

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.

KÖRPERGRÖSSE, KÖRPERZEITEN UND ENERGIEBILANZ.

VII. Mitteilung.

DIE ENERGETIK DES FELDHEUSCHRECKEN-SPRUNGES*.

Von

GOTTHILF HEMPEL.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Juli 1951.)

I. Problemstellung. Schrifttum.

In das im Obertitel genannte Thema gehört neben der in den bisherigen Mitteilungen hauptsächlich untersuchten Abhängigkeit des Energie-(O₂-)Konsums von der Körpergröße auch die wichtige, aber weit schwerer prüfbare Frage, wieviel der konsumierten Energie ein Tier bestimmter Größe für äußere Leistungen — und das ist bei vielen Gruppen in erster Linie die Lokomotion — verausgaben kann. Gerade hier fehlen experimentelle Daten sehr, während theoretische Überlegungen schon seit geraumer Zeit vorliegen [vgl. v. HOESSLIN 1888, v. BUDDENBROCK 1934, LUDWIG 1937 (I)]. Grundsätzlich sind, biologisch betrachtet, zwei Grenzfälle möglich: A. *Gleiche Absolutgeschwindigkeit* (v) bei verschiedenen großen isometrischen Tieren derselben Gruppe oder isometrisch wachsenden Individuen derselben Art, biologisch so begründbar, daß im Kampf ums Dasein (Feinde, Nahrungserwerb) die kleinen Formen benachteiligt wären, wenn sie sich nicht gleichschnell wie die großen bewegten. — B. *Gleiche Relativgeschwindigkeit* v/L (worin L = mittlere Linearausdehnung), biologisch so begründbar, daß ein 10mal längeres Tier einen 10mal linear größeren Lebensraum und daher eine entsprechend höhere Lokomotionsgeschwindigkeit benötigt — sowie schließlich etwaige Zwischentypen. Indes ist keine der beiden Argumentationen stichhaltig, da (vgl. LUDWIG 1950) auch biologisch sehr ähnliche, verwandte Arten verschiedener Größe differente „Nischen“ des gemeinsamen Lebensraums innehaben können. Vom *energetischen* Standpunkt ist ausschlaggebend, ob sich ein 10mal längeres Tier auch eine verzehnfachte Geschwindigkeit leisten könnte, z. B. wenn sein (O₂)¹ dem Quadrat von L proportional geht. Die Möglichkeit einer „Energiespeicherung“ in Form leicht mobilisierbarer Depotstoffe ist zu

* (I) LUDWIG: Z. vergl. Physiol. 24, 319 (1937); KITTEL: (II) Z. vergl. Physiol. 28, 533 (1941); LUDWIG u. KRYWIENCZYK: (III) Z. vergl. Physiol. 32, 464 (1950); KRYWIENCZYK: (IV); KRYWIENCZYK: (V); WILL: (VI) in diesem Heft.

¹ Wie bisher bedeutet (O₂) stets den O₂-Konsum je Zeiteinheit.

bedenken, namentlich bei Tieren, die sich im allgemeinen wenig bewegen, bei der Flucht aber plötzlich große Energiemengen ausschütten. Schließlich ist überhaupt zu unterscheiden zwischen der „normalen“ Durchschnittsgeschwindigkeit und der Maximalgeschwindigkeit (z. B. Flucht). Beobachtungsdaten liegen, wenn man von kasuistischen Einzelwerten absieht, für mehrzellige Wirbellose nur von v. BUDDENBROCK (1934) sowie in den Mitteilungen I, IV und V dieser Reihe vor.

Im folgenden wird der *Sprung der Heuschrecken* untersucht, deswegen, weil unter den häufigeren Fortbewegungsarten das Springen mechanisch-energetisch am leichtesten analysierbar ist. — Bei den Feldheuschrecken stellt es die wichtigste Lokomotionsart dar, da sich die Tiere sonst relativ wenig bewegen (HANDLIRSCH 1936, JACOBS 1950). Weil ♂ bzw. ♀ derselben Art in der Größe nicht hinreichend differieren, um Vergleiche zu gestatten, ferner (wenigstens vorerst) die Larven wegen gewisser Bedenken nicht beigezogen wurden, verglich ich Vertreter (♂ und ♀) verschiedener *Arten* derselben Gattung.

II. Material. Kontrollen.

Es wurden 2909 Sprünge von 277 Vertretern der Gattung *Stenobothrus*, vorwiegend der Arten *biguttulus* L., *parallelus* ZETT. und *dorsatus* ZETT. untersucht. Diese 3 Arten benutzen beim Sprung ihre Flügel in der Regel nicht (Kontrollen mit Tieren, deren Hinterflügel entfernt waren. Ebenso sind auf den Photographien der Sprungbahnen Störungen durch Benutzung der Flügel nicht festzustellen). Bei den *parallelus*-♀ sind Vorder- und Hinterflügel, bei den ♂ nur die Hinterflügel verkümmert.

Die mit der Hand gefangenen Heuschrecken wurden bis zum Versuch (1—5 Std später) zwecks Adaptation am Versuchsort in mit Gras gefüllten Glasgefäßen gehalten. Vergleiche zeigten, daß dies keinen Einfluß auf die Sprungaktivität hatte. Tiere, die am Vortage gefangen worden waren, verwendete ich nie. Meist wurden die Tiere sofort nach Versuchsende gewogen, andernfalls lebend in Alkohol 80% geworfen und später (nach gründlichem Abtrocknen mit Filtrierpapier) ihr Gewicht bestimmt. Kontrollen ergaben, daß so auch nachträglich das Lebendgewicht recht genau ermittelt werden kann. Messung der Körperlänge durch seitliches Auflegen auf Millimeterpapier. Alle Tiere getrennt in Alkohol 80% konserviert. — Als Vergleich konnten einige Sprungversuche an *Pulex irritans* L. beigezogen werden (Mainz, Herbst 1948).

