

auch für eine Erklärung der Zweikernigkeit der Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* zugrunde gelegt habe. In der Amitose dürften wir dann gewissermaßen eine überstürzte Teilung des Kerns erblicken, die vielleicht erst durch einen bei der Bestäubung erfolgenden Anreiz erfolgt.

Zum Schlusse möchte ich noch angeben, daß die Beobachtungen an bestäubten Griffeln von *Lilium Martagon* angestellt waren. Die Bestäubung war 6, 12 und 18 Stunden vor der Fixierung erfolgt. Fixiert wurde mit Chromessigsäure, geschnitten 5 und 10 μ dick, gefärbt mit Safranin-Wasserblau 6 B.

Tafelerklärung.

Lilium Martagon.

Abb. 1. Oberflächenschnitt durch die Epidermis des Griffelkanals. Fast sämtliche Zellen enthalten zwei Kerne oder Amitosen. Vergr. 250.

Abb. 2. Längsschnitt durch den Griffelkanal. Schleimepidermis sichtbar. Größenverhältnis der Drüsenzellenkerne und der Kerne des Griffelgewebes. Vergr. 250.

Abb. 3—14. Amitosen in den Epidermiszellen des Griffelkanals. Vergr. 1500.

Bemerkungen zur Frage über die Ernährung der Wassertiere.

Von Alexander Lipschütz, Bern.

I.

Bis vor kurzem wurde ziemlich allgemein angenommen, daß in der Ernährung der Wassertiere ähnliche Beziehungen herrschen wie in der Ernährung der Landtiere: daß die kleinen Planktonalgen die Produzenten organischer Stoffe sind und von den Tieren des Planktons gefressen werden, die selbst wieder größeren Tieren als Nahrung dienen. Vor etwa zehn Jahren hat Pütter¹⁾, gestützt auf eine große Reihe von Berechnungen und auf eigene Versuche, den Nachweis zu führen versucht, daß diese Auffassung falsch sei. Pütter wies darauf hin, daß im Verdauungskanal der Wassertiere sehr wenig, häufig gar keine geformte Nahrung gefunden wird. Auch sei der Gehalt des Seewassers an Plankton so gering, daß das Plankton unmöglich hinreichen könnte, um den Bedarf der Wassertiere an Nährstoffen zu decken. Alle Gewässer, auch das Seewasser, enthalten aber eine gewisse Menge von organischen Stoffen in Lösung. Pütter glaubte darum annehmen zu können, daß sämtliche Wassertiere die im Wasser gelösten organischen

1) Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909. — Vergleichende Physiologie. Jena 1911. — Der Stoffwechsel der Kieselschwämme. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XVI, 1914.

Verbindungen in ihrem Stoffhaushalt verwerten. Diese gelösten organischen Verbindungen stammen nach Pütter aus der Lebenstätigkeit der Algen. Pütter bestreitet allerdings nicht, daß auch die geformte Nahrung eine Rolle für die Wassertiere spielen, ja unentbehrlich für manche Formen sein könnte. Quantitativ kommt jedoch nach Pütter vor allem diejenige Nahrung in Betracht, die den Wassertieren in Form von gelösten organischen Verbindungen geboten wird. Pütter hat seine Auffassung auch auf die Fische übertragen und sie hier durch eine Reihe von Versuchen zu stützen versucht. Bezüglich aller Einzelheiten, die der Pütter'schen Theorie zugrunde liegen, muß auf die Arbeiten von Pütter verwiesen werden.

