

Über Kompensation und Summation von funktionellen Leistungen des Körpers.

VON MAX RUBNER.

Die Gesamtleistungen eines Lebewesens leiten sich aus der Einzelarbeit der Organe und ihren Zellen ab und finden in den Ernährungsvorgängen und dem Kraftwechsel einen meßbaren Ausdruck. Sie sind meist periodischer Natur, indem Ruhe und Arbeitszustände in automatisch oder willkürlich beherrschten Zeitmaß abwechseln. Bei manchen Organen sind die Ruhepausen kurz, aber planmäßig angeordnet, so daß der Eindruck einer dauernden ermüdungsfreien Arbeit entsteht, in anderen Fällen schwellen die Arbeitsleistungen nach Bedarf stark an und werden von langdauernden Pausen der Ruhe gefolgt.

Die Organleistungen sind aber nicht durchweg voneinander unabhängig. Durch Nerveneinflüsse, Produkte der inneren Sekretion durch das gemeinsame Band der Blutversorgung bestehen sowohl Beziehungen zu gemeinsam geordneter Tätigkeit als auch Beschränkungen einer Organfunktion zugunsten einer anderen. Alle Organe können niemals gleichzeitig in den Zustand lebhafter Tätigkeit sein, weder Blutzirkulation und Nahrungsvorräte noch Herztätigkeit und Atmung wären diesen Ansprüchen gewachsen. Je lebhafter die Ernährungsvorgänge in einem größeren Zellgebiete sind, desto intensiver werden bisweilen im hemmenden Sinn andere in Mitleidenschaft gezogen und zur Ruhe veranlaßt, ja, es mag das Abströmen von Blut bisweilen einen solchen Umfang annehmen, daß möglicherweise ein solches Organ unter die mittlere Ruhelage seiner Ernährungsvorgänge herabgedrückt wird.

Manche Organleistungen kommen aus Anlaß solcher Kompensationen des Stoff- und Kraftwechsels niemals voll und ganz in die Erscheinung, andere wieder sind an sich zu unbedeutend, um sich von dem Getriebe des Gesamtorganismus genügend abzuheben. Einzelne Organleistungen sind so umfangreicher Art, daß sie in den Veränderungen des Stoff- und Kraftwechsels eines Individuums zwar deutlich zum Ausdruck kommen, lassen sich aber trotzdem in ihrer wahren Größe nicht ohne weiteres erfassen, weil die Steigerung der einen

Funktion andere allgemeine Begleitfunktionen, wie Zunahme der Herz-
tätigkeit, der Atemgröße, auslöst.

Die Begleitfunktionen werden natürlich in ihrer Bedeutung hinter
der eigentlichen Organfunktion zurückbleiben, sind aber doch von nicht
zu vernachlässigender Größe. Diesen Begleitfunktionen mit Steigerung
der Wirkung stehen manchmal solche mit negativer Wirkung zur Seite,
indem die Tätigkeit eines Organs die Ausschaltung eines anderen zur
Voraussetzung oder Folge hat (Kühlung der Haut bei niedriger Luft-
temperatur mit Sinken des Stoffwechsels in derselben und Steigerung
des letzteren in anderen Gebieten). Die speziellen Begleiterscheinungen
einer Tätigkeit mögen manchmal sogar sehr verwickelter Art sein, wie
z. B. bei den Vorgängen des Denkens, wo neben der Blutmehrung für
das Gehirn eine Verschiebung von Blut aus der Haut nach dem Innern
des Körpers eintritt; also drei Organgruppen (Gehirn, Haut, Bauch-
organe) in Beziehung stehen.