Ein Vergleich der Sprungfähigkeiten setzt voraus: 1. gleichen Bewegungsmechanismus bei den verglichenen Arten bzw. Größenklassen, 2. etwa gleichen Nutzeffekt des Sprungmechanismus, 3. praktisch gleiche biologische Eigenschaften und 4. isometrischen Bau, je bei allen Individuen. Punkt 1 trifft mindestens im groben zu (s. unten), 1 und 2 sind ferner plausibel; für 3 spricht, daß Biotop und Nahrung bei den 3 Arten etwa die gleichen waren; und zu 4 zeigt Abb. 2 innerhalb der zu erwartenden Streuung gute Proportionalität zwischen Gewicht (G) und L^3 , außerdem, daß ♂ und ♀, zum mindesten für die folgenden Zwecke, als

einander ähnlich betrachtet werden können. Bei den 3 Arten variierte G der ♂ innerhalb rund 65—115 mg, bei den ♀ innerhalb 180—310 mg. So ergab sich in allen graphischen Darstellungen eine deutliche Trennung der Geschlechter.

Zur Frage der Isometrie sei noch bemerkt, daß streng isometrisches Wachstum kaum zu erwarten ist (vgl. unter anderem die Meinungen von v. BUDDENBROCK 1939, RENSCH 1948, gegen v. BERTALANFFY 1942). Erwähnenswert hierzu sind die Ergebnisse POLKES (1948, unveröffentlicht): Innerhalb der Carabidenreihe bleibt das Verhältnis Chitin zu Rest (Weichteile + Wasser) annähernd dasselbe (etwa 1 : 1). Die Überlegungen GALILEIS (1638), daß die mechanische Stabilität eines wachsen-

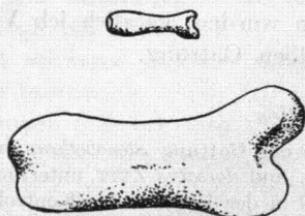


Abb. 1. Ein Knochenschema muß bei gleichbleibender Feinstruktur, wenn sich die Bruchfestigkeit nicht vermindern soll, relativ dicker werden. (Nach GALILEI.)

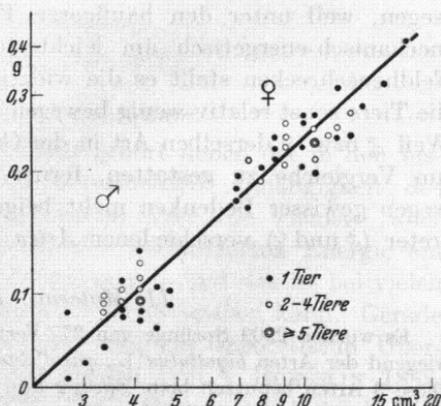


Abb. 2. Gewicht (Ordinate) zum Kubus der Länge (Abszisse) von 100 *Stenobothrus* (♂, ♀, verschiedene Arten). Ausgleichsgerade nach Augenschein: $\alpha = 43^\circ$. Log-log-System.

den Tierkörpers nur aufrecht erhalten werden kann, wenn entweder die Feinstruktur der Gerüstsubstanz „verbessert“ oder das Prinzip der Isometrie verlassen wird (vgl. Abb. 1), gelten für das nach dem Rohrbauschema konstruierte Insektenbein nicht, was auch aus POLKES Befunden hervorgeht.

III. Die Sprungbahn.

Zunächst galt es, die Form der Sprungbahnen photographisch festzustellen. Theoretisch wäre eine durch den Luftwiderstand zur „ballistischen Kurve“ verkürzte Wurfparabel zu erwarten.

In einer großen Dunkelkammer wurde eine horizontale Tafel senkrecht von oben durch eine 500-W-Birne und schräg von oben von einem 1000-W-Bühnenscheinwerfer derart angestrahlt, daß auf der Tafel nur ein Kreis von 1,5 m Durchmesser beleuchtet war, während der übrige Raum einigermaßen dunkel blieb. So war die Belichtung bis 30 sec möglich (Kleinbildfilm 17/10 DIN; Kamera in Tischhöhe). In dieser Zeit mußte eine auf die beleuchtete Fläche gesetzte Heuschrecke ein oder mehrere Male springen. Zu jedem Bild wurden die Sprungweiten, die Winkelabweichungen von der Bildebene und das Lebendgewicht des Tieres

bestimmt. Die sich auf dem Bild als helle Striche vor dunklem Hintergrunde abzeichnenden Sprungbahnen (Abb. 3, der Pfeil am Rande zeigt den Startpunkt an) wurden durch entsprechende Projektion beim Vergrößern entzerrt.

Bedeutet (Abb. 4) w die empirische Sprungweite und w' die „theoretische“, d. h. bei Fehlen von Luftwiderstand zu erwartende, so ergaben 25 auswertbare Kurven, die von 13 ♂ und 3 ♀ stammten, als mittleren Absprungwinkel $\alpha = 54,2^\circ \pm 2,4^\circ$ und als ballistische Verkürzung $k = w/w' = 0,8$. Sämtliche Kurven weisen die reine ballistische Form auf, auch wenn auf der Photographie Bein- oder sonstige Körperbewegungen sichtbar sind. Wohl infolge der hohen Temperatur (27° auf der Versuchsfläche unter der Lampe) liegt hier die mittlere Sprungweite (72 cm) über der der nachstehend geschilderten Versuchsreihe (63 cm).

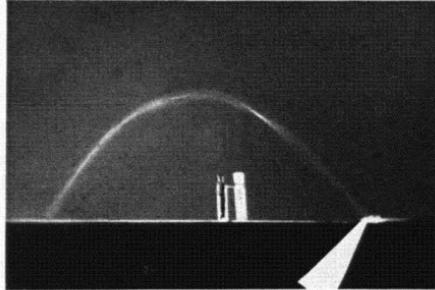


Abb. 3. Sprungbahn eines *Stenobothrus biguttatus* — ♂. Der Pfeil weist auf den Startpunkt. Sprungweite 70 cm. Entzerrt.

IV. Die Sprungenergie, ermittelt aus Sprungweite und α .

Unter Sprungenergie E wird hier verstanden jener Anteil des Energieaufwands für einen Sprung, der sich aus der Sprungbewegung auf physikalischem Wege ermitteln läßt. Dieses E müßte also mit dem reziproken Wert des Nutzeffektes multipliziert werden, um den wahren Energieaufwand des Tieres zu erhalten.

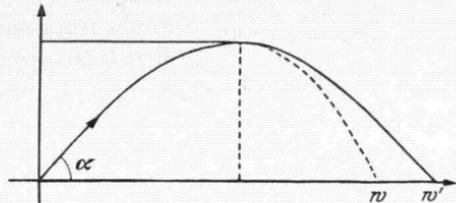


Abb. 4. Schema der Sprungbahn einer Heuschrecke. Die Wurfparabel (—) ist durch den Luftwiderstand verkürzt (- - -).