Die Auffassung von Pütter hat eine Reihe von Einwänden erfahren, die ich vor mehreren Jahren in einer zusammenfassenden Arbeit kritisch zu behandeln versucht habe²⁾. Prinzipiell kann die Möglichkeit nicht bestritten werden, daß die Wassertiere die im Wasser gelösten organischen Stoffe verwerten. Es ließen sich jedoch Einwände gegen die einzelnen Grundlagen der Theorie erheben. Vor allen Dingen kommt hier in Betracht, daß unsere Kenntnisse über den Nahrungsbedarf der Wassertiere noch sehr unvollkommen sind und daß die Werte für den Stoffverbrauch, die im Experiment gewonnen werden, keinesfalls die Größe des wirklichen Stoffverbrauches in der freien Natur anzeigen. Gelegentlich einer Reihe von Versuchen an Fischen³⁾, die ich vor acht Jahren auf Anregung von Pütter ausgeführt habe, konnte ich zeigen, wie sehr der Verbrauch durch die Versuchsbedingungen in die Höhe geschraubt werden kann. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Angaben, welche von den Autoren auf Grund von Atmungsversuchen an Wassertieren über die Höhe des Stoffverbrauches derselben gemacht wurden, weit über den wirklichen Verbrauch der Wassertiere in der freien Natur hinausgehen.

Ebenso unvollkommen sind auch unsere Kenntnisse über den Gehalt der Gewässer an Plankton. Es unterliegt nach den Untersuchungen von Lohmann⁴⁾ gar keinem Zweifel, daß der Gehalt der Gewässer an Plankton je nach der Jahreszeit ganz außerordentlichen Schwankungen unterliegt. Sehr groß sind natürlich auch die örtlichen Verschiedenheiten im Planktongehalt der Gewässer. Es ist also unzulässig, bei der Behandlung der Frage, welche eine Menge von Nährstoffen Wassertieren in Form

2) Lipschütz, Die Ernährung der Wassertiere durch die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer. Ergebnisse der Physiologie, Bd. XIII, 1913.

3) Lipschütz, Zur Frage über die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910. Vgl. S. 84 u. 85.

4) Lohmann, Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütter's Untersuchungen hierüber. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 2, 1910.

von Plankton zur Verfügung steht, ganz allgemein von dem Planktongehalt der Gewässer zu sprechen. Diese Frage muß für jede einzelne Lebensgemeinschaft gesondert behandelt werden. Lohmann⁵⁾ hat ferner gezeigt, daß man mit dem Planktonnetz immer nur ein „Teilplankton“ fängt, nicht das „Gesamtplankton“, zu welchem auch Formen gehören, die durch die Maschen der feinsten Netze hindurchgehen. Diese Formen können durch Filtrieren oder Zentrifugieren des Wassers gewonnen werden. Es ist das „Nanoplankton“ oder das „Zwergplankton“, das vielleicht eine große Rolle in der Ernährung vieler im Wasser lebenden Formen spielt. Befunde von Lohmann, Murray, Woltereck, Dieffenbach, Sachse und Einar Naumann⁶⁾ sprechen in dieser Richtung. Auch die Bakterien kämen nach Lohmann als Nahrungsquelle in Betracht.

Auch die Frage, inwiefern von den Befunden von Nahrung im Verdauungskanal der Wassertiere auf die Art ihrer Ernährung geschlossen werden darf, ist nicht so einfach zu beantworten. Ein wichtiges Moment, das niemals aus dem Auge gelassen werden darf, ist hier die Tatsache, daß viele Wassertiere „Gelegenheitsfresser“ sind. Die Erfahrung hat gezeigt, daß die Wassertiere eines sehr weitgehenden Hungers fähig sind. Fische können, wie ich am Aalmoné gezeigt habe, zwei Drittel und sogar mehr von ihrem Brennwert im Hunger einbüßen⁷⁾. Es ist auch sichergestellt, daß bei den Fischen periodisch Hungerzeiten wiederkehren. Es sei hier vor allem auf die bekannten Befunde von Miescher am laichenden Rheinlachs hingewiesen. Reibisch hat ferner gezeigt, daß bei den Schollen der Ostsee die periodischen Schwankungen des Ernährungszustandes nicht allein auf das Laichgeschäft zurückzuführen sind, da auch die jüngeren, nicht geschlechtsreifen Tiere den periodischen Wechsel von gutem und schlechtem Ernährungszustand mitmachen. Von Bedeutung ist auch die Tatsache, daß die Intensität des Stoffwechsels während des Hungers sehr stark abnimmt, so daß während eines relativen Nahrungsmangels der hungernde Organismus den veränderten Ernährungsverhältnissen bis zu einem gewissen Grade angepaßt ist.

