

XXVII.

Ueber die Beziehung der Respiration zur Muskelthätigkeit und die Bedeutung der Respiration überhaupt.

Von Moritz Traube, Dr. phil. in Ratibor.

Herr Voit hat in seiner Abhandlung „über den Einfluss des Kochsalzes, Kaffee's und der Muskelbewegung auf den Stoffwechsel" (München 1860) durch gediegenen Versuch erwiesen, dass Muskelthätigkeit die Harnstoffbildung nicht vermehre. Er gesteht, durch diese Thatsache, die den bisherigen Anschauungen vom Stoffwechsel geradezu widersprach, anfänglich überrascht gewesen zu sein; anstatt aber einfach daraus zu schliessen, dass die Muskelthätigkeit überhaupt nicht an den Umsatz stickstoffhaltiger Körper geknüpft sei, brachte er sofort der Liebig'schen Hypothese die fundamentalsten Thatsachen der Physiologie und Physik zum Opfer. Er glaubte, erwiesen zu haben, dass Arbeit überhaupt keine Vermehrung des Stoffwechsels zur Folge habe, und stellte damit die älteste aller physiologischen Erfahrungen in Frage, „dass man um so mehr essen müsse, je mehr man arbeitet."

Eine so gewaltige, in ihren Folgen unberechenbare Entdeckung musste eine sorgliche Wahrung der Priorität als heilige Pflicht erscheinen lassen, und man kann es wahrlich dem Autor nicht verargen, wenn er (S. 210) im Voraus ängstlich nachzuweisen bemüht ist, dass in früheren gelegentlichen Aeusserungen anderer Physiologen noch nichts von seinen neuen Ideen enthalten sei.

Herr Voit darf aber unbekümmert sein; er darf zuversichtlich hoffen, im ungestörten, ja ungetheilten Besitze seiner neuen Ideen zu bleiben.

Ich werde darthun, dass wir zu so gewagten Erklärungen noch nicht gezwungen sind, muss jedoch von vorn herein bemerken,

dass meine Abhandlung durchaus nicht durch die des Herrn Voit hervorgerufen wurde.

Ich habe ihre wesentlichsten Punkte bereits vor ungefähr einem Jahre Herrn Professor Dr. Heidenhain und meinen Bruder, Herrn Professor Dr. Traube, mitgetheilt, musste aber aus Mangel an Zeit ihre Veröffentlichung verschieben, weil ich vorher als Experimentum crucis für die neue Anschauung den experimentellen Beweis führen wollte, dass Muskelaktion, den bisherigen Ansichten entgegen, keine wesentliche Vermehrung des Harnstoffs nach sich ziehen dürfe. Mangel an Zeit hinderte mich an der Anstellung dieser Versuche, als mir dann endlich die Abhandlung des Herrn Voit zu Gesichte kam, die meine Voraussetzung bestätigte, meine Versuche selbst aber überflüssig machte.

Ich erwähne diesen an sich unwesentlichen Umstand nur deshalb, weil es mir ein entscheidender Beweis für die Wahrheit einer Theorie zu sein scheint, wenn sie eine Thatsache a priori erschliessen konnte, die nach den bisherigen Theorien unmöglich erschien.

1. Bedenken gegen die Liebig'sche Eintheilung der Nahrungsmittel.

Nach Liebig*) sind die Eiweisskörper, die ihrer Zusammensetzung nach allein zur Bildung von Muskelsubstanz dienen können, auch nur allein befähigt, durch ihre Zersetzung Muskelkraft zu entwickeln. Sie sind unter allen Nahrungsstoffen ausschliesslich „die Krafterzeuger“, während die stickstofffreien Nahrungsmittel durch ihre langsame Verbrennung im Organismus blos zur Wärmeerzeugung dienen können. Es werden hiernach die Nahrungsmittel in „stickstoffhaltige, plastische und stickstofffreie, Respirationsmittel“ eingetheilt.

Zwar müssen die plastischen Nahrungsstoffe mitunter auch als Respirationsmittel dienen, ja bei den Fleischfressern ganz deren Stelle vertreten, aber nach Liebig erst dann, wenn sie zuvor zur

*) Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 79. S. 215 u. 360.

Bildung von Gewebstheilen gedient haben und durch Bewegung in andere Stoffe zerlegt worden sind.

Ja, der fleisshessende Indianer*) soll, ähnlich wie der Tiger, der Löwe, die Hyäne in den Kästen unserer Menagerien, durch Bewegung den Umsatz seiner Gebilde beschleunigen, lediglich um Stoff zum Athmen zu schaffen.

Ob diese letzteren Angaben über die Fleischfresser aus genauen Beobachtungen gezogen sind, muss dahin gestellt bleiben, denn es wird Zufall gewesen sein, dass ich die Löwen in Menagerien meistens in majestätischer Ruhe eingelagert fand. Merkwürdig ist es aber jedenfalls, dass die Pathologie keinen Fall von Erstickung nach anhaltendem Fleischgenuss mittheilt, wenn der Fleischesser zufällig vergass, sich aus der stickstoffhaltigen Nahrung durch Bewegung Stoff zur Respiration zu schaffen.

Folgerecht müsste man ferner nach Liebig schliessen, dass diejenigen Thiere, die die grösste Arbeit leisten, auch die grösste Menge stickstoffhaltiger Substanzen zersetzen, und sich dadurch soviel Material zum Athmen schaffen müssten, dass jeder Genuss von stickstofffreien Körpern ganz überflüssig für sie wäre.

Merkwürdiger Weise sind aber gerade die eigentlichen Arbeitsthierc ausschliesslich Pflanzenfresser, wie die Pferde, Kameele, Esel, Elephanten, Rennthiere u. s. w., deren Nahrung überwiegend aus stickstofffreien Substanzen besteht. Die Bienen, diese durch ihren Fleiss sprichwörtlich gewordenen Thiere, können sogar längere Zeit hindurch ohne Nachtheil für ihre Gesundheit mit blosser Zucker gefüttert werden. Ebenso auffallend muss es nach der Liebig'schen Hypothese erscheinen, dass gerade die Südländer vorzugsweise Pflanzenkost lieben und zwar solche, die, wie der Reis, äusserst wenig Stickstoff enthält. Man sollte meinen, dass sie in ihrem heissen Klima gerade solche Nahrungsstoffe, die bloss Wärme erzeugen, vermeiden, und sich nur nach kräftezeugenden Stoffen umsehen müssten, die ausserdem auch noch für das Bischen Wärme reichlich sorgen würden, deren sie allenfalls bedürfen.

*) Liebig, Thierchemie. 3te Auflage. S. 112.

Zu welchem Zwecke endlich geniessen die kaltblütigen Thiere, die grosse Schöpfung, die die Flüsse, Seen und Meere bevölkert, wie das zahllose Heer von Amphibien und wirbelloser Thiere, die der Frühling zum wachen Leben ruft, — zu welchem Zwecke geniesst dieser so bedeutende Theil der Thierwelt stickstofffreie Körper? Zwar erzeugen auch sie Wärme, aber nur in unbedeutender, wechselnder Menge, und unzweifelhaft nur als eine andere Lebensprozesse begleitende Nebenerscheinung ohne physiologische Bedeutung. Denn alle ihre Lebensthätigkeiten, und mit ihnen die geringe Wärmeproduktion steigen und fallen ja in vollster Abhängigkeit von der äusseren Temperatur. Auch für die kaltblütigen Thiere müsste demnach der Genuss stickstofffreier, nur Wärme erzeugender Respirationsmittel als völlig überflüssige Verdauungsbeschwerde erscheinen. Man muss nach alledem gestehen, dass die Liebig'sche Hypothese mit den fundamentalsten Erscheinungen des animalischen Lebens im Grossen und Ganzen in offenbarem Widerspruche steht. Es wird weiterhin ihre volle Unhaltbarkeit erhellen.

2. Von dem Verhältnisse der Werthe der Wärmeproduktion und Muskelthätigkeit im thierischen Organismus.

Die Liebig'sche Hypothese konnte wohl nur deshalb zur Geltung gelangen, weil die Physiologen im Allgemeinen geneigt sind, die Grösse der Muskelaction des thierischen Organismus für sehr gering zu halten im Vergleich zu der Grösse seiner Wärmeproduktion. Man konnte bei oberflächlicher Prüfung annehmen, dass für die Muskelaction die kleine Quantität Eiweisskörper genüge, die im Allgemeinen in der Nahrung enthalten ist. Beim Menschen sind die Kraftleistungen allerdings nur gering, noch geringer bei den kleineren Thieren, die den grössten Theil ihrer Nahrung zur Wärmeproduktion, zur Erhaltung ihrer Eigentemperatur verwenden müssen, da sie verhältnissmässig um so mehr Wärme durch Strahlung und Leitung verlieren, je kleiner sie sind.

