

Stoffwechsel und Bewegung

WERNER NACHTIGALL

Zoologisches Institut der Universität München

ABSTRACT: Metabolism and locomotion. The physiology of movement and of metabolism involves concepts such as energetics, energy consumption and energy balance. Investigations on the mechanics of the swimming of water beetles, protozoans and fish, the jumping of grasshoppers, or the flying of insects and humming birds present results and questions which indicate that satisfactory explanations require the application of methods and techniques of these two fields of research. A combination of both approaches and closer interdisciplinary cooperation is suggested.

EINLEITUNG

Bewegungsphysiologie und Stoffwechselphysiologie verzahnen sich in den Begriffen „Energetik“, „Energiehaushalt“, „Energiebilanz“. Für den Bewegungsphysiologen ist die Energetik das letzte Glied in der Kette: Funktionelle Morphologie → Kinetik → Dynamik → Energetik, einer Kette, die gleichzeitig den Gang seiner Untersuchungen kennzeichnet. Alle morphologischen, kinematischen und dynamischen Einzelanpassungen und Gütegrade (NACHTIGALL 1963) zum Beispiel eines Bewegungsapparates, treten in einer günstigen Energiebilanz gemeinsam zutage. Eine günstige Energiebilanz bedeutet, daß für die betrachtete Funktion ein möglichst geringer Bruchteil von der insgesamt verfügbaren Energie ausgegeben wird, so daß ein möglichst großer Energierest für andere Körperprozesse – z. B. Wachstum – übrigbleibt. Auf die Größe der insgesamt verfügbaren Energie schließt man im allgemeinen aus Respirationsmessungen mit dem Warburg-Apparat. Diese stoffwechselphysiologischen Messungen können nun mit den oben genannten „biotechnischen“ Messungen kombiniert werden. Daraus ergibt sich die Stellung einer bewegungsphysiologischen Funktion – Flug, Schwimmen, Sprung etc. – im gesamten Energiehaushalt. Sie interessiert den Bewegungs- und Stoffwechselphysiologen in gleicher Weise, zumal Körperbewegungen vielfach den Hauptanteil der verfügbaren Energie verschlingen. Unter diesem Gesichtspunkt seien einige Ergebnisse und Probleme diskutiert.

ERGEBNISSE

Der Wasserkäfer *Acilins sulcatus* (Dytiscidae) besitzt hochspezialisierte Ruderbeine mit abgeflachten Gliedern und starkem Schwimmhaarbesatz. Die Ruderfläche

wird dadurch stark vergrößert. Die Flächeneinheit der Schwimmhaare leistet trotz der relativ lockeren Haarverteilung 54 % des Schubs einer festen Fläche. Beim Ruder Schlag spreizen sich die Haare selbsttätig; das Bein wird von der Breitseite angeströmt und gestreckt nach hinten geschlagen. Beim Vorzug legen sie sich vollständig zusammen; das Bein wird von der Schmalkante angeströmt und der Körperunterseite angeschmiegt nach vorne gezogen. Infolge der günstigen Morphologie und zweckmäßigen Kinematik arbeitet das Bein mit hydromechanischen Einzelwirkungsgraden bis etwa 0,9. (Der Wirkungsgrad ist der Quotient aus abgegebener und zugeführter Leistung; sein idealer Grenzwert ist 1.) Der Gesamtwirkungsgrad des Beinmotors kann bis auf 0,7 ansteigen. Mit steigender Schwimmgeschwindigkeit steigen die Wirkungsgrade: größere eingesetzte Kraft wird also besser ausgenutzt (NACHTIGALL 1960). Die günstigen Wirkungsgrade bedeuten eine gute Energieausnutzung. Der Gesamtwirkungsgrad für den Übergang von chemischer Energie in Vortriebsarbeit ist immerhin größer als 0,1. Es fragt sich nun, wieviel von der verfügbaren Energie bei verschiedenen Schwimmgeschwindigkeiten ausgegeben wird. Aus methodischen Gründen konnte nur der Ruheumsatz als Bezugsgröße gemessen werden. Er beträgt stündlich durchschnittlich $0,137 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ für den 1,7 cm langen Käfer bei einem RQ von 0,85; dem entsprechen $0,666 \text{ cal/h/Tier}$. Berechnet man nun die für verschiedene Schwimmgeschwindigkeiten ausgegebene Energie, also den Arbeitsumsatz, so zeigt sich, daß dieser bei den Geschwindigkeiten des „täglichen Lebens“ überraschenderweise verschwindend klein gegen den Ruheumsatz ist: bei 3 cm/sek beläuft er sich auf 0,17 % des Ruheumsatzes, bei 7 cm/sek auf 2 %. Schneller schwimmt *Acilius* nur beim Beutefang oder beim Verfolgen des Weibchens: bei 20 cm/sek ist der Arbeitsumsatz 50 % des Ruheumsatzes, bei 25,7 cm/sek ist er gleich groß. Auf der Flucht kann *Acilius* Geschwindigkeiten von 30 cm/sek, kurzfristig sogar 50 cm/sek erreichen. Dann steigt der Arbeitsumsatz auf das 1,5fache bzw. 6,8fache des Ruheumsatzes. Mit einer Steigerung der Atemaktivität auf das Doppelte, die wohl erreicht werden kann, könnte *Acilius* über längere Zeit mit hoher Geschwindigkeit schwimmen. Lediglich die größte Fluchtgeschwindigkeit wird nur sekundenlang durchgehalten.