Was schließlich die experimentellen Grundlagen der Pütter'schen Theorie betrifft, so sind bisher alle Versuche, eine Verwertung von im Aquarium gelösten organischen Verbindungen im Stoffwechsel der Wassertiere direkt nachzuweisen, negativ ausge-

5) Lohmann, Die Probleme der modernen Planktonforschung. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1912.

6) Vgl. hierzu die Besprechung von Lipschütz, Die ernährungsbiologische Rolle des Zwergplanktons. Monatsh. f. d. naturwissensch. Unterricht, Bd. VII, 1914.

7) Lipschütz, Über den Hungerstoffwechsel der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910.

fallen oder diese Versuche lassen keine Entscheidung zu. Solche Versuche wurden von Pütter, Lipschütz und Kerb an Fischen, von Knörrich, Wolff und Kerb an Krustaceen, von Pütter an Actinien und Ascidien ausgeführt. Eine Verwertung von im Aquarium gelösten organischen Verbindungen könnte mit Sicherheit niemals nachgewiesen werden⁸⁾.

Die Auffassung von Pütter, daß die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer als Nahrung für die Wassertiere dienen können, erscheint nach alledem nicht in genügender Weise begründet. Aber wie so häufig in der Geschichte der Wissenschaften, hatte auch hier eine Theorie, die der genügenden Begründung entbehrte, die Anregung zu einer weiteren Vertiefung des Problems gegeben. Pütter hat das große Verdienst, die quantitative Seite des Problems der Ernährung der Wassertiere stärker betont zu haben, als es früher der Fall gewesen, und damit eine neue ersprießliche Diskussion des Problems der Ernährung der Wassertiere eingeleitet zu haben. Eine Reihe von Momenten, die Pütter zur Begründung seiner Theorie herangezogen hatte, sind im Laufe der letzten Jahre nach ihrer quantitativen Seite hin untersucht worden. So die Frage nach dem Gehalt des Seewassers an gelösten organischen Verbindungen durch Henze und Raben, die Frage über den Gehalt des Seewassers an Planktonorganismen (vgl. oben) und schließlich die Frage über die Zusammensetzung des Inhaltes des Verdauungskanals bei den Wassertieren. Die Untersuchungen, welche die an letzter Stelle genannte Frage betreffen, sind von G. J. Petersen und seinen Mitarbeitern ausgeführt worden. Diese Untersuchungen haben unsere Kenntnisse über den Stoffhaushalt der Gewässer in ganz außerordentlichem Maße erweitert und sie sind der Anlaß zu den vorliegenden Bemerkungen, da die Arbeiten von Petersen und seinen Mitarbeitern es gestatten, das von Pütter aufgeworfene Problem von neuen Gesichtspunkten aus zu diskutieren.

II.

Petersen⁹⁾ hebt hervor, daß man sich in den Untersuchungen, die zur Frage über die Ernährung der Wassertiere ausgeführt wurden, bisher darauf beschränkt habe, festzustellen, welche Arten sich im Verdauungskanal der untersuchten Formen finden. Man hat sich soviel mit der Rolle, die dem Plankton im Stoffhaushalt des Meeres zukommt, beschäftigt, daß man eine andere mögliche Nahrungsquelle beinahe ganz übersehen habe. Diese bisher wenig

8) Lipschütz, Die Ernährung der Wassertiere u. s. w. Ergebnisse der Physiologie, Bd. XIII, 1913. Vgl. Abschnitt III.