Anders verhält es sich bei den grossen Thieren, die nach denselben physikalischen Gesetzen einer verhältnissmässig gerin-

geren Wärmeerzeugung zur Erhaltung ihrer Eigentemperatur bedürfen *), und demgemäss einen grösseren Theil der Nahrung zu Arbeitszwecken verwenden können. Dieselbe Futtermenge erzielt im Leibe des grösseren Thieres eine grössere Arbeitsleistung, als in kleineren, und wenn es den Erfordernissen einer vernünftigen Oekonomie entspricht, nur solche Thiere zu schweren Arbeiten zu verwenden, die von ihrem Futter möglichst viel zur Kraftleistung

*) Für ein Kilogramm Körpergewicht verbrauchen stündlich:

Name des Thieres	Gewicht des Thieres in Kilogrammen	Verbrauchter Sauerstoff in Grammen	Beobachter
Junger Grünfink	0,0175	14,057	nach Regnault u. Reiset (<i>Annales der Chem. und Pharm.</i> Bd. 73. S. 294).
Turteltaube	0,186	3,24	nach Boussingault (<i>Ann. de chim. et de phys.</i> 3 Sér. t. 11. S. 433).
Kaninchen	4,31	0,83	nach Regnault und Reiset (a. a. O. S. 266).
Hund	5,82	1,19	nach Denselben (a. a. O. 271).
Hammel	27,0	0,86	nach Barral (Gavarret, <i>De la chaleur produite etc.</i> S. 510).
Mensch	47,5	0,81	nach Denselben (ebenda S. 360).
Mensch	58,7	0,63	nach Denselben (ebenda S. 361).
Pferd	412,5	0,28	nach Boussingault (<i>Ann. de chim. et de phys.</i> 2 Sér. t. 71. S. 113).

Man ersieht hieraus, dass wenn die Grösse der Thiere auch nicht allein bestimmend auf ihren Verbrauch von Sauerstoff wirkt, sie doch im Allgemeinen verhältnissmässig um so weniger davon verzehren, je grösser sie sind.

Man begreift, dass während der Kolibri, der kleinste aller Warmblüter, nur in der heissen Zone gedeiht, ein Warmblüter von den gigantischen Verhältnissen des Wallfisches sich in dem eisigen Wasser des Polarmeeres behaglich fühlt, und man muss die regulirende Vorrichtung bewundern, die in unserem Klima den Grünfinken zwingt, für gleiches Körpergewicht 50mal mehr Sauerstoff einzuathmen, als das Pferd. Welcher Art diese Vorrichtung ist, darüber haben wir von der vergleichenden Anatomie Aufschluss zu erwarten. Denn der Regulator fehlt offenbar den warmblütigen Winterschläfern, deren Respiration in niederen Temperaturen, anstatt sich zu verstärken, schwächer wird, um im Winter auf ein Minimum herabzusinken.

verbrauchen, möglichst wenig zur Wärmebildung verschwenden, so hat die Erfahrung gelehrt, die Erfüllung dieser Bedingungen in möglichst grossen Thieren zu suchen.

Ein gewöhnliches Pferd ist im Stande, in der Sekunde eine Arbeit von 75 Kilogrammometern zu verrichten. (Man nennt diese Arbeitsleistung eine Pferdekraft.) Da nach den Versuchen von Foubé eine mechanische Arbeit von 0,43 Kilogrammometern äquivalent ist 1 Wärmeeinheit, so ist eine Pferdekraft = 17,5 W.-E. Die Arbeitszeit eines Pferdes nur zu 8 Stunden angenommen, würde es täglich eine Arbeit verrichten können von 5040000 W.-E., — eine Wärmemenge, die hinreicht, um 50,4 Kilogr. Wasser (über 1 Centner Zollgewicht) von 0° bis zum Kochen zu erhitzen.

Andererseits weiss man aus den Versuchen Boussingault's*), dass ein nicht arbeitendes Pferd von 412,5 Kilogr. bei einer äusseren Temperatur von 8—10° in 24 Stunden 2465,1 Gr. Kohlenst. und 24,4 Gr. Wasserstoff verbraucht, resp. zu Kohlensäure und Wasser verbrennt. Die Verbrennungswärme des Wasserstoffs ist gefunden = 34462 W.-E., die des Kohlenstoffes**) bei seiner Verbrennung im Organismus der Pflanzenfresser, wie ich an einer andern Stelle darthun werde, auf nahe zu 9600 W.-E. zu schätzen. Demnach berechnet sich unter der vorläufigen Voraussetzung, dass der gesammte Verbrennungsprozess nur zur Erzeugung von Wärme gedient habe, die von einem Pferde innerhalb 24 Stunden entwickelte

$$\text{Wärmemenge} = 24505832 \text{ W.-E.}$$

und seine Wärmeproduktion in 24 Stunden würde sich zu seiner 8 stündigen Arbeitsleistung verhalten = 24,5 : 5 und während der 8 stündigen Arbeitszeit selbst wie:

$$\frac{24,5}{3} : 5 = 8,2 : 5 \text{ ***).$$

*) Ann. de chim. et de phys. t. 71. p. 113.

**) Die Verbrennungs-Wärme des reinen Kohlenstoffes beträgt nach Favre und Silbermann 8080 W.-E.

***) Es ist bei dieser Berechnung angenommen, dass ein arbeitendes Pferd mehr Kohlen- und Wasserstoff verbraucht, als in den Boussingault'schen Versuchen, und zwar genau um so viel mehr, als die Grösse der Arbeit, auf Wärmeeinheiten berechnet, erfordert.

Diese Verhältnisszahlen müssen aber, obgleich sie an sich schon einen nicht geringen Werth der Muskelaction ergeben, noch wesentlich zu deren Gunsten geändert werden.

Es drückt nämlich:

1. Die Arbeitskraft eines Pferdes nur die nutzbare Leistung desselben aus. Ein grosser Theil der von dem Thiere entwickelten Muskelkraft geht durch Widerstände im Organismus selbst verloren. Schon die Cohäsion und innere Reibung des Muskels setzt seiner Zusammenziehung einen Widerstand entgegen, der mit der Stärke der Zusammenziehung wächst.

Auch setzen sich die Muskeln nicht im rechten Winkel an die Knochen an, wodurch ein Theil ihrer Kraft unwirksam wird. Alle diese Widerstände, wie beträchtlich sie namentlich bei kräftigen Contractionen sein mögen, sind vorläufig ihrer Grösse nach nicht zu schätzen.

2. Während der Arbeit des Thieres werden nicht blos solche Muskeln in Thätigkeit gesetzt, deren Contraction zur Fortbewegung nöthig ist, sondern auch diejenigen, die das Thier in der zur Arbeit geeigneten, aufrechten Stellung erhalten. Es sind dies vorzugsweise die Streckmuskeln jedes einzelnen Gelenks der Extremitäten. An jeder Extremität haben die Muskelgruppen der einzelnen Gelenke, jede für sich wiederholt, die gleiche Last vom Körpergewicht zu tragen. Es liegt hier ein anderer Fall vor, wie bei der Maschine, bei der schon die todte Cohäsion des starren Materials leistet, was beim Thiere die lebendige Kraft des Muskels leisten muss.

3. Das Thier hat neben seiner nutzbaren Arbeit viele seiner Muskeln blos zu dem Zweck der Erhaltung seines Lebens und seiner Arbeitsfähigkeit anzustrengen. Es muss das Futter zerkleinern, die Verdauung durch die nöthigen Darmbewegungen unterstützen, vor Allem aber während der Arbeit in erhöhtem Maasse die Respirationsmuskeln und das Herz anstrengen, das das Blut durch Millionen der feinsten Capillaren fortwährend durchzutreiben hat.

Alle die hier angeführten Arbeiten und unter 1. erwähnten Widerstände müssen der obigen Ziffer für die nutzbare Leistung

des arbeitenden Pferdes zugefügt, andererseits aber von der obigen Ziffer der Wärmeproduktion, die aus dem gesamten Stoffverbrauch des ruhenden Pferdes berechnet ist, diejenigen Arbeiten in Form von Wärmeeinheiten abgezogen*) werden, die das Pferd auch in der Ruhe vollführt — die Athem-, Herz-, Darmbewegungen, die Zerkleinerung der Nahrung, viele willkürliche Akte, z. B. die aufrechte Stellung, endlich auch die oben unter 1. erwähnten Widerstände, die die Muskeln bei ihrer Contraction in sich selbst finden.