Nur unvollkommen gelingt die Auflösung einer Tätigkeit in
die einzelnen Komponenten; was wir erfahren können, geht häufig
über eine allgemeine Orientierung nicht hinaus. So besitzen wir zwar
Methoden zum Studium von Blutverschiebungen im gesunden unver-
letzten Organismus, die aber, streng genommen, nie quantitativer Natur
sein können. Quantitative Messungen des Blutstromes nach operativen
Eingriffen entbehren andererseits wieder der Zuverlässigkeit durch un-
vermeidliche Störungen des natürlichen Ablaufs der Lebensvorgänge.
Aus den gleichen Gründen sind Experimente über den Stoff- und Kraft-
wechsel isolierter, aus dem natürlichen Verband gelöster Organe in
ihren quantitativen Resultaten kaum je so zuverlässig, um sie in ein
synthetisches Bild des Lebensvorganges zu vereinigen. Unserem Wissen
ist also vielfach vorläufig eine empfindliche Grenze gezogen und nur
für eine kleine Zahl von Fragen lassen sich Veränderungen des Kraft-
wechsels der Organismen zu einem Einblick in die Detailarbeit des
Körpers verwerten. Doch ist dieser Weg nicht ganz unfruchtbar ge-
wesen.

Wir haben z. B. mit Sicherheit erfahren, daß bei Warmblütern
eine interessante kompensatorische Funktion besteht, die sich in fol-
gender Weise äußert. Die Nahrungsaufnahme bedingt eine Steigerung
des Kraftwechsels dem Hungerzustande gegenüber, deren Größe ganz
von der Art und Menge der Nahrung abhängig ist. Am unbedeutend-
sten ist die Wirkung der Kohlehydrate, größer jene der Fette, am
stärksten die der N-haltigen Stoffe. Ich habe diese Erscheinung die
spezifisch dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe genannt, sie tritt
nur voll zutage, wenn die Experimente bei hoher Lufttemperatur an-
gestellt werden (s. RUBNER, Gesetze des Energieverbrauchs 1902).

Stellt man dieselben Beobachtungen bei stufenweise erniedrigter Lufttemperatur an, so verschwinden zuerst die Wirkungen der Kohlehydrate, dann die der Fette, schließlich die der Eiweißstoffe, und es ist schließlich kein Unterschied mehr zwischen dem Kraftwechsel eines gefütterten und ungefütterten Tieres. Umgekehrt, wenn man bei niedriger Temperatur Eiweiß z. B. in verschiedener Menge füttert und von Tag zu Tag die Wärme steigert, den Energieverbrauch feststellt und mit jenem des unter gleichen Bedingungen gehaltenen hungernden Tieres vergleicht, so sinkt bei letzterem konstant der Energieverbrauch (bis zu einer gewissen Grenze); bei dem genährten aber findet dies Sinken nur in beschränktem Maße statt, am geringsten ist es im Falle reicher Nahrung, größer bei mittlerer Nahrung usw.

Ich gebe zwei Beispiele dafür:

Mäßige Nahrung			Reiche Nahrung		
Temperatur der Luft	Energieverbrauch pro kg in kg/cal. bei Hunger	bei Nahrung	Temperatur der Luft	Energieverbrauch pro kg in kg/cal. bei Hunger	bei Nahrung
5.3	121.3	121.9	4.2	128.0	133.5
15.0	98.7	96.1	14.5	100.9	110.9
21.0	70.7	83.7	21.9	70.7	101.0
30.6	61.9	81.7	30.8	62.6	117.2

(Gesetze des Energieverbrauchs S. 166.)

Es liegt hier also eine ausgesprochene Kompensation zweier Funktionen vor, die eine ist die Wirkung der Nahrung, welche den Energieverbrauch steigert, welche bei gleichbleibender Ernährung nicht variabel ist, der andere Vorgang besteht darin, daß bei dem (hungernden) Versuchstiere der Energieverbrauch ganz abhängig ist von der Luftwärme (chemische Wärmeregulation). Letztere Funktion kann durch die Wärmebildung bei der Nahrungsaufnahme ganz ausgeschaltet werden. Je mehr durch letzteren Vorgang Wärme entsteht, um so weniger wird funktionell durch den Regulationsmechanismus erzeugt.