9) C. G. J. Petersen and P. Boysen Jensen, Animal life of the sea bottom, its food and quantity. Report of the Danish Biological Station, XX, 1911.

beachtete Nahrungsquelle ist nach Petersen der staubfeine Detritus des Bodens, der, wie die Untersuchungen Petersens und seiner Mitarbeiter ergeben haben, in relativ kleinen und flacheren, so den dänischen Gewässern eine hervorragende Rolle im Stoffhaushalt der Gewässer spielen kann. Auf die Möglichkeit, daß dem Detritus eine Bedeutung in der Ernährung der Wassertiere zukommt, hatten übrigens schon Lohmann¹⁰⁾ und Murray (vgl. S. 151) hingewiesen.

Mit Hilfe neuer von Petersen eingeführter Methoden gelingt es, die obersten Bodenschichten der Gewässer zutage zu fördern. Boysen Jensen¹¹⁾ hat die obere braune Bodenschicht in verschiedenen Teilen des Limfjordes eingehend untersucht. Diese Bodenschicht, die eine Dicke von 1—2 mm hat, besteht aus staubfeinen Teilchen, die locker beisammenliegen. Unversehrte Organismen kommen nur selten in ihr vor. Die chemische Untersuchung ergab, daß die braune Bodenschicht organische Verbindungen enthält. Die organischen Verbindungen sind zum Teil stickstoffhaltig. Bemerkenswert ist der Gehalt der braunen Bodenschicht an Pentosan, da sich daraus Schlüsse auf den Ursprung der organischen Substanzen der Bodenschicht ziehen lassen. Die Pentosane sind die im Pflanzenreich sehr verbreiteten Polysaccharide der Pentosen, d. h. der Zucker mit fünf Kohlenstoffatomen im Molekül. Es ist zunächst von Interesse, daß die Bodenschicht um so reicher an organischen Substanzen und an Pentosan ist, je größer die Verbreitung von *Zostera* in dem betreffenden Gebiet, daß dagegen kein bestimmtes Verhältnis zwischen der Dichte des Planktons und dem Gehalt der Bodenschicht an organischen Substanzen besteht. Da *Zostera* viel reicher an Pentosan ist als die Planktonorganismen, so folgt aus den Befunden von Boysen Jensen, daß die organischen Substanzen der Bodenschicht hauptsächlich als *Zostera*-Detritus aufgefaßt werden müssen. In den offenen Gewässern ist der Gehalt der Bodenschicht an Pentosan geringer, und hier liefert wahrscheinlich das Plankton einen nicht unbeträchtlichen Teil der organischen Substanzen des Bodens. Es ist möglich, daß die Exkreme und die zu Boden sinkenden Leichen der Tiere, soweit sie nicht durch den Einfluß von Bakterien zerstört werden, den Boden an Stickstoff anreichern. In den dänischen Gewässern befinden sich auch große Detritus-Mengen in Schwebelage, wobei sehr bemerkenswert ist, daß die Masse des schwebenden Detritus unvergleichlich größer ist als diejenige des lebendigen Planktons. Boysen Jensen konnte sich davon überzeugen, indem er das

10) Zit. nach Petersen and Boysen Jensen, l. c.

11) Boysen Jensen, Studies concerning the organic matter of the sea bottom. Report of the Danish Biological Station, XXII, 1914.

durch Filtrieren von Seewasser gewonnene Material mikroskopisch untersuchte. In 10 Litern Seewasser aus dem Limfjord fand Boysen Jensen im Filterrückstand 9,6 bis 73,3 mg, im Durchschnitt über 20 mg Trockensubstanz. Die Menge des Planktons darin war sehr gering. Vergleichsweise sei erwähnt, daß der größte Planktonfang, der „Netzplankton“-Fang von Lohmann vor Laboe, 4,6 mg Trockensubstanz in 10 Litern betrug.