Die Energie E errechnet sich wie jede Arbeit zu $mv^2/2$, wobei die Tiermasse $m = G/g$ ist ($g =$ Gravitationskonstante) und v hier die Absprunggeschwindigkeit (unser v_0) bedeutet. Dieses v_0 ist aus Sprungweite w und Absprungwinkel α berechenbar: Nach Abb. 4 ist

$$w' = v_0 \cdot t \cdot \cos \alpha,$$

andererseits die Höhe des Tiers über dem Boden bei Sprungende

$$v_0 t \sin \alpha - gt^2/2 = 0,$$

woraus folgt

$$v_0^2 = gw'/\sin 2\alpha = gw/0,8 \cdot \sin 2\alpha \tag{1}$$

und somit

$$E = \frac{1}{2} mv_0^2 = \frac{1}{2} w \cdot G/0,8 \cdot \sin 2\alpha. \tag{2}$$

Zur numerischen Rechnung lagen Messungen (G und w) an 214 Tieren vor, doch werden hier nur die an ♀ gewonnenen Daten verwertet, weil auch bei den anderen Verfahren die ♀ an Zahl weit überwogen. Unter Benutzung von $\alpha = 54,2^\circ$ ergeben die nach (2) für 119 ♀ berechneten Einzel- E -Werte als Mittel

$$\bar{E} = 8978,5 \text{ erg}, \quad (3a)$$

die einem *Standard-Tier* vom Gewicht $G = 0,211 \text{ g}$ zukäme, das mit der Geschwindigkeit

$$\bar{v}_0 = 289 \text{ cm/sec} \quad (3b)$$

atspringt. (Daß das Tier beim Start erst innerhalb einer sehr kurzen Zeitspanne, die einer der Beinlänge gleichen Wegstrecke entspricht, die „Absprunggeschwindigkeit“ v_0 erreichen muß, kann im Rahmen dieser Überlegungen vernachlässigt werden.

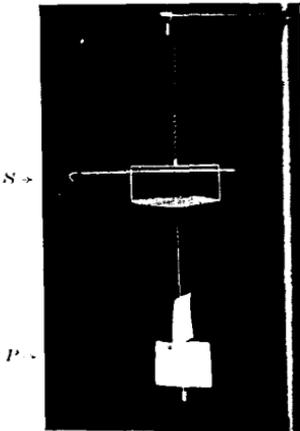


Abb. 5. „Sprungwaage.“
P Pendel, darüber Papierflügel, S Schreibhebel. Etwa $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe.

V. Die Sprungenergie, ermittelt mit der „Sprungwaage“.

Die Sprungenergie läßt sich noch auf einem anderen Wege ermitteln. Dehnung und Torsion einer Feder liefern 2 voneinander relativ unabhängige Meßwerte. So kann (Abb. 5) mittels einer freihängenden Feder der Impuls, den eine Heuschrecke beim Absprung der Unterlage durch Rückstoß erteilt, zerlegt werden in eine *Vertikalkomponente*, die die Feder spannt und

dann Vertikalschwingungen erzeugt, und in eine *Horizontalkomponente*, die Torsionsschwingungen (um eine lotrechte Achse) hervorruft. Vorausgesetzt wird, daß die Heuschrecke senkrecht zum Tellerradius abspringt, den Teller also maximal dreht. Nach dem Erhaltungssatz ist der Impuls, den ein abspringendes Tier dem Tellersystem erteilt, gleich dem, mit welchem es sich fortschleudert. Ist M die Masse und r der Radius des Tellers, dessen Trägheitsmoment somit $J = Mr^2/2$, ferner

r_a die Distanz Absprungstelle — Tellerzentrum,

z_{\max} die größte durch den Absprung verursachte Verlängerung der Feder (1. Schwingung),

Φ_{\max} die größte durch den Absprung verursachte Torsion der Feder (1. Schwingung), T_1 deren Dauer, somit

$\omega_1 = 2\pi/T_1$ (Kreisfrequenz), und schließlich

$\omega_2 = \sqrt{c/M}$ die entsprechende Größe für die Federstreckung, worin die Federkonstante c experimentell als Quotient Federverlängerung: Belastung (angehängtes Gewicht) bestimmt werden kann, so folgt auf Grund der Schwingungsgleichung für die Anfangsgeschwindigkeit v_0 aus der Torsionsschwingung

$$v_0 = J \omega_1 \Phi_{\max} / r_a \cdot m \cdot \cos \alpha \tag{4a}$$

bzw. der Vertikalschwingung

$$v_0 = M \omega_2 z_{\max} / m \cdot \sin \alpha. \tag{4b}$$

Diese beiden voneinander unabhängigen Werte müssen theoretisch übereinstimmen.

Beim Sprungapparat (Abb. 5) ist das Hauptaugenmerk auf Herabsetzung der Reibung gelegt. Der Teller hängt frei an der Feder. Um eine Führung des Tellers, die sehr viel Reibung verursacht hätte, entbehren zu können, und trotzdem Bewegungen in anderer Richtung als der Vertikalen und um die lotrechte Achse weitgehend herabzusetzen, wurde der Schwerpunkt des Systems durch ein starr am Teller befestigtes langes Pendel (*P* in Abb. 5) sehr tief gelagert. Am Pendel waren 2 zueinander senkrechte Flügel angebracht, die zwar der Torsionsbewegung keinen Widerstand

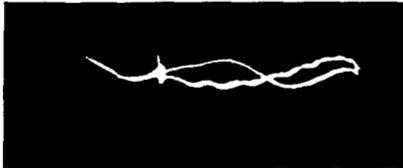


Abb. 6. →



Abb. 7.

Abb. 6. Oszillogramm eines Sprungwaageversuches (Prof. 73). Absprung einer Heuschrecke vom Teller. Die leicht gewellte Kurve entspricht der durch den Absprung bewirkten Torsion der Feder, die glatte deren Rückschwing in die Ruhelage. → Richtung der vorläufigen Bewegung. Die vertikale Auslenkung ergibt sich aus der Höhendifferenz zwischen Startpunkt und tiefster Stelle der vorläufigen Kurve.