Vergrössern wir sonach, was gewiss nicht zu hoch erscheint, die Ziffer für die mechanische Arbeit des Pferdes um 2000000 W.-E. und vermindern die seiner Wärmeproduktion nur um 1000000 W.-E., so berechnet sich für das arbeitende Pferd:

- 1) Die Wärmeproduktion = 23505832 W.-E.
- 2) Die Muskelaction = 7040000 W.-E.
- 3) Die Gesamtsumme der Leistungen, d. h. der Wärmeproduktion und Muskelkraft = 30545832 W.-E.
- 4) Die Grösse der Muskelaction = 23 Procent der Gesamtleistungen.
- 5) Die Grösse der Muskelaction im Verhältniss zur Wärmeproduktion = 1 : 3,3.

Hierbei ist aber nicht zu vergessen, dass die Beobachtungen Boussingault's über den Verbrauch des Pferdes an Nahrungstoffen, aus denen wir die Wärmeproduktion berechnet haben, sich auf die niedere Temperatur von 8—10° C. beziehen. Bei wärmerer Witterung würden die Pferde weniger Nahrung verbraucht, resp. weniger Wärme entwickelt haben, während die Arbeitskraft dieser Thiere durch Sommertemperatur keine Minderung erfährt.

In den heissen Klimaten giebt es Thiere, die eine enorme Arbeitskraft besitzen. Man erinnere sich des schnellen arabischen Pferdes und des ausdauernden Kameels. In dem heissen Himmels-

*) Ein Theil der thierischen Wärme wird nicht unmittelbar als solche, sondern bei den vielen Widerständen im Organismus erst durch Umsetzung von Muskelkraft erzeugt. So kommt wahrscheinlich fast die Gesamtheit der Herzaction bei den grossen Widerständen im Capillargefässsystem dem Körper als Wärme zu Gute. Eine solche mittelbare Wärmeproduktion kann aber selbstverständlich bei obiger Werthvergleichung nicht als solche, sondern nur als Muskelkraft in Rechnung kommen.

strich, unter dem sie leben, verhalten sie sich ähnlich, wie Amphibien, insofern ihre Eigentemperatur fast nicht von der Luft verschieden ist, und — es deutet hierauf schon die geringe Nahrungsmenge, die sie bedürfen — ihre Wärmeproduktion muss um ein sehr Erhebliches kleiner sein, als bei den Arbeitsthieren in unserem Klima. Sollte man da nicht berechtigt sein, zu vermuthen, dass diese Thiere, z. B. das Kameel, wenn es grosse Lasten durch die heisse Wüste schleppt, den grösseren Theil seiner bekanntlich so kargen Nahrung zu Muskelarbeiten, und nur den kleineren zur Wärmeproduktion verwendet?

Nach denselben physikalischen Gesetzen, nach welchen grosse Thiere mit der nämlichen Menge Futter eine grössere Arbeit leisten können, als kleinere, muss im heissen Klima dieselbe Nahrungsmenge eine grössere Arbeit im Thierleib erzielen können, als im kälteren.

Noch auffällender gestaltet sich das Verhältniss zwischen Wärmeproduktion und Muskelthätigkeit bei den kaltblütigen Thieren.

Während hier eine directe Wärmeproduktion eigentlich gar nicht stattfindet, finden wir bei vielen derselben eine sehr lebhaftes Thätigkeit der willkürlichen Muskeln, z. B. bei den Eidechsen, bei vielen Fischen, bei den geflügelten Insekten u. s. w.; bei den höher organisirten überdies eine constante Arbeitsleistung — die der Blutbewegung. Hier ist in allen Fällen die Wärmeproduktion verschwindend klein gegen den Werth der Muskelaction.

Man hat zwar beobachtet, dass z. B. die Bienen, Maikäfer u. s. w. bei lebhaftem Fluge auch grosse Mengen von Wärme produciren, diese tritt aber erst immer in Folge der Muskelarbeit auf und ist wahrscheinlich nur die Resultirende aus dieser Thätigkeit und den vorhandenen Widerständen.

Angesichts aller dieser Thatfachen hat man Unrecht zu behaupten, dass der Stoffverbrauch der Thiere, wie er sich in der Respiration ausdrückt, nur der Wärmeerzeugung gelte. Man kann im Gegentheil im Hinblick auf das gesammte Thierreich, namentlich die kaltblütigen Geschöpfe, mit grösserem Rechte annehmen, dass die wichtigste Funktion der Respiration, d. h. desjenigen physiologischen Prozesses, der durch Verbrennung der Nah-

rungsstoffe im thierischen Leibe ihre latenten Kräfte zur vollsten Entwicklung bringt, die Unterhaltung der Muskelthätigkeit sei. Diese Annahme wird zur Gewissheit durch eine Reihe von Thatsachen, die wir nachstehend anführen.

3. Die Arbeit der Muskeln ist ein respiratorischer Akt.

Lavoisier*) machte Versuche über den Einfluss der Temperatur, der Verdauung und der Bewegung auf die Respiration und fand Folgendes:

1) Ein Mensch in der Ruhe und nüchtern verbraucht bei 32,5° äusserer Temperatur stündlich 24,002 Lit. Sauerstoff.

2) Ein Mensch in der Ruhe und nüchtern verbraucht bei 15° äusserer Temperatur stündlich 26,660 Lit. Sauerstoff.

3) Ein Mensch verbraucht während der Verdauung stündlich 37,689 Sauerstoff.

4) Ein Mensch verzehrt nüchtern, bei einer Arbeitsverrichtung, wie sie nöthig ist, um in 15 Minuten ein Gewicht von 7,343 Kil. auf eine Höhe von 199,776 M. zu heben, stündlich 63,477 Lit. Sauerstoff.

5) Ein Mensch verbraucht während der Verdauung, bei einer Arbeitsverrichtung, wie sie nöthig ist, um in 15 Minuten ein Gewicht von 7,343 Kil. auf eine Höhe von 211,146 M. zu heben, stündlich 91,248 Lit. Sauerstoff.

Vergleicht man Versuch 2 mit 4 und Versuch 3 mit 5, so ergibt sich, dass unter sonst gleichen Bedingungen angestrenzte Muskelthätigkeit den Respirationschemismus um nahe das 2½ fache steigert, während nach Versuch 1 und 2 die höchst bedeutende Temperaturdifferenz von 17,5° eine verhältnissmässig nur sehr kleine Veränderung in der Intensität der Respiration zur Folge hat.

Eine ähnliche Thatsache theilen beiläufig Regnault und Reiset**) in ihrer ausgezeichneten Arbeit über die Respiration der Thiere mit:

„Vergleicht man das Resultat des Versuches 12 (worin die

*) Mém. de l'Acad. des sciences 1789. p. 567. Gavarret, De la chaleur produits par les êtres vivants 1855. p. 330.

**) Annalen der Chem. und Pharm. Bd. 73. S. 260.

„Temperatur im Apparat auf 0° erhalten wurde) mit dem von Versuch 7, in welchem die Temperatur 15° C. betrug, so sieht man, dass in letzterem Falle der Hund in der Stunde 9,16 Gr. Sauerstoff verbrauchte, während in Versuch 12, in welchem der umgebende Cylinder schmelzendes Eis enthielt, nur 8,06 Gr. verzehrt wurden. In dem kälteren Raume war demnach die Respiration weniger kräftig. Man kann indessen daraus nichts schliessen, weil die Respirationsthätigkeit bei demselben Individuum bedeutend schwankt, besonders je nach der Bewegung, welche es sich macht. Wir haben nun bemerkt, dass in dem ersteren Versuche das Thier sich weit mehr bewegte, als in dem späteren.“

In ihren Versuchen über Amphibien fanden Regnault und Reiset, dass auf 1 Kilogr. Körpergewicht stündlich verzehrten:

Versuch 78 erstarrte Eidechsen bei 7,3° 0,0246 Gr. Sauerstoff.

Versuch 79 nicht völlig erstarrte Eidechsen bei 14,8° 0,0646 Gr. Sauerstoff.

Versuch 79 nicht völlig erstarrte Eidechsen bei 14,8° 0,0646 Gr. Sauerstoff.

Versuch 80 völlig wache, sehr muntere Eidechsen bei 23,4° 0,1916 Gr. Sauerstoff.

Diese Beobachtungen sind höchst belehrend. Mit der Zunahme der Körperbewegung wuchs hier die Sauerstoffabsorption. Sie war am geringsten bei den erstarrten Thieren, die keine andere Muskelarbeit verrichten, als die zur Unterhaltung der schwachen Blutcirculation und Athmung gehört; stärker bei den nicht völlig erstarrten, die bei einer schon lebhafteren Blutcirculation und Athmung auch einige willkürliche Bewegungen vornahmen; am stärksten bei den ganz munteren, sehr beweglichen Thierchen, die fast 8 mal so viel Sauerstoff verzehrten, als die völlig erstarrten.