Alle Autoren, die den Inhalt des Verdauungskanal von Wassertieren untersucht haben, konnten feststellen, daß die Menge der organischen Substanzen, die man jeweils in Form von Resten von Organismen finden kann, sehr gering ist. Manche Autoren haben auch hervorgehoben, daß man im Verdauungskanal von Wassertieren Detritus-Massen findet. Petersen und Blegvad haben nun eine systematische Untersuchung der Frage vorgenommen, welche eine Rolle der Detritus als Nahrung bei den Wirbellosen der dänischen Gewässer spielt. Sie haben eine Reihe von Beobachtungen über die Ernährungssitten der Wirbellosen im Aquarium angestellt und sie haben den Mageninhalt einer sehr großen Zahl frisch gefangener Tiere untersucht. Petersen¹²⁾ hat bei *Abra alba* im Aquarium die Aufnahme von Boden-Detritus durch das Siphon direkt beobachten können. Er konnte sogar feststellen, daß *Abra* die Bodenteilchen sortiert und nur einen Teil zurückbehält. Petersen hielt *Asterias*, *Ophioglypha albida* und *Buccinum*, *Fusus*, *Littorina littorea*, *Abra alba*, *Mytilus edulis*, Gammariden und andere Arten mehrere Monate lang in einem Aquarium, das er mit Wasser und Detritus vom Boden aus dem Großen Belt beschickte. Das Wasser wurde nicht erneuert, sondern nur durchlüftet. Über drei Monate lang blieb das Wasser klar. Von Planktonorganismen waren nur Bakterien vorhanden. Alle Tiere gediehen in diesem Aquarium ausgezeichnet. *Abra* war sehr gewachsen.

Eine sehr große Anzahl wirbelloser Arten der dänischen Gewässer hat Blegvad¹³⁾ auf ihren Mageninhalt untersucht. Er teilt die wirbellosen Tiere mit Bezug auf ihre Ernährung in drei Gruppen ein: in pflanzenfressende, in detritusfressende und in fleischfressende, wobei viele Arten eine Mittelstellung einnehmen, indem sie außer Detritus frische Pflanzen oder Tiere fressen. Man findet allerdings auch bei den reinen Detritus-Fressern beinahe stets einige Planktonorganismen im Verdauungskanal. Aber es handelt sich um sehr geringe Mengen, die nur einen kleinen Teil des gesamten Darminhalts ausmachen. Mit Bezug auf alle Einzelheiten muß auf die

12) Petersen and Boysen Jensen, l. c.

13) Blegvad, Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Report of the Danish Biological Station, XXII, 1914.

Arbeit von Blegvad verwiesen werden. Blegvad kommt zum Schluß, daß der Detritus den wichtigsten Teil der Nahrung beinahe aller Wirbellosen des Meeresbodens der dänischen Gewässer darstellt. An zweiter Stelle steht die pflanzliche Nahrung in Form frischer Benthos-Pflanzen. Die Bedeutung des lebendigen Phytoplanktons für die Ernährung ist minimal; es kommt jedoch als Nahrung für die Plankton-Copepoden in Betracht. Die Beobachtungen von Blegvad an Tieren im Aquarium, so an *Macoma calcarea*, haben ergeben, daß die Tiere die Siphone, in der Art wie es der Elefant mit dem Rüssel tut, hin und her bewegen und mit Hilfe der Siphone Partikelchen vom Boden aufgreifen. Die Siphone graben sich in den weichen Boden ein.

Von Interesse ist für die Behandlung des Problems noch folgender Befund von Blegvad an *Ophioglypha*-Arten. Man findet diese Tiere sehr häufig mit Überresten von kleinen Mollusken oder Krebsen im Magen. Untersucht man jedoch eine größere Anzahl von Exemplaren, so überzeugt man sich stets, daß bei einer verhältnismäßig großen Zahl von Tieren der Verdauungskanal völlig leer ist. Nach Blegvad kann dieser Befund als ein gutes Zeichen dafür aufgefaßt werden, daß die betreffende Art von Raub lebt. Die Tiere sind Gelegenheitsfresser, ein Moment, das bei der Diskussion des Problems der Ernährung der Wassertiere nicht unberücksichtigt gelassen werden darf¹⁴). Das gilt nach Blegvad in gleicher Weise für Planarien, Nemertinen und Pantopoden, die man sehr häufig mit völlig leerem Verdauungskanal antreffen kann. Blegvad hält es jedoch für möglich, daß manche kleineren detritus-fressenden Formen neben dem Detritus auch die im Wasser gelösten organischen Verbindungen verwerten können.