Körperform, Bewegungsorgane und Bewegungsweisen sind also so gut spezialisiert und wirken auf eine so günstige Art zusammen, daß die für die Lokomotion des „täglichen Lebens“ verausgabte Energie im gesamten Energiehaushalt nicht ins Gewicht fällt. Im Notfall kann jedoch eine große Energie für blitzschnelles Schwimmen eingesetzt werden, die durch die Leistungsfähigkeit der Ruderorgane gut ausgenutzt wird.

Acilius hat sich also sichtlich auf eine energetisch außerordentlich günstige Lokomotionsform spezialisiert, die ihm normalerweise keine wesentliche Umsatzsteigerung abverlangt – wozu er wegen seiner Atemtechnik auch keineswegs imstande wäre –, die ihn aber gleichwohl befähigt, notfalls kurzfristig große Energien in kurzen Zeiten umzusetzen, das heißt also große Leistungen abzugeben. Bei diesem Beispiel erlaubten die bewegungsphysiologischen Methoden nur Aussagen über die Güte des Bewegungsapparats selbst. Durch die Kombination mit stoffwechselphysiologischen Methoden lassen sich darüber hinaus Aussagen machen über Bedeutung und Güte des Lokomotionsprinzips für den Gesamtorganismus. Das damit erkannte Prinzip der Wasserkäfer, die Lokomotionsarbeit für normales Dauerschwimmen verglichen mit der insgesamt verfügbaren Energie verschwindend klein zu halten, ist ein Extremfall. Der

andere Extremfall findet sich zum Beispiel bei ausdauernd laufenden Säugern, bei denen die Lokomotionsarbeit über $\frac{2}{3}$ des täglichen Gesamtumsatzes verschlingen kann (nach HEMPEL 1952). Bei wandernden Insekten dürfte der Gesamtanteil noch höher sein. Im übrigen läßt sich unter der Annahme, daß auch die Wasserkäfer massenproportional atmen (vgl. KITTEL 1941) berechnen, daß die Energiebilanz für kleinere Wasserkäfer noch wesentlich besser ist. Bei der durchschnittlichen Fluchtgeschwindigkeit auf wiederholte Reizung ist für *Acilius* (17 mm lang) der Arbeitsumsatz gleich dem Ruheumsatz, für die kleinen Colymbetini (Dytiscidae; 4–6 mm lang) beträgt er nur 30% bis 15%, und für die kleinsten Formen der Hydroporini (Dytiscidae; 2 mm lang) gar nur 10% bis 2,5%. Dem entspricht die Beobachtung. Die kleinsten Käfer schwimmen fast pausenlos nahe ihrer Maximalgeschwindigkeit. Das können sie sich energetisch leisten, obgleich der Widerstandsbeiwert ihrer Rümpfe und die Morphologie und Kinematik ihrer Ruderorgane hydromechanisch wesentlich ungünstiger sind.