In analoger Weise, nur dem Willen freigestellt, wirkt kompensatorisch entlastend auf die Wärmeregulation die Muskelarbeit, am klarsten und bekanntesten sind diese Beziehungen von der Temperaturgrenze ab, wo die auch bei völliger Körperruhe wirkende Regulation wegen zu großer Wärmeverluste zu versagen beginnt, die Wärmesteigerung durch Bewegung uns jedoch die niederen Temperaturgrade ohne Unlustgefühle zu ertragen erlaubt.

Das Regulationsprinzip ist für die eben geschilderten Erscheinungen ein energetisches bzw. rein thermisches, im hohen Maße ökonomisches.

Nahrungswirkung und Muskelleistung sind also Funktionen, die zu einer weiteren, der Wärmeregulation, in eine sehr enge Beziehung

treten können; es muß daher auch die Frage aufgeworfen werden, inwieweit die beiden ersteren selbst im Verhältnis kompensatorischer oder sich summierender Funktionen stehen.

Ich habe angenommen, daß die starke Wärmebildung nach Eiweißzufuhr zum allergrößten Teil durch den Abbau eines Teiles des Eiweißes — nämlich der N-haltigen Gruppe — ohne Konnex mit der Energieversorgung der Zellen verläuft, wobei demnach zwar Wärme entsteht, die zur Erhaltung des thermischen Gleichgewichts verwertbar ist, aber für die energetischen Leistungen im engeren Sinne verloren geht.

Ob aber bei Muskelleistungen diese Spaltungen in gleicher Weise auftreten, oder eine andere Ausnutzung der Kräfte möglich ist, läßt sich nicht bestimmt bejahen oder verneinen. Man könnte auch daran denken, daß aus Anlaß der offenbaren Unterschiede der Blutverteilung bei der Nahrungsaufnahme und der Muskeltätigkeit beide Vorgänge untereinander sich beeinflussen können, zumal bei Eiweißzufuhr, wo wir starke Wirkungen der Nahrungsaufnahme sich ausbilden sehen. Die Frage, »ob Compensation oder Summation«, läßt sich aber experimentell beantworten. Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt.

Als Versuchsperson diente ein ziemlich kräftiger Mann, ein Arbeiter von 61 bis 63 kg Gewicht. Er wurde zuerst bei Hunger in 24 stündigem Versuch im Respirationsapparat unter sorgfältig regulierter Temperatur und Feuchtigkeit der Luft beobachtet, dann erhielt derselbe möglichst große Fleischmengen. Am dritten Tage war bei gleicher Kost Arbeitstag, am vierten Tag erhielt er 600 g Rohrzucker, und am fünften Tage leistete er wieder bei ausschließlicher Zuckerkost eine bestimmte genau regulierte Arbeit. Letztere bestand in Dreharbeit am GÄRTNERSchen Ergostaten, der hier nur die Aufgabe zu erfüllen hatte, die Gleichmäßigkeit der Arbeitsleistung zu garantieren. Die Arbeit betrug in dem betreffenden Versuch je 100000 kg/m in bestimmter Weise über den Tag verteilt = 234 kg/cal. als Wärmeäquivalent. Jeder Versuch dauerte je 22 Stunden und wurde auf 24 Stunden berechnet. Bestimmt wurde der Stickstoff in Harn und Kot, der Kohlenstoff im Harn. Von den Ausscheidungen wurde auch der Wasserdampf gemessen. Die Resultate der beiden Serien von Versuchen lassen sich in folgende Mittelwerte pro 24 Stunden zusammenfassen. Es betrug der Gesamtenergieverbrauch in kg/cal.:

bei Hunger und Ruhe	1976.4
bei Zucker und Ruhe	2023.1
bei Zucker und Arbeit	2868.7
bei Eiweiß und Ruhe	2514.7
bei Eiweiß und Arbeit	3370.3

Unsere Aufmerksamkeit richtet sich sowohl auf die Wirkung der Nahrung als auch auf deren Kombination mit der Arbeitsleistung.