Die Untersuchungen von Petersen und seinen Mitarbeitern machen es nach alledem sehr wahrscheinlich, daß wohl die Mehrzahl der Wirbellosen in den dänischen Gewässern Detritus-Fresser sind, sei es daß sie den Detritus vom Meeresboden aufnehmen oder ihn aus dem Wasser gewinnen. Dieser Detritus stammt, wie wir oben gesehen haben, namentlich von den benthonischen Pflanzen dieses Gebietes her.

Blegvad¹⁵) hat auch die Frage über die Ernährung der Fische in den dänischen Gewässern sehr eingehend untersucht. Es sind untersucht worden: der Nyborg-Fjord, der als ein typischer Vertreter zahlreicher dänischer Fjorde zu betrachten ist, der Limfjord, der Kattegat, nördliche Teile des Belt und zum Teil die Ostsee.

14) Vgl. hierzu Lipschütz, Zur Allgemeinen Physiologie des Hungers. Braunschweig 1915, Kap. IV.

15) Blegvad, On the food of fishes in the Danish waters within the Skaw. Report of the Danish Biological Station, XXIV, 1916.

Auch hier soll nicht im Einzelnen auf die zahlreichen neuen und wertvollen Befunde von Blegvad eingegangen werden. Die wichtigsten Momente sind, daß man im Magen aller untersuchten Arten, wie *Gadus*, Aal, *Zoarces*, *Cottus scorpius* und der kleinen Fische der Küstengebiete (*Gobiidae*, *Labridae*, *Spinachia*, *Gasterosteus* und *Syngnathidae*), große Mengen von Organismen findet, die ihrem Gewichte nach im Durchschnitt für die einzelnen Arten der Fische $\frac{1}{24}$ bis $\frac{1}{45}$, im großen Durchschnitt etwa $\frac{1}{30}$, vom Gewicht der Tiere ausmachen. Die aufgezählten Arten sind ausschließlich Fleischfresser, Räuber. In der Regel frißt jede Art nur bestimmte Arten, sie wählt und jagt sie. Eine ganze Reihe von Wirbellosen, die in den dänischen Gewässern sehr verbreitet sind, werden von den Fischen überhaupt nicht oder nur sehr selten gefressen, so *Mytilus edulis*, *Mya*, *Arenicola marina*, *Asterias rubens*, *Littorina littorea*; Hydroiden, Bryozoen und Actinozoen werden sehr wenig gefressen. Die größeren Arten unter den Fischen nähren sich von kleineren Fischen, Krustaceen und Echinodermen, Polychaeten, Lamellibranchiern, Gastropoden. Wie verschieden auch die Nahrung der erwachsenen Tiere bei den einzelnen Arten sein mag, die Jugendstadien leben stets von derselben Nahrung und zwar von pelagischen Copepoden, manchmal auch von Cladoceren oder von Larven pelagischer Gastropoden und Lamellibranchier. Die kleineren Arten unter den Fischen, die in den Fjorden und an den Küsten leben, ernähren sich vor allem von Krustaceen. Aber auch kleinere Mollusken, Polychaeten, Insektenlarven dienen ihnen als Nahrung. Auch manche kleinen Fische suchen und jagen ihre Beute. Viele Arten jagen nur zu bestimmten Tagesstunden. Die meisten kleinen Fische findet man am Morgen mit leerem Magen, sie fressen also nur bei Tage. Andere jagen nur bei Nacht, wie der Aal, andere bei Tag und bei Nacht, wie *Gadus callarias*. Aus Untersuchungen, die zu verschiedenen Tagesstunden vorgenommen wurden, hat sich ergeben, daß z. B. bei *Gobius Ruthensparri* die Nahrung innerhalb sechs Stunden den ganzen Darmkanal passiert. Die Tatsache, daß man die Fische zuweilen mit leerem Magen findet, besagt also noch keineswegs, daß die geformte Nahrung eine geringe Rolle bei diesen Tieren spielt. Blegvad hat festgestellt, daß im Winter geringere Mengen von Nahrung im Magen und im Darne der Fische gefunden werden als im Sommer. Aber auch unabhängig von der Jahreszeit findet man Fische mit völlig leerem Magen. Auch die Fische, soweit sie Räuber sind, sind somit Gelegenheitsfresser, die unregelmäßig große Nahrungsmengen aufnehmen. In zwei Fällen von *Cottus scorpius* machte der Inhalt des Magens beinahe ein Drittel vom Gewicht des Tieres (ohne Magen-