Durch ähnliche Kombination verschiedener Methoden hat W. LUDWIG (1930) die Energiebilanz von *Paramecium* bestimmt. Ein *Paramecium* von 200 μ Länge verbraucht stündlich $4 \cdot 10^{-6}$ cm³ O₂ und hat folglich stündlich $2 \cdot 10^{-8}$ cal zur Verfügung. Für die Lokomotion gibt es im Durchschnitt $0,95 \cdot 10^{-12}$ cal/h, maximal $0,86 \cdot 10^{-11}$ cal/h aus. Trotzdem der Gesamtwirkungsgrad der Cilienbewegung nur 0,05 beträgt, wird im Durchschnitt lediglich 1%, bei Maximalgeschwindigkeit 8% der insgesamt verfügbaren Energie für die Lokomotion ausgegeben. Die Energetik bringt also ganz entsprechende Werte wie für den Wasserkäfer *Acilius*. Die Dynamik zeigt aber, daß die Werte auf verschiedene Weise zustande kommen: *Acilius* arbeitet mit hohen Wirkungsgraden, aber die verfügbare Energie ist relativ klein. *Paramecium* arbeitet dagegen mit sehr schlechten Wirkungsgraden – 99,5% der eingesetzten Arbeit gehen durch den Energieselbstverbrauch des Cilienmotors verloren –, dafür ist aber die zur Verfügung stehende Energie relativ außerordentlich groß. Auch hier sind für eine Gesamtaussage beide Methoden nötig. Ohne Kenntnis der Energetik könnte man sagen, die Schwimmechanik von *Paramecium* ist außergewöhnlich schlecht, das Infusor kann sich „gerade noch“ fortbewegen. Tatsächlich aber braucht infolge des Überangebots von Energie die Energieausnutzung gar nicht „hochgezüchtet“ zu sein. Ein Bewegungsapparat mit schlechtester Dynamik sichert bereits vollkommen die lebensnotwendige Ortsbewegung.

HEMPEL (1952) hat den Energieaufwand beim Sprung der Feldheuschrecken bestimmt. Er fand, daß die Gattung *Stenobothrus* in der Ruhe 0,7 cm³ O₂ pro Stunde pro Gramm Tier verbraucht; dem entsprechen 3,7 cal/g/h. Der Energieaufwand pro Sprung beträgt bei einem 0,22 g schweren Weibchen von *Stenobothrus* etwa $3,5 \cdot 10^4$ erg, wenn ein totaler Wirkungsgrad von 0,4 angenommen wird. Für andauerndes Springen läßt sich ein Energieaufwand von 3,4 cal/g/h berechnen. Während des Springens ist also der Arbeitsumsatz angenähert gleich dem Ruheumsatz. Die Stoffwechselintensität verdoppelt sich, ganz so wie beim schnellen Schwimmen von *Acilius*. Nach der Stoffwechselformel stellt also auch das Springen, dessen Energieaufwand ziemlich hoch erscheint, keine außergewöhnlichen Anforderungen an den Energiehaushalt des Tieres.

Vom Taumelkäfer *Gyrinus natator* liegt eine Analyse der Dynamik seines Ruderapparats vor (NACHTIGALL 1961). Die papierdünn abgeflachten Ruderbeine mit ihren automatisch nach dem Strömungsdruck sich einstellenden Schwimmblättchen be-

wegen sich mit 50 und mehr Schlägen pro Sekunde (!) und stellen einen extrem gut arbeitenden Vortriebsapparat dar. Es ist der beste nach dem Widerstandsprinzip arbeitende Schuberzeuger, der bisher im Tierreich gefunden worden ist. Beim Schlagen im Stand erreicht er hydrodynamische Teilwirkungsgrade von 0,96 (!) und 0,87 sowie einen Gesamtwirkungsgrad von 0,84. Er übertrifft damit die Werte für vergleichbare technische Gebilde, nämlich Ruder und Schaufelräder, weitaus. Leider fehlen neben anderen Daten auch respiratorische Messungen an *Gyrinus*, so daß keine Aussagen darüber gemacht werden können, wie stark die dynamisch hervorragend arbeitenden Beinruder von *Gyrinus* seinen Energiehaushalt nun wirklich belasten. Da er sehr ausdauernd und außerordentlich rasch auf der Wasseroberfläche schwimmen kann, wäre das von besonderem Interesse. Ganz entsprechende Verhältnisse finden sich bei den Fischen. Über die Schwimmdynamik von Fischen aus stehenden Binnengewässern sind wir durch die sorgfältigen Untersuchungen von OHLMER (1963) gut informiert. Über ihre Energetik läßt sich mangels stoffwechselphysiologischer Daten noch nichts sagen.