Abb. 7. Vertikalteil der Sprungwaage. *AB* Länge der unbelasteten Feder; *AC* der durch das ruhende Tier belasteten Feder; *BC = z'*; *CD* Federausschlag durch Absprung; *BD* maximaler Ausschlag z_{\max} .

entgegengesetzten, aber Pendelbewegungen stark dämpften (Luftpolsterung). Ein Schreibhebel registrierte auf der Innenfläche eines beruhten Hohlzylinders Horizontal- und Vertikalausschlag als Kurve (Abb. 6), die, fixiert, bequem ausgemessen werden konnte.

Ausgewertet wurden 95 Sprünge von 37 ♀. Es war $M = 38,9 \text{ g}$, $r = 5 \text{ cm}$ und $r_a = 4 \text{ cm}$. Da, wenn das Tier auf dem Teller sitzt, dessen Ebene um das Stück $z' = BC$ in Abb. 7 tiefer liegt als bei unbelastetem Teller (nach Absprung), muß in (4b) z_{\max} um z' vermindert werden. Dieses z' beträgt rund $0,025 \text{ cm}$. Als Φ_{\max} ergab sich $0,1449$ Bogengrad. Somit

nach (4a), „Torsionsformel“ $v_0 = 373 \text{ cm/sec}$,

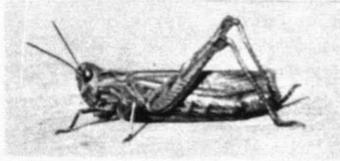
nach (4b), „Vertikalformel“ $v_0 = 389 \text{ cm/sec}$.

Diese Übereinstimmung ist sehr gut, insbesondere, wenn man bedenkt, daß das in (4a) eingehende Trägheitsmoment J infolge des Pendels etwas kleiner als $Mr^2/2$ sein muß — denn im System (Teller + Pendel) ist durch das Pendel etwas mehr Masse im Zentrum des Systems lokali-

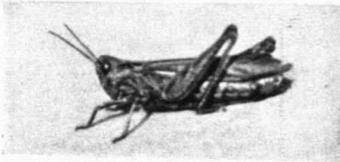
siert — und daher der obere \bar{v}_0 -Wert etwas (aber nicht viel) zu klein ausfallen muß. — Der Vergleich mit dem in Kapitel IV erhaltenen \bar{v}_0 -Wert erfolgt in Kapitel VII.

VI. Die Absprungkraft, ermittelt aus der Beinlänge.

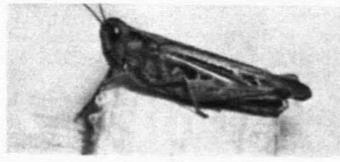
Für die Bestimmung der Absprungkraft muß der Weg, längs dem die Beschleunigung erfolgt, bekannt sein. Dieser ist bei der Heuschrecke gleich der Länge s der Hinterbeine (Femur und Tibia, Tarsen vernachlässigbar), die den Körper heben und fortschleudern. Mit Verlassen des Bodens geht die beschleunigte Bewegung in eine gleichförmig-verzögerte über.



a



b



c

Abb. 8a—c. *Stenobothrus biguttulus* — ♀. Vorbereitung zum Sprung. a Noch in Ruhe. b Hintertarsen unter den Körperschwerpunkt gezogen. c Kurz vor Absprung, Femur-Tibia-Gelenke dem Boden genähert.

Abb. 8a—c zeigt die Vorbereitung zum Sprung bei *St. biguttulus*. Die übrigen beobachteten Arten zeigten Gleiches. Im Moment des Absprungs liegt die Tibia dem Boden auf. Die Tarsen befinden sich direkt unter dem Coxalgelenk, so daß beim Fortschleudern des Tieres die ganze Beinlänge als „Beschleunigungsweg“ dient. Die von SPORN (1926) angegebene Beinhaltung beim Absprung — etwa der in unserer Abb. 8a entsprechend — ist gegenüber der hier beobachteten energetisch im Nachteil, ja schwer vorstellbar, weil der Körper auf dem Beschleunigungswege eine Kurve beschreiben müßte. Unter der Annahme, die Beschleunigung sei innerhalb der kurzen Strecke konstant,

folgt bei Benutzung des \bar{v}_0^2 aus dem Sprungweitenverfahren

$$P = \frac{1}{2} m \bar{v}_0^2 / s \text{ dyn.} \quad (5)$$

Die empirischen Daten wurden an 37 ♀ des Sprungweitenverfahrens gewonnen (getrenntes Ausmessen von Femur und Tibia). Es ergab sich der (auffallenderweise mit der Körpergröße ziemlich gut übereinstimmende) Mittelwert

$$\bar{s} = 2,182 \text{ cm.}$$

Unter Benutzung des \bar{v}_0 von (3b) und des mittleren Gewichts der 37 Tiere $\bar{m} = 0,216 \text{ g}$ folgt

$$P = 4143 \text{ dyn.} \quad (6)$$

LUDANY und WOLSKY (1935) fanden durch direkte Messungen an *isolierten* Beinen von Vertretern anderer Gattungen etwa doppelt so hohe Werte.

VII. Diskussion der bisherigen Ergebnisse.

Zur Erklärung der vielleicht hoch erscheinenden Streuungen der Versuchsergebnisse mag zunächst bedacht werden, daß die verschiedenen Versuche unter notwendigerweise nicht einheitlichen Außenbedingungen vorgenommen werden mußten. Ein gewisser Ausgleich wurde dadurch geschaffen, daß sich die Tiere vor dem Versuch dem jeweiligen Milieu mehrere Stunden hindurch adaptieren konnten.