Die Wirkung der Nahrung drückt sich in einer Mehrung des Energieverbrauchs gegenüber dem Hungerzustand im allgemeinen und hinsichtlich des zu erwartenden Unterschiedes zwischen N-haltiger und N-freier Kost deutlich aus.

Bei Aufnahme von 600 g Rohrzucker (und 3000 ccm Wasser) betrug die Wärmemehrung +2.4 Prozent; das ist weniger, als ich im Mittel beim Tier beobachtet habe, was darauf zurückgeführt werden muß, daß beim Menschen der Energieverbrauch durch die unvermeidbaren Bewegungen und die Körperstellung stets größer ist als bei dem Versuchstiere, das selbst zwischen Wachen und Schlafen keine Stoffwechselunterschiede erkennen läßt. Der Rohrzucker reichte hin, abgesehen vom Eiweißumsatz, alle energetischen Bedürfnisse zu decken, und erzielte sogar einen Ansatz von 147 g Zucker täglich. Die Harnmenge betrug im Mittel 2370 ccm pro Tag und führte, da dem einen Zuckerfütterungstage Eiweißnahrung vorausgegangen war, um 12.8 N mehr aus, als im Hungerzustande des Menschen verloren wurde.

Die Steigerung der Wärmebildung war bei Eiweiß nicht eine maximale, denn im Mittel der beiden Experimente blieb die Eiweißaufnahme etwas hinter der wirklichen Bedarfsgrenze zurück; sie war aber immerhin erheblich und erreichte ein Mehr von 27.2 Prozent der sonstigen Wärmebildung.

Reine Eiweißkost ist bei mittleren Temperaturen immer mit einer starken Zunahme des individuellen Wärmegefühles verbunden, das namentlich bei mittlerer Luftwärme und Feuchtigkeit in den ersten Stunden nach den Mahlzeiten von einer sichtbaren Schweißsekretion begleitet ist. Diese Empfindungen fehlen vollkommen bei reiner Zuckerkost. Nach den Mahlzeiten ist bei ausschließlicher Eiweißkost eine gewisse Trägheit und ein Ermüdungsgefühl ganz unverkennbar. Die Arbeitsleistung wurde der Versuchsperson im allgemeinen bequemer bei ausschließlicher Zuckerkost als bei ausschließlicher Eiweißaufnahme, aus Gründen, die sich empfehlen, später erwähnt zu werden.

Die Energiequelle für die Muskelarbeit bildeten bei Zuckerkost sicher die Kohlehydrate, neben denen noch etwas Fett vom Körper abgegeben wurde. Bei Eiweißkost war es aber nicht das Eiweiß, das Verwendung fand, schon aus dem einen Grunde nicht, weil der größere Teil des Eiweißes gar nicht zersetzt, sondern angesetzt wurde, so daß hier als Kraftquelle nur das Fett des Körpers in Betracht kommt. Da sich die genannten Stoffe im Organismus nach isodynamen, das heißt Werten gleichen Energieinhalts, vertreten, resultiert aus der

Verwendung der verschiedenen Nahrungsstoffe als Quelle der Kraft kein Grund zu differenten Ergebnissen.

Die Frage, ob sich Nahrungswirkung und Muskelarbeit hinsichtlich des Energieverbrauchs kompensieren oder summieren, läßt sich aus den Versuchsergebnissen mit Bestimmtheit ableiten. Liegt eine Summation vor, so wird bei beiden Formen der Ernährung, die wir gewählt haben, der Energieverbrauch bei Arbeit um die gleichen absoluten Größen haben zunehmen müssen. Denn die Annahme, daß bei jeder Art der Ernährung eine absolut gleich große Kompensation eingetreten sei, ist an sich unwahrscheinlich, weil unverständlich; und wenn sie bestände, könnte sie das Resultat nicht wesentlich beeinflussen. Denn eine solche Kompensation könnte bei den Kohlehydraten doch nicht mehr an Effekt erzielen als die komplette Beseitigung der spezifisch-dynamischen Wirkung überhaupt; das wäre also 2.4 Prozent Minderung, der eine analoge, in absolutem Maße ausgedrückte gleiche Wirkung bei Eiweiß gegenüberstehen müßte.