Umgekehrt existieren ausführliche Respirationsmessungen von fliegenden Insekten. H. W. LUDWIG (1961, 1963), BEINBRECH (1962) und ZEBE (1954) haben gefunden, daß der Arbeitsumsatz mehr als das 100fache des Ruheumsatzes betragen kann. Der Maikäfer *Melolontha melolontha* verbraucht zum Beispiel in Ruhe 0,36 cm³ O₂ pro Gramm pro Stunde, im Flug jedoch 39,7. Hier könnten nun bewegungsphysiologische Untersuchungen zur Flugdynamik Auskunft geben über die Verwertung und Ausnutzung der großen eingesetzten Energie durch den Flugapparat. Erste Ansätze dazu finden sich bei WEIS-FOGH & JENSEN (1956). Die Energie der Flügelbewegung der Heuschrecke *Schistocerca gregaria* wird nur zu einem sehr kleinen Teil in Wärme umgewandelt. Rund 85% werden als „elastische Energie“ im Relisin gespeichert, das ein – analog dem Gummi – durch Querverbindungen vernetztes Protein darstellt und die beweglichen Teile der Flügelaufhängung bildet. Bei den LUDWIGSchen Untersuchungen zeichnen sich zwei Gruppen ab. In der ersten liegt der Steigerungsgrad bei 100, in der zweiten zwischen 14 und 26. Es ließen sich bisher keine Beziehungen dieser beiden Gruppen zu Flügelschlagfrequenz, Körpergröße, Stoffwechseltyp (Kohlenhydrat- oder Fettverwerter) und systematischen Gruppen finden. Auch hier könnten bewegungsphysiologische Messungen weiterführen, da durchaus wahrscheinlich ist, daß die beiden Gruppen jeweils irgendwelche gemeinsamen flugbiophysikalischen Parameter besitzen.

Besonders interessant sind extreme Lokomotionsformen, bei denen man nach stoffwechselphysiologischen Messungen annehmen kann, daß sie energetisch „gerade noch“ zu bestreiten sind. Es läßt sich erwarten, daß die Natur dabei alle Mittel aufbietet, die Dynamik der Bewegung und damit die Energieausnutzung „hochzuzüchten“. Die Biophysik solcher Bewegungen müßte daher besonders reizvoll zu untersuchen sein. Ein Beispiel bildet der Schwirrflug der Kolibris. Kolibris haben einen sehr hohen Grundumsatz – 15mal größer als die Taube, 100mal größer als der Elefant. Sie können darüber hinaus ihren energetisch aufwendigen Schwirrflug anscheinend „gerade noch“ durch andauernde Nahrungsaufnahme aufrechterhalten (PEARSON 1950). Die während eines Tages aufgenommene Nahrung reicht weiterhin nicht einmal dazu aus, während der Nacht den Ruheumsatz des Tages aufrechtzuerhalten. Kolibris

verbringen deshalb die Nacht in einer Art „Winterschlaf“. Die Körpertemperatur nähert sich der Umgebungstemperatur; der Ruheumsatz sinkt von etwa $13 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g}/\text{h}$ tagsüber auf $8 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g}/\text{h}$ 20 Minuten nach Einbruch der Nacht und auf weniger als $1 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/\text{g}/\text{h}$ um Mitternacht. Bei der gleichschweren Zwergspitzmaus *Sorex cinereus* bleibt dagegen der Ruheumsatz konstant; ihre Lokomotion belastet den Energiehaushalt sichtlich nicht so sehr. Der Arbeitsumsatz der Kolibris kann beim reinen Schwirrflyg höchstens 6mal so groß werden wie der Ruheumsatz. ($6\frac{1}{2}$ fache Steigerung erreicht aber auch der 6000mal schwerere Mensch beim Dauerlauf.) Auch das spricht für die Notwendigkeit einer hochgezüchteten Flugdynamik. Es führen also Stoffwechseluntersuchungen manchmal geradezu notwendigerweise zu Problemen, die den Bewegungsphysiologen außerordentlich interessieren müssen. In solchen Fällen hat das „Minimalprinzip“ unbedingt einen heuristischen Wert: Es lohnt sich, bei der Bewegungsuntersuchung gerade solche Phänomene unter die Lupe zu nehmen, bei denen eine besonders verlustarme Energieumsetzung zu erwarten ist. VON HOLST (1943) hat diesen Gesichtspunkt schon bei der Untersuchung des Vogelflugs genannt.