Die beiden aus dem Sprungwaageverfahren ermittelten Werte $v_0 = 373$ bzw. 389 cm/sec stimmen vor allem deshalb so gut (s. S. 31) überein, weil beide am selben Tier beim gleichen Sprung, also im selben momentanen Milieu bestimmt wurden. Mußten diese Versuche, vor allem um jeden Luftzug auszuschalten, im geschlossenen Raum vorgenommen werden, so fanden die Sprungweitenversuche notwendig im Freien statt bei $17,8^\circ$ gegenüber $20-21^\circ$ der Zimmerversuche. Hier waren infolge der höheren Temperatur von vorneherein höhere v_0 -Werte zu erwarten, so daß man die unterschiedlichen Zahlen $373-389$ bzw. 289 cm/sec wohl als — innerhalb der nur schätzbaren Fehlerbreite — übereinstimmend betrachten kann. Den weiteren Versuchen werden die vermutlich genaueren Sprungwaagewerte zugrunde gelegt (20°). Zu bedenken ist auch, daß die von der Waage als absolut unbiologischem Milieu abspringenden Tiere hierfür vielleicht ihre Maximalkraft einsetzen. Da es hier nur auf die Größenordnung ankommt, ist der Wert

$E \approx 10^4$ erg ≈ 10 cm \cdot g bei 20° für ein Standardtier mit $G = 0,2$ g (7) einigermaßen zuverlässig. Dieses E wäre noch durch den Nutzeffekt zu dividieren, der auf der Reibung in den Gelenken usw. sowie auf dem Eigennutzeffekt des Muskels basiert. Letzterer dürfte dem des Säugermuskels (maximal 40%) nicht sehr nachstehen, ersterer ließe sich nur durch eine verwickelte Apparatur ermitteln (was versucht werden soll), ist aber wohl von geringerer Auswirkung. So kann man die wirklich von einem ♀ von $0,22$ g Gewicht bei 20° für Sprung (70 cm) verausgabte Energie auf wenig über $3 \cdot 10^4$ erg schätzen.

Die Sprungleistung ließe sich für jeden Sprung aus Sprungweite sowie Beinlänge und Gewicht des Tieres berechnen, doch erhielte man in unserem Falle kaum eine zusätzliche Information. Wertvoll wäre eine solche Rechnung nur bei Lokomotionsarten, bei denen die Zeit, während der die Bewegung erfolgt und die beim Sprung nur Bruchteile einer Sekunde beträgt, gut meßbar ist.

VIII. Die Sprungenergien verschieden großer Feldheuschrecken.

Methodik. Ein mit anderen in einem Glaskolben gehälteres Tier kriecht auf die Versuchsfläche, ein möglichst großes Stück festen,

ebenen Bodens, meist rauhen Betons. Berührt man die Heuschrecke nun leicht, so springt sie los. Während Absprung- und Landeplatz mit Kreide markiert werden, springt das Tier schon wieder. So folgen die ersten Sprünge in 5—10 sec Abstand aufeinander, 3—16 an der Zahl, im Mittel rund 10, ohne daß das Tier zwischendurch berührt wird („Initialserie“). Dann folgt eine *Pause* bis zu 30 sec, während der die Heuschrecke still sitzt, auch wenn man sie häufiger durch Berühren des Abdomens reizt. Nach dieser Pause folgt eine *Serie* von Sprüngen mit leicht verminderter Weite und in etwas größeren zeitlichen Abständen, hierauf eine neue *Pause*, der noch eine oder mehrere Serien, jeweils mit Zwischenpause, folgen können. Nur ausnahmsweise wurden die zeitlichen Abstände zwischen den Einzelsprüngen allmählich länger, ohne daß typische Pausen auftraten. — Die „Vorgeschichte“ der Tiere sowie die Witterungsdaten wurden protokolliert, die Sprungweiten auf 5 cm genau bestimmt.

Erste Versuchsreihe. Bei 87 Tieren wurden nur die Weiten der ersten 5 Sprünge gemessen; ihr Mittelwert stellt dann die maximale Sprungweite unter den gegebenen Bedingungen dar, da noch keine merkliche Ermüdung eintrat. Bei 20 weiteren Tieren wurden die ersten 10 Sprünge ausgemessen.

Zweite Versuchsreihe. Sie umfaßte 100 Tiere mit zusammen 2149 Einzelsprüngen. Jede Heuschrecke wurde solange „gehetzt“, bis trotz ständiger Reizung zwischen 2 Sprüngen Pausen von über 1 min Dauer auftraten. Ich ging dabei von der Annahme aus, daß die anfänglichen kurzen Pausen im wesentlichen durch Ermüdung einzelner Beinmuskeln bedingt sind, die aus dem Energievorrat rasch behoben werden kann, während bei längeren Pausen diese örtliche Ermüdung vorübergehend irreversibel zu sein scheint. Die hier gewählte Dauer von ≥ 1 min ist zwar willkürlich, indes ist die erste „größere“ Pause meist leicht erkennbar und dauert auch sehr oft länger (≥ 3 min). Durch dieses Hetzen bis zur Ermüdung kann die *Gesamtarbeit*, die große und kleine Heuschrecken hintereinander zu leisten vermögen, vergleichend betrachtet werden. Die *Gesamtzeit*, die bis zum völligen Ermüden (große Pause) verstreicht, ergibt ein Maß, wie schnell ein Tier die auf Grund seines Energievorrates mögliche Wegstrecke zurücklegt. Der Quotient Weg/Zeit ist eine der *Lokomotionsgeschwindigkeit* sich „kontinuierlich“ fortbewegender Tiere in gewissem Sinne vergleichbare Größe. Auskunft über die „maximale Lokomotionsgeschwindigkeit“ erhält man, indem man nur Weglänge und Zeitdauer der Initialserie betrachtet. Mittlere und maximale „Geschwindigkeit“ wurden gegen das Gewicht der Einzeltiere aufgetragen. Für Abb. 12 wurden ohne Berücksichtigung der Pausen je 5 aufeinanderfolgende Sprünge zu einer „Fünfsprungserie“ zusammengefaßt.

Fehlerquellen. Bei der zweiten Versuchsreihe wurde schon die Schwierigkeit genannt, im Einzelfalle trotz gründlicher Beobachtung des Tieres den „Zeitpunkt

völliger Erschöpfung“ zu ermitteln. Auch die Reizung des Tieres zum Sprunge birgt Fehlerquellen. Neben einer gelegentlichen Schockwirkung wäre vor allem eine Gewöhnung an den Berührungszreiz denkbar, doch dürfte diese aus den folgenden Gründen nicht von großem Einflusse sein: Zunächst trägt jede freie, unbewachsene Fläche für die Heuschrecke Reizcharakter. Oft springen die Tiere ohne zusätzliche Reizung so lange, bis sie den Grasrand der Versuchsfäche erreichen, und verhalten sich dann ruhig. Offenbar wird die „Flucht“ durch den optisch-taktilen Eindruck „verborgen“ beendet. Im Versuch würden sich also die Reize „Anstoß“ und „Milieu“ (Beton) addieren. Weiter kann das in den Pausen häufig beobachtbare Ausgestreckklassen der Beine, dazu ungeschicktes Landen und Flach-