Ebenso belehrend ist der Vergleich der Respiration der trägen Amphibien, der Frösche, Erdsalamander und der lebhaften, der Eidechsen. Namentlich sind die Versuche Regnault's und Reiset's über Erdsalamander und Eidechsen sehr gut vergleichbar, weil die Thiere fast gleiches Gewicht hatten und sich in nahe gleicher Temperatur befanden. Die 9 Erdsalamander in Versuch 77 wogen 189 Gr., mithin 1 Individuum durchschnittlich 21 Gr.; die

3 Eidechsen in Versuch 80 wogen 62 Gr., mithin 1 Individuum durchschnittlich $20\frac{2}{3}$ Gr.

Auf 1 Kilogr. Körpergewicht verzehrten stündlich:

Versuch 70—76. Die Frösche durchschnittlich 0,077 Gr. Sauerstoff, Temperatur 15—21°.

Versuch 77. Die Erdsalamander 0,085 Gr. Sauerstoff, Temperatur 18,4°.

Versuch 80. Die Eidechsen (sehr munter) 0,192 Gr. Sauerstoff, Temperatur 23,4°.

d. h. die muntere Eidechse nahe $2\frac{1}{3}$ mal mehr, als die trägen Erdsalamander und $2\frac{1}{2}$ mal mehr, als die trägen Frösche.

Da bei den Amphibien von einer unmittelbaren Wärmeproduktion gar nicht die Rede sein kann, so sind die mit diesen Thieren angestellten Versuche als die reinsten Experimente über die Beziehung der Respiration zur Muskelaction zu betrachten. Und hier ergibt sich denn offenbar, dass mit der Lebhaftigkeit der Bewegung in allen Fällen und ohne Ausnahme der Verbrauch von Sauerstoff steigt.

Regnault und Reiset fanden ferner (S. 299 und 300) die Respiration der (bekanntlich fast regungslosen) Larven der Seidenraupe nur $\frac{1}{10}$ so gross, wie die der Seidenraupe selbst.

Nach den herangezogenen Beobachtungen der besten Experimentatoren kann es keinem Zweifel unterliegen — in allen Fällen ist erhöhte Muskelthätigkeit von entsprechend verstärkter Respiration begleitet. Wir kennen überhaupt kein Moment, das einen grösseren Einfluss auf die Respiration ausübt, als Bewegung.

Wir führen jetzt solche Beobachtungen an, aus denen hervorgeht, dass jede Hemmung der Respiration die Unmöglichkeit dauernder Muskelthätigkeit zur Folge hat.

Herzranke, deren Leiden eine mangelhafte Oxydation des Blutes nach sich zieht, sind bekanntlich andauernder körperlicher Anstrengung unfähig.

Unterbindet man die Bauchorta eines Kaninchens, so verlieren nach Stannius und Brown-Sequard die betreffenden Muskeln schon nach wenigen Stunden ihre Contractionsfähigkeit;

sie werden todtstarr. Stellt man den Zufluss des Blutes wieder her, so löst sich die Starre und die Muskeln werden wieder contractionsfähig.

Ja, sogar Muskeln abgeschnittener Gliedmaassen werden, nachdem sie todtstarr geworden, durch Injektion sauerstoffhaltigen Blutes wieder leistungsfähig.

Nach Liebig d. J. verlieren isolirte Froschmuskeln ihre Contractilität in Wasser- und Stickstoff früher, als in Sauerstoff, welchen letzteren sie aufnehmen und in Kohlensäure verwandeln.

Die Wissenschaft ist also, wie man sieht, in Bezug auf den Zusammenhang der Respiration mit der Muskelaction sogar weiter gekommen, als in der Erkenntniss des Ursprungs der thierischen Wärme. Man weiss wohl im Allgemeinen, dass überhaupt durch langsame Verbrennung Wärme erzeugt wird, der Ort aber, wo dies geschieht, wie überhaupt der nähere Vorgang, ist uns gänzlich unbekannt, während wir den Zusammenhang der Respiration mit der Muskelthätigkeit sogar auch an herausgeschnittenen Muskeln beobachten können.

Noch einen wesentlichen Schritt weiter fördert uns die wichtige Beobachtung Liebig's d. J., dass die Muskeln selbst nach Entfernung des Blutes in ihren Gefässen durch Ausspritzung mit Wasser ihre Contractilität nicht einbüssen.

Hieraus muss man schliessen, dass das Blut wohl den Sauerstoff dem Muskel zuführt, ihn aber an einen Bestandtheil desselben abgibt und bei der Muskelaction selbst ausser Spiel bleibt.

Es erhebt sich nur noch die Frage:

An welchen Bestandtheil des Muskels der vom Blute zugeführte Sauerstoff tritt, ob er sich in der Muskelflüssigkeit, wie man allgemein annimmt, auflöst, oder mit der Muskelfaser selbst vereinigt.

Nachfolgende Theorie wird ergeben, dass die bezüglichen That-sachen sich am Einfachsten durch die letztere Annahme erklären lassen.

4. Theorie des chemischen Prozesses der Muskelaction.

Nach den fundamentalen Untersuchungen von Magnus, die uns zuerst über die Veränderungen unterrichteten, die das arterielle

Blut in den Capillaren erfährt, setzt dieses, indem es durch die Capillaren der Muskeln strömt, durch die dort jederzeit vorhandene Kohlensäure einen Theil seines Sauerstoffes in Freiheit*). Es geht hier der umgekehrte Prozess vor sich, wie in den Lungen-capillaren, wo der zutretende Sauerstoff die Kohlensäure austreibt (Magnus).

Der freigewordene Sauerstoff tritt in gelöstem Zustand durch die Capillarwände und vereinigt sich mit der Muskelfaser zu einer losen chemischen Verbindung, die im Stande ist, den aufgenommenen Sauerstoff an andere, mit kräftigerer Affinität zum Sauerstoff begabte, in der Muskelflüssigkeit gelöste Stoffe wieder abzugeben und dann von Neuem Sauerstoff aufzunehmen. Der Vorgang ist hier der nämliche, wie bei allen Verwesungsprozessen, deren Theorie ich in einer früheren Arbeit**) ausführlich gegeben habe.

Die Muskelfaser verhält sich hiernach zu reducirenden Substanzen einerseits, und zum Sauerstoff andererseits ebenso, wie Indigo, Indigoschwefelsäure, Stickoxyd, schwefelsaures Kupferoxyd, Essigferment und viele andere Stoffe.

Innerhalb des Organismus verhält sich also der ruhende Muskel, wie ausserhalb desselben in atmosphärischer Luft. Er nimmt Sauerstoff auf und überträgt ihn auf die in der Muskelflüssigkeit gelösten Substanzen, die er, unter Bildung von Zwischenprodukten, zuletzt wohl der Hauptsache nach zu Kohlensäure und Wasser verbrennt. Diese Uebertragung geht, wie jeder Verwesungsprozess, z. B. die Essiggährung, bei höherer Temperatur rascher vor sich, als bei niedriger, im warmblütigen Thiere schneller, als im kaltblütigen.

Am Intensivsten aber geht die Desoxydation der Muskelfaser in einer uns bisher unerklärbaren Weise bei dazwischentre-tender Action des zugehörigen Nerven von Statten. Wird dieser gereizt, so ist der chemische Prozess der Desoxydation der Mus-

*) Nach Magnus gibt arterielles Blut, mit Kohlensäure in Berührung, Sauerstoff ab.

**) Theorie der Fermentwirkungen. Berlin 1858.

kelfaser von einer physikalischen Veränderung in der Anziehung ihrer Molecüle begleitet, die sich als Verkürzung kund giebt.

(Dieser Unterschied in dem Verhalten des mit oder ohne Mitwirkung des Nerven sich desoxydirenden Muskels erinnert lebhaft an das Verhalten des Zinkes bei seiner chemischen Action mit und ohne gleichzeitige Einwirkung eines negativen Metalls.

Wird das Zink einfach in Säuren aufgelöst, so entwickelt sich nur Wärme, tritt aber die Action des Kupfers dazwischen, so werden die Molecüle des Zinkes in galvanische Action versetzt, während sich der chemische Vorgang selbst nicht ändert, sondern nur beschleunigt*). Selbstverständlich soll die Hervorhebung dieser Analogie nur andeuten, dass überhaupt ein und derselbe Prozess unter abgeänderten Bedingungen verschiedene physikalische Wirkungen hervorrufen kann, nicht aber, dass die Contraction des Muskels auf einem einfach elektrischen Vorgang beruhe).

Die Muskelfaser selbst geht durch den Prozess der Contraction, je nach der Energie und Dauer (öftere Wiederkehr) des Nervenreizes ihres Sauerstoffs mehr oder weniger verlustig und würde zuletzt unter völliger Desoxydation die Fähigkeit zu weiterer Contraction einbüßen, wenn ihr nicht immer von Neuem Sauerstoff zugeführt würde.

In der That aber liegt in der Muskelaction selbst die Ursache für eine verstärkte Zufuhr dieses Gases.