Die durch Arbeit bedingte Steigerung des Energieverbrauchs betrug, für den Tag berechnet, bei Zuckerkost +41.7 Prozent, bei Eiweiß +34.0 Prozent, sie war also recht bedeutend. Diese relativen Zahlen können aber keinen Entscheid bringen, denn die ungleiche Ernährung bedingte für den Ruhezustand einen ungleichen Energieverbrauch und diesem fügte sich eine in absoluter Zahl ausgedrückte gleichartige Leistung als Muskelarbeit hinzu. Nimmt man einfach die absoluten Zuwächse an Energieverbrauch durch die Arbeit, so liegt ein einwandfreies Resultat vor.

Für je 100000 kg/m Arbeit war der Mehraufwand des Organismus an Energie: bei Zuckerkost 845.3 kg/cal., bei Eiweiß 855.6 kg/cal. Das Ergebnis beweist die Summierung der Funktionen.

Die Menge des Energieumsatzes ist in beiden Fällen der Ernährung fast dieselbe geblieben und so wenig abweichend, daß man sagen kann, die spezifisch-dynamische Steigerung des Energieverbrauchs und die Arbeitsleistung sind Funktionen, welche nebeneinander gesondert bestehen und sich nicht kompensieren. Die Experimente sind auch noch in anderer Richtung von Interesse gewesen insofern, als sie durch die Messung der Wasserdampfabgabe einige nicht uninteressante Vorgänge der Wärmeregulierung erkennen lassen.

Die Temperatur im Versuchsraum und die relative Feuchtigkeit wurde so gleich gehalten, daß sie fast völlig übereinstimmen; dies ist bei langdauernden Experimenten sehr schwierig zu erreichen, aber die technischen Mittel meines Instituts geben die Möglichkeit hierzu.

Mittelwerte

	Temperatur	Prozent Feuchtigkeit
Hunger	19.7	44
Zucker, Ruhe .	20.1	44
Zucker, Arbeit	20.6	40
Eiweiß, Ruhe .	20.9	41
Eiweiß, Arbeit	20.4	40

Äußere Gründe sind also für eine Veränderung der Wärmeregulation gar nicht vorhanden gewesen, wodurch wir in den Stand gesetzt werden, die aus inneren Gründen mit den physiologischen Leistungen zusammenhängenden Veränderungen genau zu verfolgen. Ich füge die Ergebnisse der Bestimmung des abgegebenen Wasserdampfes bei:

	Tag	Gramm Wasser im Tag	Tag	Gramm Wasser im Tag	Mittel Gramm Wasser	Latente Wärme des Wasserdampfs in kg/cal.	Leitung und Strahlung in kg/cal.
Hunger	1	616	5	650	633	380	1596
Eiweiß, Ruhe . .	2	1295	3	754	1024	614	1901
Eiweiß, Arbeit .	3	2403	4	1716	2059	1235	1904
Zucker, Ruhe . .	4	381	1	884	882	529	1494
Zucker, Arbeit .	5	1596	2	1428	1512	907	1727

Wenn man die latente Wärme des Wasserdampfes vom gesamten Energieumsatz (bei den Arbeitsversuchen ist letzterer um das kalorische Äquivalent der mechanischen Leistung zu kürzen) abzieht, hinterbleibt ein Rest, der auf den Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung und durch Erwärmung der Atemluft entfällt. Da letztere Größe sehr unbedeutend ist, spreche ich kurzweg nur von Leitung und Strahlung.