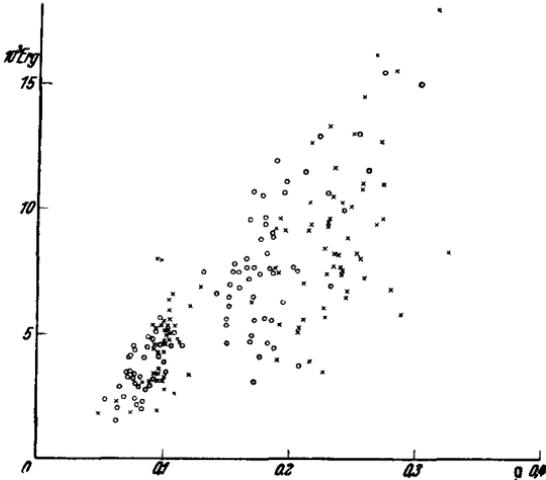


Abb. 9. Mittlerer Energieaufwand in erg je Absprung in der 1. Fünfsprungserie (Ordinate) gegen Gewicht des Einzeltieres (Abszisse). O Versuche 1949, x Versuche 1950.

Liegenbleiben — alles sich mit der Versuchsdauer steigend — wohl nur als Kennzeichen körperlicher Erschöpfung gewertet werden. Schließlich zeigten Versuche, daß bei Sprungpausen nicht eine Summation der Berührungszreize den nächsten Sprung auslöst, sondern daß die Pausendauer vorwiegend endogen bedingt zu sein scheint, was wieder auf Muskelermüdung hinweist. Eine gewisse zentralnervöse Beeinflussung wird allerdings stets vorhanden sein, zur Abschätzung ihres Ausmaßes aber liegen keinerlei Daten vor.

Ergebnisse. Die maximale Sprungenergie in Abhängigkeit vom Körpergewicht. In Abb. 9 ist als Ordinate die nach (2) berechnete Sprungarbeit E aufgetragen, wobei je Tier für w seine mittlere Sprungweite \bar{w} des ersten Teiles der Initialserie (1.—5. Sprung) und $\alpha = 54^\circ$ gesetzt wird. Abszisse ist das Tiergewicht G in Gramm. Man erkennt trotz aller Streuung, daß die E -Werte eine \pm linear steigende Punkteschar bilden; mindestens trifft dies für die höchsten Werte jeder Gewichtsklasse zu. Ist somit $E = G \cdot \text{konst.}$, so muß E/G , gegen G aufgetragen, einen waagerechten Punktestreifen liefern, was auch der Fall ist (Abb. 10). Wenn nun aber in

$$E = \frac{1}{2} \cdot G \cdot w / 0,8 \cdot \sin 2\alpha \quad (2)$$

E/G konstant ist, folgt sofort auch eine konstante, vom Körpergewicht unabhängige Sprungweite. Die Initialserie weist *konstante* „Lokomotionsgeschwindigkeit“ auf, die (s. oben) zugleich die maximale sein wird. Entsprechendes muß gelten für die *Sprunghöhe*; das der Abb. 10 ganz ähnliche Bild ist hier aus Raumgründen fortgelassen. (Eine gewisse energetische Überlegenheit der ♂ über die ♀ beim Jahrgang 1950 ist vielleicht auf den Eiballast der ♀ zurückzuführen.)

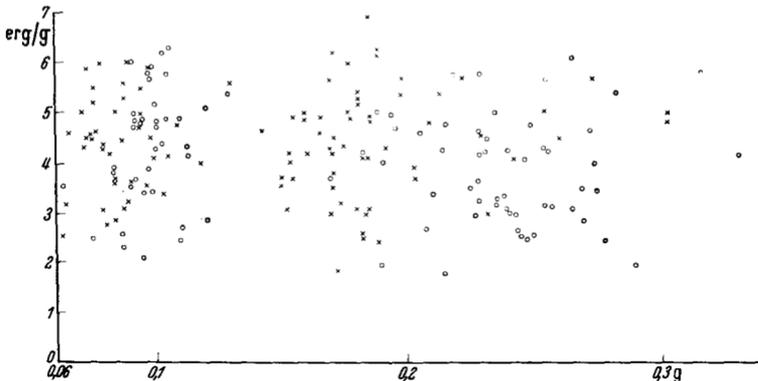


Abb. 10. Wie Abb. 9, nur Ordinate = Energieaufwand/Gewicht.

Daß auch bei gewichtsmäßig extrem differierenden Arten, die gute Springer sind, die Sprungweiten nur relativ kleine Unterschiede aufweisen, zeigt folgende Aufstellung:

Art	Gewicht g	Sprungweite cm	Autor
Floh	0,001	40	PEUS und eigene Untersuchungen
Heuschrecke . .	0,1	70	Eigene Untersuchungen
Känguruh . . .	100000	500	BREHM

Somit ein Sprungintervall von 1:12 gegenüber einem Gewichtsintervall von 1:10⁸.

Erschlossen aus der Initialserie ergibt sich also für verschieden große Feldheuschrecken innerhalb der Fehlerbreiten ein Parallelgehen zwischen Sprungenergie und Körpermasse.

IX. „Mittlere Lokomotionsgeschwindigkeit“, Ermüdung, Überlegungen zur Energiebilanz.

Energiebilanz. Es mag eine grobe Überschlagsrechnung vorangestellt werden. Schätzt man die Dauer der ersten 5 Sprünge einer Initialserie zu 20 sec, nimmt ferner für einen Sprung eines Tieres von 0,22 g bei 20⁰ einen Energieaufwand von $3,5 \times 10^4$ erg an, so würde 1 g Heuschrecke

