Pflüger, Ueber den Einfluss, welchen Menge und Art der Nahrung auf die Grösse des Stoffwechsels und der Leistungsfähigkeit ausüben. Dieses Archiv Bd. 77 S. 425.

Tabelle IX: Vollkommene Entziehung der Nahrung (11 Versuche)	0,528 Liter O ₂ pro Kilogramm und Stunde,
„ XIII: Nahrung von Kohlehydraten und Fett (7 Versuche)	0,496 Liter O ₂ pro Kilogramm und Stunde.

Zur Erklärung der Herabsetzung des Stoffwechsels, welche die Zufuhr von Kohlehydraten bei der Katze hervorbrachte, gibt Pflüger (S. 476) Folgendes an: „Ein hungerndes Thier ist unbehaglich und desshalb oft unruhig. Sobald aber der Kater etwas Nahrung im Magen hat — und wäre es auch der ihm verhasste Reisbrei —, fühlt er sich weniger gequält und wird ruhiger.“ Diese Erklärung ist durchaus plausibel; man braucht nur an das Verhalten der katzenartigen Raubthiere in den zoologischen Gärten vor und nach der Fütterung zu denken, um sie ohne Weiteres zu unterschreiben.

Nun wissen wir aus den Arbeiten von Speck, mir und allen meinen Mitarbeitern, wie mächtig der Sauerstoffverbrauch durch Bewegungen gesteigert wird. Wenn ich an mir selbst einen Respirationsversuch in Ruhe, auf dem Sopha liegend, ausführen lasse, weiss ich im Voraus, ob das Ergebniss meinem Normalwerth entsprechen wird, oder ob in Folge etwas unbequemer Lage und der dadurch bedingten Muskelspannungen oder in Folge von Darmbewegungen ein auch nur um 5 % höherer Werth herauskommen wird. Die Versuchsperson von Magnus-Levy nun war durch zahllose Respirationsversuche derart eingeübt, dass sie sich stets bequemste Lage verschaffte und absolut ruhig während der Versuche lag. Nicht minder günstig verhielt sich in dieser Beziehung der von Magnus-Levy benutzte, vorzüglich dressirte Hund. Kam aber einmal Unruhe während des Versuches vor, so konnte sie dem Beobachter nicht entgehen, und der Versuch wurde als minderwerthig gekennzeichnet. Pflüger's Kater dagegen war in dem Blechkasten seines Respirationsapparates der Beobachtung vollkommen entzogen und es bleibt daher unentscheidbar, ob Aenderungen des Gaswechsels von einem Versuch zum anderen durch die Wirkung des Futters oder durch verschieden unruhiges Verhalten des Thieres bedingt sind. Die Wirkung dieser uncontrolirbaren Unruhe des Thieres spricht sich auch darin aus, dass in den elf Hungerversuchen der Maximalwerth um 15 % über, der Minimalwerth um 24 % unter dem Mittel liegt. — Magnus-Levy gibt S. 24 der citirten Abhandlung 41 Versuche an nüchternen Menschen, von denen er zwei als abnorm von der Mittelung ausschliesst. Diese abnorm hohen Werthe übertreffen das

Mittel der übrigen um 21,8 bzw. 22,2 ‰. Von den übrigen 39 liegt der höchste 10,5 ‰ über, der niedrigste 7 ‰ unter dem Mittel. In einem 24stündigen Hungerversuch an demselben Menschen schwankt der Sauerstoffverbrauch zwischen + 10 ‰ und - 3½ ‰ des am Anfang der Reihe beobachteten „Nüchternwerthes“. — Nach Fettaufnahme (100—210 g) übertrifft der Sauerstoffverbrauch der nächsten acht Stunden den „Nüchternwerth“ nur um 14½ ‰ in maximo (eine einmalige Steigerung um 26 ‰ ist verdächtig). Nach grösseren Mengen von Kohlehydraten (Brot) sind die Steigerungen erheblicher, bewegen sich gewöhnlich zwischen 5 und 22 ‰, steigen nach ca. 300 g Weissbrot bis 32 und 33 ‰ in Versuch 19 (S. 58). — Für den Hund beweist Tabelle VIa S. 48 und 49 in überzeugender Weise, dass nach 500 g Reis und 200 g Hackfleisch mit 11,4 g N der Sauerstoffverbrauch bedeutend höher ist als nach 400 g Hackfleisch allein, welche 13,2 g N enthalten. Ich erwähne nur diese wenigen Daten aus dem reichen von Magnus-Levy erarbeiteten Material, um zu zeigen, dass die Steigerung des Verbrauchs nach Zufuhr einer jeden der drei Nährstoffkategorien durch die übereinstimmenden Ergebnisse beim Hunde und beim Menschen genügend sichergestellt ist. — In voller Uebereinstimmung hiermit stehen die Ergebnisse der umfanglichen „Untersuchungen über den Stoff- und Energie-Umsatz des erwachsenen Rindes“ von O. Kellner¹⁾. Der Verfasser sagt S. 461: „Unter denjenigen Futterstoffen, deren Productionswerth hier festgestellt worden ist, befindet sich nicht ein einziger, der mit dem vollen Betrage seines als physiologischer Nutzwert bezeichneten Energie-Inhaltes zu der Neubildung von Fleisch und Fett beigetragen hat. Ueberall sind zu den Verlusten vom Wärmewert der verdauten organischen Substanz, welche durch Harn- und Methanbildung veranlasst wurden, noch wesentlich höhere Verluste hinzugetreten.“

1) Berlin, Parey 1900.