inhalt) aus. In anderen Fällen (*Gadus callarias*) betrug der Mageninhalt $\frac{1}{7}$, $\frac{1}{8}$ und $\frac{1}{10}$ vom Tiergewicht.

Es fragt sich nun, ob die Beobachtungen, die in den kleineren und flacheren dänischen Gewässern erhoben wurden, sich auf die Verhältnisse im offenen Meere übertragen lassen. Petersen¹⁶⁾ hat diese Frage diskutiert. Er weist darauf hin, daß im offenen Meere, wie die schon erwähnten Untersuchungen von Boysen Jensen es wahrscheinlich gemacht haben, das tierische Leben mehr auf den Produzenten des Planktons, auf den Planktonalgen beruhen muß als auf dem Detritus, dessen Bildner ja vor allem die Benthos-Pflanzen sind. Dementsprechend ist die Tiefsee in größerer Entfernung vom Lande, nach einem Ausspruch von Murray, wie eine Wüste gegenüber den Küstengebieten der See mit ihrem wimmelnden Leben. Die geringere Menge des Lebens in der Tiefsee im Vergleich zu den Gebieten an der Küste würde also für die Bedeutung des Detritus als einer Nahrungsquelle auch im offenen Meere sprechen. Petersen hält es übrigens für möglich, daß aus den zahlreichen felsigen Küstengebieten Englands und Schottlands und den Fjorden Norwegens, die eine nicht unbedeutende Vegetation haben, beträchtliche Mengen von Detritus auch ins offene Meer gelangen.

Auch Murray schreibt dem zu Boden sinkenden und auf dem Meeresboden lagernden organischen Detritus eine bedeutungsvolle Rolle als Nahrungsquelle zu. Auch ist er der Meinung, daß die Flüsse Nährstoffe für die detritusfressenden Meerestiere in das Meer tragen¹⁷⁾. Man muß auch in Betracht ziehen, daß die Temperatur im offenen Meere schon bei etwa 1000 m Tiefe wenige Grad über Null beträgt, wodurch der Nahrungsbedarf der Meerestiere natürlich ganz außerordentlich herabgedrückt wird. Murray weist auch auf den sogenannten „artificial bottom“ hin, der sich in einer Tiefe von 400—500 Faden befindet und entsteht, indem der Fall der zu Boden sinkenden Detritusmassen infolge der veränderten physikalischen Bedingungen hier verlangsamt werden muß. In dieser Tiefe findet wahrscheinlich eine Anreicherung des Wassers an organischem Detritus statt, so daß nach Murray hier eine reiche Weide für die Meerestiere vorhanden sein könnte.