(unter unveränderten Bedingungen) binnen 1 Std für seine Lokomotion die Energie $(5 \cdot 3600/20) \cdot (0,22^{-1}) \cdot (3,5 \cdot 10^4) \cdot (4,2 \cdot 10^{10}) = 0,0034 \text{ Cal}$ benötigen. Andererseits konsumiert 1 g Insekt (laut II. Mitteilung und auch anderen Autoren) zwischen rund 500 und 1500 (Fliegen) $\text{mm}^3 \text{ O}_2$ je Stunde, bei den Küchenschaben (vgl. VI) etwa $800 \text{ mm}^3/\text{g} \cdot \text{Std}$. * Rechnet man für Heuschrecken rund $10^3 \text{ mm}^3/\text{g} \cdot \text{Std} \text{ O}_2$, also $0,0016 \text{ g O}_2$ bei 20° , so hätte, weil bei Volloxydation der wichtigsten organischen Nährsubstanzen 1 g O_2 rund $3,33 \pm 0,04 \text{ Cal}$ liefert, die Heuschreckenmasse 1 g je Stunde rund $0,0016 \times 3,33 \approx 0,0053 \text{ Cal}$ zur Verfügung. Diese beiden allerdings groben Schätzwerte (0,0034 und 0,0053) erweisen sich somit als von etwa gleicher Größenordnung, und daran würde sich nichts Grundsätzliches ändern, wenn man z. B. den O_2 -Konsum auf 50% und den Nutzeffekt von $1/3,5$ auf $1/5$ verminderte. Es spielt also weder wie bei den Mikroorganismen (LUDWIG 1928) der Leistungszuwachs gegenüber dem Grundumsatz keine Rolle (1% oder weniger), noch bedeutete eine längere Sprungserie eine gewaltige Belastung des Energiehaushaltes. Vom Standpunkt der reinen Energiebilanz wäre also ein ständiges Umherspringen der Feldheuschrecken im Grase (das in Wirklichkeit kaum vorkommt) durchaus möglich. Treten (vgl. S. 34) Ermüdungserscheinungen auf, so müßten diese andere Ursachen haben. Zu Beginn des Kapitels VIII wurde beschrieben, wie die Heuschrecken aufeinanderfolgende, durch kleine Pausen getrennte Sprungserien ausführen, bis schließlich eine größere Pause eintritt („Erschöpfung“). Vom physiologischen Standpunkt wäre vielleicht anzunehmen, daß zunächst in den kleinen Pausen aus den Glykogenspeichern des Körpers Glukose mobilisiert wird, während in den längeren Pausen schon Depotfett in Kohlenhydrat umgewandelt werden muß. (Versuche zu dieser Hypothese sind geplant.)

Lokomotionsgeschwindigkeit. Daß sich (Kapitel VIII) für Heuschrecken eine von der Körpergröße unabhängige „Maximalgeschwindigkeit“ ergab, ist energetisch plausibel. Zwar geht bei den Insekten (vgl. Mitteilung II und VI sowie I. MÜLLER 1943) der O_2 -Konsum dem Kubus der Linearausdehnung parallel, doch müssen sich nach theoretischen Überlegungen LUDWIGS (I, S. 337f.) auch bei diesem Atmungstyp mindestens in bestimmten Fällen die kleinen Formen dieselben Absolutgeschwindigkeiten leisten können wie die großen, und ein solcher Fall ist das Springen, bei dem die physikalische Arbeit L^3 parallel geht, während bei gleitender Reibung (Laufen) der Exponent von L höher sein dürfte. Betrachten wir jetzt die „mittlere Lokomotionsgeschwindigkeit“ (totaler Weg zwischen Start und Erschöpfung, dividiert durch Gesamtzeit), so scheint Abb. 11 zu zeigen, daß sogar die kleineren Tiere absolut

* Inzwischen ergaben vorläufige Messungen (A. WILL) an *Stenobothrus* annähernd die gleichen Werte wie die Küchenschaben (750 cm^3).

schneller eine bestimmte Strecke zurücklegen als die größeren, wenn auch die Streuung ganz erheblich ist. Indes muß zu Abb. 11 bedacht werden, daß insbesondere die ♀ in ihrer Gesamtheit etwas kürzer

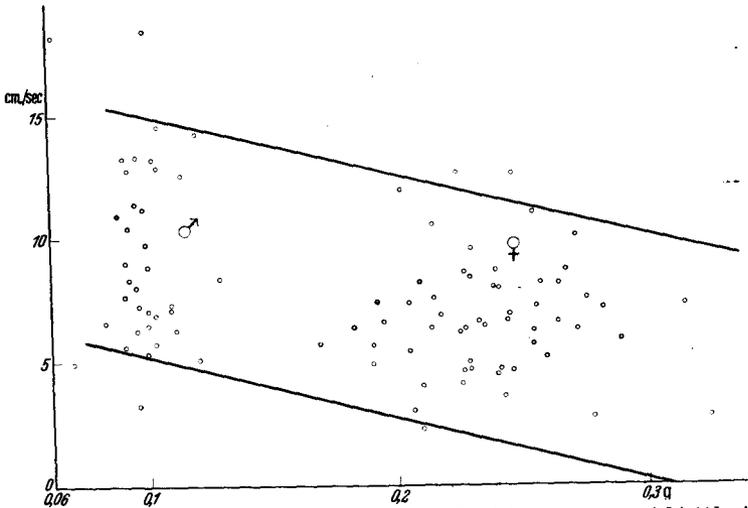


Abb. 11. „Lokomotionsgeschwindigkeit“ (s. Text, Ordinate) gegen Tiergewicht (Abszisse).

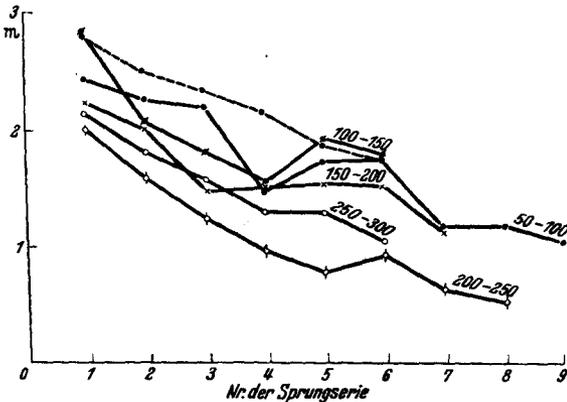


Abb. 12. Mittlere Länge (in Metern) des in den aufeinanderfolgenden Fünfsprungserien zurückgelegten Weges (Ordinate) gegen Nummer der Fünfsprungserie (Abszisse). „Ermüdung.“ Tiere in 5 Größenklassen geteilt. Die gestrichelte Linie entspricht den besten Springern der 50- bis 100-mg-Gruppe.

springen als die ♂, was zum Teil wohl sekundäre Gründe hat (Eiproduktion, Eiballast; höhere statische Anforderungen, nach v. BUDDENBROCK). Insgesamt folgt also keine konstante Relativgeschwindigkeit, auch kein Übergangstyp, sondern mindestens eine von der Körpergröße unabhängige *konstante Absolutgeschwindigkeit*, und das ergibt gleiche

Lokomotionsleistung relativ zur Körpermasse, möglicherweise sogar eine etwas größere Absolutgeschwindigkeit bzw. relative Leistung der kleineren Tiere.