Indem nämlich der arbeitende Muskel durch seinen Sauerstoff innerhalb einer gegebenen Zeit mehr brennbare Stoffe oxydirt, mithin mehr Kohlensäure erzeugt (Ludwig, Physiologie, 2. Aufl. Bd. II. S. 525), als im Zustande der Ruhe, muss die vergrößerte Menge der Kohlensäure auch mehr Sauerstoff aus dem arteriellen Blut austreiben **).

*) Während amalgamirtes Zink von verdünnter Schwefelsäure fast gar nicht angegriffen wird, geht seine Auflösung durch Mitwirkung eines negativen Metalls sofort energisch von Statten.

**) Claude Bernhard, Leçons sur les liquides de l'organisme. Bd. I. p. 310, fand, dass, wenn ein Muskel zu Contractionen gezwungen wird, das aus demselben tretende Venenblut sofort bedeutend dunkler gefärbt erscheint, als sonst.

Diese Beobachtung ist in schöner Uebereinstimmung mit den Beobachtungen

Bei sehr heftiger, andauernder Arbeit wird zuletzt soviel Sauerstoff verbraucht, dass der Respirationsapparat zu fortgesetzter Arbeit nicht die genügende Menge dieses Gases mehr zuführen kann.

Ueberdies wird so viel Kohlensäure erzeugt, dass sie bei ihrem Austritte aus dem Blute in die Lungenzellen dem Sauerstoff selbst den Zutritt zu den Lungencapillaren erschwert. Es tritt, wie allemal beim Mangel an Sauerstoff im Blute, Athmennoth und gleichzeitig aus demselben Grunde Unfähigkeit des Muskels zu fortgesetzter energischer Contraction ein, bis sich allmählig das Blut seiner Kohlensäure entledigt, die Respiration wieder ins Gleichgewicht kommt und der Muskel wieder genügend mit Sauerstoff gesättigt ist, um von Neuem arbeiten zu können.

Dass übrigens auch die in der Muskelflüssigkeit gelösten Stoffe, die durch die Muskelfaser sowohl in der Ruhe, als auch (und zwar in noch grösserer Menge) während der Contraction verbrannt werden, einer fortdauernden Erneuerung bedürfen, versteht sich von selbst, ebenso auch, dass die Zufuhr durch das arterielle Blut geschieht.

Man wird zugestehen, dass die hier vorgetragene Theorie in so vollem Einklange mit den Thatsachen steht, und in allen Punkten so vollständig von ihnen getragen und bewahrheitet wird, dass sie eigentlich nur als ihr einfachster Ausdruck erscheint. Sie wird aber noch durch andere Thatsachen unterstützt.

Nach dieser Theorie nämlich muss die lebensfähige Muskelfaser in verschiedenen Zuständen existiren:

- 1) im Zustande der völligen Sättigung mit Sauerstoff,
- 2) im Zustande der völligen Desoxydation,
- 3) in den Zuständen, die zwischen beiden liegen.

In der That entsprechen diesen verschiedenen chemischen Zuständen bestimmte physikalische der Muskelfaser. Im Zustande der vollen Sättigung mit Sauerstoff ist der Muskel am leistungsfähigsten und contractilsten. Seine völlige Desoxydation dagegen

von Magnus, nach denen das Venenblut für gewöhnlich noch eine bedeutende Menge Sauerstoffgas enthält, die eben nach Bernard um so geringer werden muss, je kräftiger die Muskeln arbeiten, d. h. je mehr Sauerstoff sie verbrauchen.

entspricht dem Zustande der ausgebildeten Todtenstarre. Er nähert sich in seinem physiologischen Verhalten dem letzteren oder ersteren Zustande, je nach der grösseren oder geringeren Menge lose gebundenen Sauerstoffs, die er enthält. Sind die hier angenommenen Beziehungen wirklich richtig, so muss

1) Wärme die Erstarrung (Desoxydation) der Muskelfaser beschleunigen, Kälte sie verzögern, wie ja überhaupt eine erhöhte Temperatur eine wesentliche Beschleunigung aller Verwesungsprozesse nach sich zieht.

In der That, während ausgeschnittene Frochsmuskeln sich, bei 0° aufbewahrt, noch am 10ten Tage lebhaft zusammenziehen *), werden sie bei mittlerer Temperatur meist schon am 3ten Tage und bei Blutwärme schon nach wenigen Minuten todtenstarr. Warmblüter werden viel früher todtenstarr als Kaltblüter **).

2) Muskularbeit muss die Erstarrung beschleunigen, insofern sie nämlich schon eine theilweise Desoxydation des Muskels bewirkt hat. Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass dies der Fall ist.

Kurz vor ihrem Tode durch Strychnin oder galvanisch tetanisirte Frösche werden früher todtenstarr, als sonst, ebenso auch ausgeschnittene Muskeln, die, nach ihrer Entfernung aus dem Organismus, tetanisirt wurden.

3) Zutritt von Sauerstoff muss die Todtenstarre wieder lösen. Auch dies wird durch die bekannten Experimente von Brown-Sequard und Stannius bestätigt ***). Man könnte

*) du Bois-Reymond, Ueber die angeblich saure Reaction des Muskelfleisches. Pharmac. Centralblatt S. 456. (Abdruck aus den Berichten der Berliner Akademie.)

**) Man sollte meinen, dass auch ausgeschnittene Muskeln von Warmblütern, sofort in niedere Temperaturen gebracht, erst viel später erstarren müssten, als sonst. Möglich jedoch, dass die plötzliche Kälte, als heftiger Nervenreiz wirkend, starke Contractionen und mit ihnen schnelle Desoxydation des Muskels zur Folge haben könnte. Experimente hierüber fehlen.

***) Die merkwürdige Beobachtung Heidenhain's, dass constante galvanische Ströme die Leistungsfähigkeit eines schon erschöpften Muskels wieder herstellen, lässt sich vielleicht dadurch erklären, dass der galvanische Strom Sauerstoff entwickelt, der an die erschöpfte Muskelfaser tritt und sie von Neuem zu Contractionen befähigt.

einwenden, dass das arterielle Blut in diesen Versuchen nicht durch seinen Sauerstoffgehalt, sondern dadurch wirke, dass es die während der Erstarrung gebildeten Produkte im Muskel, die vielleicht die Ursache seiner Erstarrung sind, wieder wegschwemme *), aber schon reiner Sauerstoff für sich allein wirkt nach Humboldt und G. Liebig der Erstarrung entgegen, die in sauerstofffreien, sonst indifferenten Gasen, z. B. Wasser- und Stickstoff auffallend rasch eintritt. Die Versuche von Brown-Sequard, Humboldt und Liebig d. J. zusammengekommen, sind offenbar ein unwiderleglicher Beweis dafür, dass die Todtenstarre des Muskels nur durch seinen Mangel an lose gebundenen Sauerstoff bedingt ist.

Es würde der Muskel überhaupt in einer Atmosphäre von Sauerstoff zunächst gar nicht erstarren können, wenn nicht, je nach der herrschenden Temperatur, früher oder später durch einen von du Bois nachgewiesenen Gährungsprozess Produkte aufträten, die der Muskelfaser die Fähigkeit rauben, noch ferner hin Sauerstoff aufzunehmen. Die Lösung der Todtenstarre durch Sauerstoff kann aus demselben Grunde nur so lange erfolgen, als der Muskel noch durch Gährung keine sonstige Veränderung erlitten hat **). In allen Fällen aber tritt die Lösung der Todtenstarre zuletzt auch ohne Sauerstoff durch Fäulniss der desoxydirten Muskelfaser selbst ein.

Die Todtenstarre ist also nicht eine die Leistungsunfähigkeit des Muskels begleitende, sondern sie verursachende Erscheinung, und kennzeichnet das Stadium, in welchem die Muskelfaser keinen Sauerstoff zu Contractionen mehr zu verwenden hat. Durch die Desoxydation selbst sind auch ihre physikalischen Eigenschaften verändert, sie ist härter und undurchsichtiger u. s. w., als im sauerstoffhaltigen Zustande, wie ja überhaupt desoxydirte Produkte sich wesentlich von ihren Oxyden unterscheiden, z. B. Indigoweiss vom Indigoblau.

Wie man sieht, ist die hier gegebene Analyse des chemischen Prozesses der Muskelrespiration im Wesentlichen eine Anwendung

*) du Bois a. a. O. S. 474.

**) du Bois a. a. O. S. 477 theilt mit, dass nach Kuehne arterielles Blut die Todtenstarre nicht mehr löse, wenn der Muskel sauer geworden ist.

der Theorie der langsamen Verbrennung, wie ich sie am erwähnten Orte entwickelt habe. Sie geht aus von der Annahme, dass die Muskelfaser, oder vielmehr der in ihr enthaltene fibrinartige Körper ein vitales Verwesungsferment*) ist, das den aus dem Blute aufgenommenen Sauerstoff auf in der Muskelflüssigkeit gelöste Substanzen überträgt, dabei selbst aber keine Zerstörung erleidet.