Vergleichen wir jetzt die Resultate zuerst für die Perioden der Ruhe bei verschiedener Ernährung, so findet sich:

	Insgesamt	davon Leitung und Strahlung	Wasserdampf
Hunger	1976 kg/cal.	1596 kg/cal.	380 kg/cal.
Zucker	2023 "	1494 "	529 "
Eiweiß	2515 "	1901 "	614 "

Die Eiweißfütterung macht sich durch die starke Zunahme der Wärmebildung geltend, welche bei 21° Lufttemperatur und 41 Prozent relativer Feuchtigkeit und leichter Kleidung zu einer starken Steigerung der Wärmeverluste durch die Leitung und Strahlung, also

zu starker Blutfülle der Haut, mit erheblicher Zunahme der Wasserverdunstung, führt.

Die ausschließliche Zuckerkost läßt die Abgabe durch Leitung und Strahlung deutlich sogar etwas absinken, die Wasserverdunstung aber gegenüber Hunger etwas steigen, so daß das ganze Mehr der Wärmeezeugung völlig durch vermehrte Wasserverdunstung gedeckt wurde.

Es liegt also in Zahlen ausgedrückt vor:

	mehr an Wärme erzeugt als im Hunger	mehr an (latenter) Wärme im verdunsteten Wasser
bei Zucker . . .	46.7 kg/cal.	149 kg/cal.
bei Eiweiß . . .	532.7 "	234 "

Die Besonderheiten der Wärmeregulation bei der Arbeitsleistung sind aus der Tabelle S. 322 wohl zu ersehen, ich füge aber noch folgende Übersicht hinzu: Die gleiche Arbeit betrug = 234 kg/cal. pro Tag.

	Zuckerkost	Eiweißkost
Energieverbrauch mehr	845.3	855.6
ab für das Arbeitsäquivalent . . .	234	234
mehr an Wärme im ganzen . . .	611.3	621.6
Wärme lat. im Wasserdampf . .	378.0	621.0
durch Leitung und Strahlung . .	233.3	—

Der Körper des Mannes vermochte bei Zuckerernährung und Arbeit das Mehr der erzeugten Wärme dadurch nach außen abzugeben, daß sich der Verlust durch Strahlung und Leitung um 233 Kal. und jener der Wasserverdunstung um 378 Kal. erhöhte, ohne daß dadurch die Grenze der Leistungsfähigkeit der Blutfülle der Haut für die Zwecke des Strahlungs- und Leitungsverlustes schon erschöpft war; denn diesen Grenzwert können wir, wie die Eiweißversuche zeigen, für die gegebenen Bedingungen auf 1900 kg/cal. pro 24 Stunden annehmen, während bei Zucker nur 1727 kg/cal. erreicht wurden.

Die Blutzirkulation übernahm bei Zuckerkost noch 38.1 Prozent des gesamten Kalorienüberschusses, auf die Schweißsekretion entfielen 61.9 Prozent.

Anders lag die Sache bei der Eiweißkost; hier war schon durch diese allein und ohne die Arbeit die Blutzirkulation nicht in der Lage, überhaupt noch mehr Wärme nach außen zu führen; das ganze Mehr der Wärmeproduktion, 622 kg/cal., war durch Schweißsekretion zu decken und diesem Werte entspricht auch die tatsächlich verdunstete Wassermenge mit 621 kg/cal. Die Leistungsfähigkeit der

menschlichen Haut ist übrigens durch diese Verdunstungsgröße noch nicht bemerkenswert hoch in Anspruch genommen; das Experiment zeigt aber doch wieder, was ich an anderer Stelle schon näher belegt habe, daß reichliche Eiweißkost in tropischen Klimaten die Leistungsfähigkeit für Arbeit stark herabsetzt. Die wärmeregulatorischen Begleitfunktionen der Arbeitsleistung waren, wie diese nähere Schilderung ergeben hat und wie die ungleichartigen Empfindungen es schon vermuten ließen, bei den gewählten zwei Nahrungsformen recht verschieden, ohne daß dadurch der Gesamteffekt, energetisch betrachtet, beeinflußt wurde.

Ausgegeben am 31. März.