Ermüdung. Ergänzend ist in Abb. 12 als Ordinate das Mittel des während jeder „Fünfsprungserie“ (Abszisse) zurückgelegten Weges aufgetragen, gesondert nach 5 Gewichtsklassen, von denen die ersten 2 nur ♂, die restlichen 3 nur ♀ umfassen (vgl. Abb. 11). Weil bei vielen Tieren schon am Ende der 6. Serie Erschöpfung eintritt, von da ab also nur die „besten Springer“ weiterhüpfen, zeigen die Linien Knicke. Diese treten nicht auf, wenn man (wie in Abb. 12 für die niedrigste Gewichtsklasse) nur die nach der 6. Serie weiterspringenden betrachtet. — Man erkennt erstens eine etwa gleichartige „Ermüdung“ für alle Gewichtsklassen, die (s. oben) später untersucht werden soll, und ferner, daß mit steigender Körpermasse die in der Abbildung betrachtete Weglänge sinkt, was wiederum für eine etwas größere relative Lokomotionsleistung der kleinen Tiere sprechen würde. Auch diese Versuche werden fortgesetzt, unter anderem nach genauer Feststellung des O₂-Konsums der betrachteten Heuschrecken.

Zusammenfassung.

Untersuchungen über das Sprungvermögen der Feldheuschreckengattung *Stenobothrus* (277 Individuen) ergaben:

1. Die *Sprungbahnen* stellen exakte ballistische Kurven dar, Körperbewegungen während des Sprunges haben auf ihre Form keinen wesentlichen Einfluß. Die Verkürzung der Wurfparabel durch den Luftwiderstand beträgt 20%, der mittlere Absprungwinkel 54°.

2. Die *Sprungweite* eines ♀ vom mittleren Gewicht 0,22 g beträgt bei etwa 20° im Mittel 0,6 m, mit einem Maximum von 1,2 m. Durch einen Absprungwinkel nahe 45° erzielen die Tiere auf ebener Fläche optimale Sprungweite.

3. Einem solchen „Standardsprung“ entspricht ein physikalischer *Energieaufwand* von rund 10⁴ erg, mit nicht erheblicher empirischer Fehlerbreite. Unter Rücksicht auf den Nutzeffekt dürfte die von einem Tier je Sprung aufgewendete Energie etwas mehr als das 3fache dieses Betrages ausmachen. Als Absprungkraft errechnet sich je Sprung rund 4000 dyn.

4. Im groben verhalten sich große und kleine Vertreter der untersuchten Arten isometrisch (Abb. 2), obgleich die großen ausschließlich ♀, die kleinen ausschließlich ♂ sind.

5. Die „maximale Lokomotionsgeschwindigkeit“, gemessen an der ersten „Fünfsprungserie“, ist bei kleinen und großen Tieren innerhalb der Fehlerbreite *absolut* gleich, ja bei den kleineren Vertretern sogar (mindestens teilweise vermutlich aus sekundären Gründen) etwas größer. Ent-

sprechendes gilt für eine „mittlere Lokomotionsgeschwindigkeit“. Überschlagsmäßig würde dauerndes Springen vom Standpunkt der O₂-Bilanz keine außergewöhnliche Belastung bedeuten. Die beobachteten „Ermüdungserscheinungen“ beruhen offenbar auf der zu langsamen Mobilisierung gespeicherter Energien. Diese Versuche werden fortgesetzt.

6. Bei allen guten Springern des Tierreichs (Floh — Känguruh) scheint größenordnungsmäßig die Sprungleistung massenproportional zu sein.

Herrn Dipl.-Math. R. WARTMANN, Notgemeinschaftsassistent am Zoologischen Institut (Heidelberg), bin ich für seine große Hilfe sehr zu Dank verpflichtet. Ferner danke ich Herrn Prof. RAUH für die leihweise Überlassung photographischer Geräte, Herrn Mechanikermeister Stoll (Physiologisches Institut) für den Bau der Sprungwaage und Herrn stud. JANDER für die Bestimmung der Heuschreckenarten.

Literatur.

- BERTALANFFY, L. v.: Theoretische Biologie, Bd. 2. Berlin 1942. — BREHM, A. E.: Illustriertes Tierleben. Hildburghausen 1865. — BUDDENBROCK, W. v.: Über kinetische und statische Leistungen großer und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwiss. **22**, 675 (1934). — Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2. Aufl., Bd. 2. Berlin 1939. — GALILEI, G.: Unterredungen und mathematische Demonstrationen über zwei neue Wissensgebiete, die Mechanik und die Fallgesetze betreffend. 1638. Deutsch in OSTWALDS Klassiker. HANDLIRSCH, A.: Saltatoria. In KÜKENTHAL, Handbuch der Zoologie, Bd. IV/2 (1). 1936. — HOESSLIN, H. v.: Über die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Größe der Körperoberfläche. Arch. f. Physiol. 1888. — JACOBS, W.: Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol. **7**, 169 (1950). — LUDÁNY, G. v., u. A. WOLSKY: Vergleichende dynamometrische Untersuchungen an Sprungbeinen von Orthopteren. Z. vergl. Physiol. **22**, 268 (1935). — LUDWIG, W.: Der Betriebsstoffwechsel bei *Paramecium caudatum*. Arch. Protistenkunde **62**, 12 (1928). — Zur Theorie der Konkurrenz. In Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (KLATT-Festschrift) S. 516—537. Leipzig 1950. MÜLLER, I.: Zur Gesetzlichkeit des Wachstums. Die Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße bei *Dixippus*. Z. vergl. Physiol. **30**, 139 (1943). — PEUS, F.: Flöhe. In Monographien zur hygienischen Zoologie. 1938. — POLKE, A.: Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit. Nat.-Math. Fak. Mainz 1948. — RENSCH, B.: Histological changes correlated with evolutionary changes of body size. Evolution **2**, 218 (1948). — SPORN, E.: Einiges über Sprung und Anspruch zum Fluge bei Insekten. Roux' Arch. **107**, 400 (1926).