Der berühmte Helmholtz'sche Versuch stimmt in seinem Resultat genau mit dieser Annahme überein:

Die chemische Veränderung während der Muskelarbeit betrifft nicht den in Wasser unlöslichen, organisirten Theil des Muskels, sondern in der Muskelflüssigkeit gelöste Stoffe.

5. Folgerungen aus der Theorie. Bei der Muskelarbeit werden keine Eiweisskörper verbraucht.

Aus der oben entwickelten Theorie leiten sich mit Nothwendigkeit einige Folgerungen von Bedeutung her:

1) Die Muskeln tragen in ihrem ruhenden Zustande wesentlich zum Respirationschemismus bei, indem sie den Sauerstoff des Blutes auf verbrennliche Körper übertragen und dieselben unter Wärmeentwicklung zu Kohlensäure und Wasser (unter Bildung von Zwischenproduktion; nach Helmholtz von in Alkohol löslichen Stoffen, nach du Bois — von Säure**) übertragen. Diese Uebertragung und mit ihr die Wärmeentwicklung geht wegen leichter Reducirbarkeit der Muskelfaser in der Wärme (s. oben S. 402) bei den Warmblütern viel schneller vor sich, als bei den Kaltblütern.

*) Traube, Theorie der Fermentwirkungen S. 107. Insofern die chemischen Vorgänge im lebenden Organismus meist auf Fermentwirkungen beruhen, ist ein Verständniss des organischen Chemismus ohne eine richtige Gährungstheorie überhaupt unmöglich.

**) Die Bildung von Säure bei Muskelaction fand du Bois in seinen sorgfältigen und höchst sinnreichen Versuchen nicht constant. Während sie beim Kaninchen sehr bald und in reichlicher Menge auftrat, war ihre Nachweisung beim Frosch schwieriger, bei dem Hunde unmöglich. Es scheint hier die Nahrungsweise, vielleicht schon der mehr oder weniger nüchterne Zustand des Thieres auf die Zusammensetzung der Muskelflüssigkeit und die Produkte, die diese bei der Oxydation giebt, von Einfluss zu sein.

Bei Einwirkung des Nerven erzeugt zwar die Muskelrespiration zunächst Muskelkraft, aber auch ein Theil dieser geht durch Widerstände im Organ selbst (s. oben S. 392) sofort in Wärme über. Die Muskeln sind also in allen Fällen wohl ein Hauptheerd der eigentlichen Verbrennung und Wärmeproduktion.

2) Der organisirte Theil des Muskels wird bei seiner Arbeit nicht zerstört.

3) Der bisher geltenden Liebig'schen Ansicht entgegen, müssen es nicht durchaus Eiweisssubstanzen sein, deren chemische Veränderung die Muskelthätigkeit unterhält, denn es können obiger Theorie zufolge auch stickstofffreie Substanzen dazu dienen, den von der Muskelfaser lose gebundenen Sauerstoff zu übernehmen und sich zu oxydiren. Bekanntlich zeichnen sich gerade die stickstofffreien Nahrungssubstanzen durch grosse Affinität zum Sauerstoff aus. Es kann deshalb:

4) Der Harnstoff durchaus kein Maass für die entwickelte Muskelkraft abgeben.

Es lässt sich sogar unter Zuziehung anderer Thatsachen nachweisen, dass

5) bei der Muskelaction Eiweisskörper überhaupt nicht zersetzt werden.

Bischoff und Voit haben nämlich durch Versuche am Hunde in schlagender Weise dargethan, dass bei ausschliesslicher Fleischkost der Stickstoff selbst enormer Quantitäten Fleisch in 24 Stunden in den Excreten wieder erscheint, auch wenn das Thier keine Arbeit verrichtet. Sie erklärten diese Thatsache dadurch, dass die Eiweisskörper der Nahrung bei ihrer Umwandlung in Plasma einen solchen Aufwand von Arbeit in Anspruch nähmen, dass dadurch gleichzeitig ihre Zersetzung bedingt würde.

Das hiesse mit andern Worten: Die aufgenommene Nahrung würde bei ihrem Zerfall im Organismus nur soviel Kraft erzeugen, als zu ihrer eigenen Assimilation erforderlich war — eine wahre Danaidenarbeit.

Es würde bei solcher Voraussetzung unbegreiflich sein, wie ein fleischfressendes Thier ausser seiner Assimilationsarbeit noch einer anderen Leistung fähig wäre.

Es gliche einer erbärmlich gebauten Maschine, die Alles ihr gegebene Material zur Ueberwindung der in ihr selbst vorhandenen Widerstände verbraucht.

Dem Unbefangenen war aus den B. und V.'schen Beobachtungen sofort ersichtlich, dass der Zerfall der Eiweisskörper mit der Muskelarbeit des thierischen Organismus überhaupt nichts zu thun habe, und als einzige wahrscheinliche Erklärungsweise stellte sich die Annahme dar, dass die Zersetzung der Eiweisssubstanzen, von der Bewegung ganz unabhängig, in einem besonderen Drüsenorgane des Körpers durch ein Ferment bewirkt werde und alle Thatsachen sprechen dafür, dass dieses Organ die Leber sei.

In der That kann die Galle, die in ihrem Stickstoff und noch mehr in ihrem bedeutenden Schwefelgehalte das unverkennbare Merkzeichen ihrer Abkunft trägt, nur von in der Leber zersetzten Eiweisskörpern herrühren.

Kühne und Hallwachs *) haben erwiesen, dass der Schauplatz für die Umwandlung der stickstofffreien Benzoësäure in die stickstoffhaltige Hippursäure die Leber sei.

Endlich hat Bernard erwiesen, dass Zucker sich auch in der Leber fleischfressender Thiere in reichlicher Menge finde und ich habe in meinen Untersuchungen über Diabetes mellitus wahrscheinlich gemacht, dass die Zuckerproduktion in der Leber im normalen Zustande sehr bedeutend sei. Die vorgeschrittenen Stadien dieser Krankheit eignen sich deshalb sehr gut zur Entscheidung dieser Frage, weil hier fast sämmtlicher Zucker, sowohl der der stärkehaltigen Nahrung, als auch der aus der Leber stammende — im nüchteren Zustande blos der letztere ausgeschieden wird.

Aber auch alle übrigen Beobachtungen von Bischoff und Voit stimmen mit einer Annahme der Eiweisszersetzung in der Leber sehr ungezwungen überein.

Je reichhaltiger das die Leber passirende Blut an Eiweissstoffen ist, in desto grösserer Ausdehnung muss ihre Zersetzung vor sich gehen, sie muss auf ein Minimum im Hungerzustande herabsinken, aber dennoch so lange fort dauern, als überhaupt noch

*) Pharmac. Centralbl. 1857. S. 359.

But durch die Leber passirt. Dem entsprechend steigt die Harnstoffsecretion mit der Fleischnahrung, hört aber selbst im Hunger nicht auf.

Wahrscheinlich auch geht die Zersetzung in der Leber unter Mitwirkung von Sauerstoff vor sich, woher es wohl kommt, dass gleichzeitige Anwesenheit von Fett und Zucker, die einen Theil des Sauerstoffes in Beschlag nehmen, der Zerstörung der Eiweisskörper Einhalt thut und ihre Verwendung zum Wiederersatz verbrauchter Organtheile möglich macht.

Was die Zersetzungsprodukte der Proteinstoffe selbst anbelangt, so dienen sie, wie z. B. die Galle, zu besonderen chemisch-vitalen Zwecken, oder im Allgemeinen zur Unterhaltung der respiratorischen Prozesse, der Wärmeproduktion und Muskelaction.

Die Eiweisskörper als solche scheinen der Verbrennung durch den Sauerstoff nicht zugänglich zu sein. Erst nach ihrem Zerfalle werden sie oxydirt bis auf den kleinen Rest, der als Harnstoff im Harne erscheint.

Das Experimentum crucis dafür, dass die Eiweisskörper als solche, bei der Muskelaction unbetheiligt bleiben, ist das von Voit angestellte, nach welchem angestrengte Muskelthätigkeit die Harnstoffausscheidung nicht vermehrt. Aus den Beobachtungen von Lavoisier, Regnault und Reiset (s. oben S. 400) wissen wir nämlich, dass jede Steigerung der Muskelaction sofort eine beträchtliche Steigerung des Sauerstoffverbrauchs nach sich zieht, dass also eine grosse Menge Stoffe im Muskel verbrannt werden. Gehörte zu den Stoffen die Muskelfaser selbst, oder auch nur das Eiweiss der Muskelflüssigkeit, so müssten nach der Arbeit bedeutende Mengen Harnstoff ausgeschieden werden, was eben nicht der Fall ist.