So verzahnen sich die Fragestellungen der Stoffwechsel- und Bewegungsphysiologen, die ja letztlich gemeinsame Probleme von verschiedenen Ausgangspunkten her angehen. In der Humanphysiologie und Arbeitsmedizin ist die Kombination selbstverständlich, wie die zahlreichen Untersuchungen über Arbeitsleistung und Stoffwechselsteigerung bei verschiedenen Tätigkeiten des Menschen zeigen. Mit den angeführten Beispielen habe ich versucht, die Notwendigkeit einer solchen Kombination auch für die Fragestellung der Tierphysiologen aufzuzeigen und eine verstärkte Zusammenarbeit anzuregen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Fragestellungen des Stoffwechselphysiologen und des Bewegungsphysiologen verzahnen sich in den Begriffen „Energetik“, „Energiehaushalt“, „Energiebilanz“. An Ergebnissen und offenen Problemen der Schwimmmechanik von Wasserkäfern, Protozoen und Fischen, des Heuschreckensprungs, sowie des Insekten- und Kolibri-flugs wird zu zeigen versucht, daß für endgültige Aussagen die eine Methode nicht ohne die andere auskommt.
2. Eine Kombination der Methoden und verstärkte Zusammenarbeit der Disziplinen wird angeregt.

ZITIERTE LITERATUR

- BEINBRECH, G., 1962. Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit. Univ. Heidelberg.
 HEMPEL, G., 1952. Die Energetik des Feldheuschreckensprungs. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 26.
 HOLST, E. v., 1943. Über „künstliche Vögel“ als Mittel zum Studium des Vogelfluges. *J. Ornithol.* **91**, 406–447.
 KITTEL, A., 1941. Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße. *Z. vergl. Physiol.* **28**, 533–562.
 LUDWIG, W., 1931. Zur Theorie der Flimmrbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). *Z. vergl. Physiol.* **13**, 397–504.

- LUDWIG, H. W., 1961. Der Sauerstoffverbrauch fliegender Coleopteren. *Verh. dtsh. zool. Ges.* Bonn 1960, 96–99.
- 1963. O₂-Konsum und RQ fliegender Insekten. *Verh. dtsh. zool. Ges.* Wien 1962, 355–359.
- NACHTIGALL, W., 1960. Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. *Z. vergl. Physiol.* **43**, 48–118.
- 1961a. Funktionelle Morphologie, Kinematik und Hydromechanik des Ruderapparats von *Gyrinus*. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 193–226.
- 1961b. Dynamics and Energetics of swimming in water-beetles. *Nature, Lond.* **190**, 224–225.
- 1964. Die Schwimmmechanik der Wasserinsekten. *Ergebn. Biol.* **27**, 39–78.
- OHLMER, W., 1963. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Körperform und Bewegungsmedium bei Fischen aus stehenden Binnengewässern (im Druck).
- PEARSON, O., 1950. The Metabolism of Hummingbirds. *Sci. Amer.* **52**, 145–152.
- WEIS-FOGH, T. & JENSEN, M., 1956. Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. (B)* **239**, 415–458.
- ZEBE, E., 1954. Über den Stoffwechsel der Lepidopteren. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 290–317.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag NACHTIGALL

WIESER: Nach den neuesten Untersuchungen von LASIEWSKI fallen Kolibris nur dann in einen Zustand der Starre, wenn die Energiereserven gering sind. Untersuchungen an Tieren, die sowohl anaerob wie aerob leben können und in beiden Medien dieselben Bewegungsgeschwindigkeiten zeigen, könnten für die Aufklärung der Beziehungen zwischen Stoffwechsel und Aktivität von Bedeutung sein. Hier wäre z. B. an Nematoden zu denken.

KRÜGER: Der von mir verlesene Vortrag des Herrn NACHTIGALL schneidet das außerordentlich wichtige Problem des Wirkungsgrades der Mechanismen lebender Organismen an, das nur durch exakte quantitative Untersuchungen erfaßt werden kann. Eigene Arbeiten über den Stoffwechsel von *Arenicola*, über die ich in Kürze berichte, haben mich auf dieses wichtige Problem geführt.