Wer in den Thaten, dass einerseits Eiweisskörper auch in dem ruhenden Thiere vollständig bis zur Harnstoffbildung zersetzt werden, andererseits Muskelanstrengung keine Steigerung der Harnstoffproduktion bewirkt — wer in diesen Thaten noch nicht den bündigen Beweis sieht, dass Muskelaction mit der Zersetzung von Eiweisskörpern nichts zu thun habe, für den giebt es überhaupt keine Beweise.

6. Bedeutung der Eiweisskörper für den Organismus.

Wenn man aus dem Vorangehenden schliessen wollte, dass die Proteinkörper nur eine untergeordnete Rolle im Organismus spielen, so wäre dies durchaus ungerechtfertigt; denn es ist eben nur bewiesen worden, dass sie bei der Muskelaction keine Rolle spielen und dass das Muskelfleisch hierbei nicht zerstört wird, wie man bisher annahm.

Im Uebrigen sind sie ihrer Zusammensetzung nach nur allein befähigt, alle die Fermente zu bilden, die im Körper die zahlreichen Gährungs- und Verwesungsprozesse vermitteln, und zum Wachsthum der Organe, so wie zum Ersatz des Verlustes, den diese in ihrer Substanz erleiden, beizutragen.

Diese Rolle können die stickstofffreien Körper niemals übernehmen.

Auch im völlig entwickelten Körper sind die meisten Organe einer fortwährenden Erneuerung unterworfen, wenigstens ist dies von den Schleimhäuten, den Knochen, der Epidermis, den Nägeln und Haaren erwiesen. Sollte man das Nämliche nicht auch von dem Muskel vermuthen, zumal erwiesen ist, dass er, längere Zeit an jeder Bewegung gehindert, in seiner Zusammensetzung sich völlig ändert?

Aber wie selbst solche Organe einem Stoffwechsel unterliegen, die keine lebendige Kraft entwickeln, so ist auch der Stoffwechsel im organisirten Theile des Muskels weder an seine Thätigkeit geknüpft, noch wird er durch diese vermehrt.

In jedem Falle wird man also die bisher so übertriebenen Vorstellungen vom Stoffwechsel wesentlich ermässigen müssen.

Wenn aber die Umsetzung der organisirten, stickstoffhaltigen Muskelgebilde so gering ist und durch Arbeit nicht erhöht wird, — woher rührt es dann, wird man fragen, dass sehr stickstoffarme Nahrungsmittel, wie z. B. Kartoffeln, dem arbeitenden Menschen oder Thiere als alleinige Nahrung nicht genügen?

Hierüber geben uns die so gewichtigen Untersuchungen von Bischoff und Voit vollständigen Aufschluss. Es ist durch diese Forscher, abgesehen von jeder Hypothese, erwiesen, dass

auch im ruhenden Thiere mit der alleinigen Einnahme von Eiweisskörpern die Harnstoffausscheidung proportional wächst, dass mithin beim erwachsenen wohlgenährten Individuum die Zersetzung der von Aussen eingeführten Eiweisskörper auch im Zustande der Ruhe meist eine vollständige ist. Ist die von Aussen zugeführte Fleischmenge eine zu geringe, so werden ausserdem auch noch Eiweissstoffe aus dem Leibe des Thieres selbst zersetzt und zwar um so mehr, je besser genährt das Thier ist.

Es muss alsdann das Blut an festen Bestandtheilen verarmen und seinerseits auf die Bestandtheile der Organe, mit denen es in innigster Wechselbeziehung steht, auflösend wirken. Es werden sich die Blutkörperchen z. B., diese so wichtigen Träger des Sauerstoffs, und der Inhalt der Muskelröhren, von deren Contraction alle Bewegung abhängig ist, mindern. Dass aber mit dem Schwinden des Blutes und der Organe, dieses Trägers und Vermittlers jeder Lebensthätigkeit, auch die Leistungsfähigkeit des Organismus überhaupt abnehmen muss, liegt auf der Hand.

Die Zufuhr einer grösseren Menge von Eiweisskörpern für den arbeitenden Organismus ist also nicht deshalb nöthig, weil diese Stoffe durch Bewegungsakte zersetzt werden, sondern nur zu dem Zwecke, das Blut und mit ihm die Organe in derjenigen, reichen Zusammensetzung zu erhalten, wie sie zu angestrengten, energischen Leistungen erforderlich ist.

Man wird weiter fragen, zu welchem Zwecke überhaupt den erwachsenen Organismen die Last aufgebürdet ist, die aufgenommenen Eiweisskörper, die doch so nothwendig für ihr Gedeihen sind, immer von Neuem zu zersetzen und immer von Neuem in der Nahrung wieder aufzunehmen?

Wir anerkennen bei der wunderbaren Oekonomie, die uns so sichtbar gerade in der organischen Natur entgegentritt, die vollkommene Berechtigung der Teleologie, wenn auch nicht zur Beweisführung, so doch zur Fragestellung, und führen jener teleologischen Frage gegenüber zunächst an, dass nach der Liebig'schen Hypothese die Eiweisskörper der Nahrung dem Organismus eine noch grössere Last aufbürden; er muss sie zunächst organisiren, um sie dann erst wieder zu zersetzen.

Was soll überhaupt nach der Liebig'schen Anschauung aus den Eiweissstoffen der Nahrung bei den nicht arbeitenden Individuen werden? Sie müssten sich, da sie nur bei Muskelarbeiten zersetzt werden sollen, ins Unendliche aufhäufen, während doch erfahrungsgemäss Ruhe wohl den Fett-, aber nicht den Fleischgehalt vermehrt *).

Es erscheint aber die Zersetzung der Eiweisskörper auch schon nach dem jetzigen Stande unserer, hier ziemlich mangelhaften Kenntnisse überhaupt nicht zwecklos. Wir wissen, dass ein Theil ihrer Zersetzungsprodukte in Form von Galle der Verdauung, dass sie zuletzt insgesamt ebenso wie die stickstofffreien Körper respiratorischen Zwecken, der Wärmebildung und Muskelthätigkeit, dienen, denn die Fleischfresser können durch mageres Fleisch ihr Leben und alle ihre Funktionen völlig ungestört erhalten.

Trotz der hohen Bedeutung aber, die wir den Proteinstoffen für den thierischen Haushalt einräumen müssen, steht es fest, dass diejenigen Organismen, die nicht durch ihre Verdauungsorgane auf reinen Fleischgenuss angewiesen sind, nur eine verhältnissmässig kleine Menge von Eiweisskörpern nöthig haben, da die stickstofffreien Körper zur Unterhaltung der Wärmeproduktion und Muskelthätigkeit, ihres Reichthums an verbrennlichen Elementen wegen, noch mehr geeignet sind, als die Eiweisskörper. Es ist ein durch v. Liebig veranlasster Fehlgriff in der Diätetik, den Werth der Nahrungsmittel lediglich nach ihrem Stickstoffgehalt bemessen zu

*) Obgleich die Mästung der Thiere fast nur in einer Zunahme an stickstofffreiem Fett besteht, das erwiesenermaassen aus dem Stärkmehl des Futters gebildet wird, so geht sie doch nach den Beobachtungen von Boussingault bei stickstoffarmer Kartoffelnahrung nicht vor sich; sie erfordert einen Zusatz anderer Nahrungsstoffe, die mehr Eiweisskörper enthalten.

Die Eiweisskörper tragen also, wie man sieht, zur Mästung in ähnlicher Weise bei, wie zur Muskelthätigkeit, nicht, indem sie das Material für diese Prozesse abgeben, sondern nur deren Vermittler sind. Es wird hierdurch die merkwürdige Erfahrung klar, dass dasselbe Futter, welches die Thiere zur Arbeit befähigt, im Zustand der Ruhe ihre Mästung bewirkt. Die stickstofffreien Körper, die das Thier in der Ruhe in Fett umsetzt, würden bei der Arbeit zur Muskelthätigkeit verbraucht worden sein. Diese offenbare Beziehung zwischen dem sich mästenden und dem arbeitenden Thier ist nach der Liebig'schen Hypothese gar nicht verständlich.

wollen, und dem gegenüber wiederholt darauf hinzuweisen, dass gerade die tüchtigsten Arbeitsthierc nur unter den Pflanzenfressern zu finden sind.

7. Ueber die Bedeutung der Respiration überhaupt.

Nach der Ansicht der Physiologen hat die Respiration der Hauptsache nach nur die Bedeutung einer Wärmequelle für den Organismus *). Selbst die G. Liebig'sche Fundamentalbeobachtung über die Respiration des Muskels hat man nur in der Weise aufgefasst, dass man den Sauerstoff für nothwendig hielt zur Erhaltung der Lebcenseigenschaften dieses Organs. Man wird die Anschauung von der Bedeutung der Athmung ändern müssen.

Wenn wir alle Thierklassen ins Auge fassen, so hat die Athmung vor Allem die Unterhaltung der Muskelthätigkeit zur Aufgabe. Nur bei den warmblütigen Thieren dient sie auch der Wärmeproduktion, die an sich wahrscheinlich nur die untergeordnetere physiologische Bedeutung hat, die Lebensthätigkeiten einerseits unabhängig von der äusseren Temperatur zu machen, andererseits eine Beschleunigung der chemischen Prozesse und mit ihnen auch der Lebensthätigkeiten bis zur höchsten Energie zu gestatten.

Offenbar ist jedoch mit der Funktion der Wärmeerzeugung und Muskelaction die Bedeutung der Athmung nicht erschöpft. Wenn wir die Fingerzeige der Natur nicht missverstehen, so deutet die Thatsache, dass alle Organe des thierischen Körpers des arteriellen Blutes bedürfen, darauf hin, dass eben nicht bloss das Blut, sondern alle Organe des Körpers respiriren, und wenn auch bei einzelnen derselben, z. B. den Lungen und Nieren, die bloss rein mechanische Funktionen verrichten, der Sauerstoff nur zur Ernährung nothwendig sein mag, so dient er wohl bei den meisten

*) v. Liebig hat die Theorie Lavoisier's, dass die thierische Wärme durch den im Thierleib vor sich gehenden Verbrennungsprozess erzeugt werde, zuerst auf den Kopf gestellt und die Wärmeerzeugung als den einzigen Zweck der Respiration hingestellt.

Gavarret hat ein, sonst sehr verdienstliches Buch geschrieben (*de la chaleur produite par les êtres vivants*. Paris 1855.), worin er dieselbe Hypothese durchzuführen bemüht ist.

auch zur Unterhaltung ihrer Funktion, bei den Drüsen z. B. zur Herstellung ihrer Sekrete, bei dem Rückenmarke, Gehirne und Nerven, ähnlich wie bei den Muskeln zur Entwicklung der ihnen eigentlichen Kräfte.

Es ist also das, was wir Respiration nennen, ein sehr zusammengesetzter Vorgang. Sie stellt sich dar als die Summe des Verbrauchs aller derjenigen Mengen von Sauerstoff, die jedes einzelne Organ entweder zu seiner Ernährung oder zur Unterhaltung seiner Thätigkeit gebraucht. Es kann die Respiration des Gehirnes z. B., oder Leber und Milz, ja es kann die Athmung einer einzelnen Muskelgruppe verstärkt sein, ohne dass die übrigen Organe des Körpers eine beschleunigte Athmung vornehmen, und eine genaue Kenntniss des allgemeinen Processes der Respiration ist erst möglich durch Erforschung des Einflusses, den der Sauerstoff des Blutes auf dieses selbst und auf alle die verschiedenartigen Organe ausübt.

Die bewegenden Kräfte aber, die der Sauerstoff in den Muskeln, Nerven, Rückenmark und Gehirn entwickelt, sie verdanken es nur der eigenthümlichen Construction und chemischen Beschaffenheit der Apparate, in denen die Oxydationsprozesse vor sich gehen, dass sie nicht in Form von Wärme, sondern in ihrer Besonderheit, als uns bisher unerklärliche Lebensthätigkeiten, in die Erscheinung treten.

Es ist hier ein weites Feld für Forschungen gegeben und wie die Chemie eine grossartige Bereicherung ihrer Kenntnisse der Entwicklung der organischen Chemie verdankt, so wird auch die Physik, die gegenwärtig die Physiologie reformirt, in dieser eine Fundgrube neuer Gesetze gewinnen, — gleichsam eine neue Welt, die die alte mit ihren Schätzen bereichert.

Schon jetzt lehrt uns ein Blick auf den thierischen Organismus, in welchem chemische Prozesse die wunderbarsten Bewegungserscheinungen hervorrufen, dass in Folge chemischer Anziehungen Schwingungsformen und Anziehungsweisen der Moleküle auftreten können, die mit den uns bis jetzt bekannten Kräften der Physik keine Aehnlichkeit besitzen. Die ewig wahren Grundprincipien physikalischer Forschung müssen überall in der Physiologie zur

Anwendung kommen, aber ein vergebliches Bemühen ist es, alle Lebenserscheinungen schon jetzt in den engen Rahmen einer noch unvollkommenen Physik einzwängen zu wollen.

Es ist zuletzt darauf hinzuweisen, dass die Respiration für die Thiere auch in dem Stadium ihrer Entwicklung nothwendig ist, wo sie noch keine lebendigen Kräfte entwickeln, und weder Muskeln, Rückenmark, Gehirn, noch besondere Organe überhaupt besitzen. Die Eier aller Thiere verhalten sich der Aussenwelt gegenüber so passiv, wie die Pflanzen und vollführen keine Bewegung irgend einer Art, — dennoch bedürfen sie zu ihrem Leben des Sauerstoffs.

Man hat gesagt, dass auch hier die Respiration durch Wärmeerzeugung nütze, die die chemischen Prozesse beschleunige, oder anrege. Indess ist es erwiesen, dass auch dann, wenn genügende Wärme von Aussen während der Bebrütung zugeführt wird, die Entwicklung bei Abhaltung des Sauerstoffes sofort in Stillstand geräth.

Es kann kein Zweifel sein, — die Wirkung des Sauerstoffes ist hier dieselbe, wie bei den Pflanzen, bei denen er, wie ich nachgewiesen habe*), den Zellenbildungsprozess in allen Stadien ihrer Entwicklung bedingt**). So wie dieses Gas bei den Pflanzen die Gerinnung löslicher Kohlehydrate zu Cellulose bewirkt, so wandelt es (wohl unter Vermittelung eines Verwesungsferments) bei den Thieren lösliche Eiweisskörper in leimgebende Stoffe um. Wahrscheinlich geht die Zellenbildung während des ganzen Lebens des thierischen Organismus in der nämlichen Weise vor sich, und wenn sie auch verhältnissmässig einen nur geringen

*) Monatsbericht der Berliner Akademie der Wissenschaften 1859. S. 83—94.

**) Man könnte einwenden, dass der Sauerstoff bei der Bebrütung dadurch wirke, dass er durch chemische Einwirkung die Nahrungsstoffe des Eies erst für den Keim assimilirbar mache. Diesen Einwurf habe ich bezüglich der Pflanzen widerlegt. Bei diesen ist der Ort der Zellenbildung oft weit entfernt von dem Orte, wo die Nährstoffe abgelagert sind, so dass man nach Belieben jenen oder diesen vom Zutritte des Sauerstoffes abschliessen kann. Die Versuche an Pflanzen dienen somit zur Ergänzung der Beobachtung über die Zellenbildung im thierischen Organismus, bei welchen eine solche Trennung der Versuche unmöglich ist, da die Nährstoffe hier immer unmittelbar am Keime liegen.

Sauerstoffverbrauch erfordert, so ist doch dieser Akt der Respiration qualitativ von weitgreifendster Bedeutung.

Wir kennen sonach mit Bestimmtheit bis jetzt drei verschiedene wichtige Funktionen der Respiration:

1) Die Zellenbildung. Diese ist ihre allgemeinste Funktion, indem alle organisirten Wesen, sowohl Pflanzen als Thiere, des Sauerstoffs zum Aufbau ihrer Zellen bedürfen. Sie tritt am reinsten bei den Pflanzen in die Erscheinung, die den Sauerstoff fast nur zu diesem Zwecke verwenden.

2) Die Muskelthätigkeit. Diese Funktion der Respiration kommt sämmtlichen Thieren, den Warmblütern wie den Kaltblütern, zu, bei welchen letzteren sie die wesentlichste Funktion der Respiration darstellt.

3) Die Wärmeerzeugung. Wenn diese auch durchschnittlich den grössten Sauerstoffverbrauch erfordert, so hat sie doch nur bei den Warmblütern die Bedeutung eines wirklichen Lebensprozesses.

Wahrlich die Geschichte des Sauerstoffs, sie umfasst die Geschichte des organischen Lebens!

XXVIII.

Ueber die Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe.

Von Moritz Traube, Dr. phil. in Ratibor.

Die theoretische Berechnung der Verbrennungswärme sauerstoffhaltiger organischer Verbindungen geschieht, unter Annahme einer von Lavoisier zuerst aufgestellten Hypothese, gewöhnlich in der Art, dass man allen Sauerstoff der Substanz als in Form von Wasser darin vorhanden annimmt und die Verbrennungswärme der noch übrig bleibenden Elemente als den gesuchten Werth betrachtet. Man hat längst eingesehen, dass diese Methode nicht genau ist.