Die Tatsache, daß man die pelagischen Fische, wie *Clupea harengus*, *Clupea sprattus*, *Scomber scomber* und *Belone vulgaris* in den dänischen Gewässern sehr häufig mit völlig leeren Mägen findet, erlaubt ebensowenig einen allgemeinen Schluß auf die Art ihrer Ernährung wie die entsprechenden Befunde an anderen Fischen.

Nach alledem muß jedenfalls mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß der Detritus auch für die Wirbellosen des Meeres,

17) Murray, The ocean. A general account of the science of the sea. London, Williams and Norgate. Vgl. S. 134, 175 u. 177.

namentlich auf dem Meeresboden, eine Nahrungsquelle darstellt, wobei die dem Detritus zukommende Rolle an dem einen Orte mehr, an dem anderen weniger ins Gewicht fallen könnte. Die Wirbellosen wieder dienen den Fischen als Nahrung.

III.

Betrachten wir nun im Lichte der neuen Befunde von Petersen und seinen Mitarbeitern das von Pütter aufgeworfene Problem!

Pütter glaubte auf Grund seiner Berechnungen annehmen zu können, daß das Wasservolum, das die Tiere von Planktonorganismen säubern müßten, um ihren Bedarf an Nährstoffen zu decken, ungeheuer groß sei, daß darum die Planktonorganismen unmöglich die alleinige Quelle der Nahrung für die Tiere des Meeres sein können, und daß die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer eine bedeutungsvolle Rolle als Nahrung für die Wassertiere spielen müssen. Wir wissen jetzt, daß außer dem lebendigen Plankton in vielen Gewässern auch totes Detritus-Material in Schwebelage gehalten wird, und daß auf dem Boden der Gewässer eine Schicht von organischem Detritus vorhanden ist, der, nach den Befunden im Verdauungskanal zu urteilen, eine Rolle als Nahrung für die Wirbellosen spielt. Wenn also die Menge der Planktonorganismen in vielen Gewässern dem Bedarf der Planktonkonsumenten nicht entspricht, so dürfen wir aus diesem Verhältnis jetzt in keinem Falle ohne weiteres auf eine Ausnutzung von gelösten organischen Verbindungen schließen. Wir müssen vielmehr stets mit der Möglichkeit rechnen, daß der Detritus, aus Benthos-Pflanzen, Tierleichen und Exkrementen entstehend, eine Quelle der Nahrung für die Wirbellosen darstellt.

Was insbesondere die Fische betrifft, so gestatten es die Befunde von Blegvad, die Frage nach den Quellen ihrer Nahrung auch nach der quantitativen Seite zu behandeln. Im großen Durchschnitt aller untersuchten Individuen, deren Zahl mehrere tausend betrug, fand Blegvad, wie schon erwähnt, im Verdauungskanal der Fische etwa $\frac{1}{30}$ ihres Gewichts in Form von Organismen vor. Für *Gobius Ruthensparri* hat Blegvad es wahrscheinlich gemacht, daß die Nahrung innerhalb sechs Stunden den ganzen Verdauungskanal passiert. Aber trotzdem findet man den Verdauungskanal von *Gobius* mit Ausnahme von sechs Nachtstunden stets mehr oder weniger gefüllt. Nach Blegvad¹⁸⁾ wäre daraus zu schließen, daß *Gobius* in 24 Stunden eine Nahrungsmenge verzehrt, die das Dreifache von dem beträgt, was der gefüllte Magendarmkanal enthält. Wenn wir dieses Ergebnis auf alle untersuchten Arten über-

18) Blegvad, l. c. XXIV, 1916. Vgl. S. 48.

tragen, so würde das heißen, daß die Fische täglich eine Nahrungsmenge aufnehmen, die etwa $\frac{1}{10}$ von ihrem Gewicht ausmacht. Berücksichtigt man nun die Zahlen für den Sauerstoffverbrauch der Fische, die Pütter¹⁹⁾ bei *Gobius paganellus* ermittelt hat, so ergibt sich, daß bei einer Nahrungsaufnahme von $\frac{1}{10}$ vom Gewicht pro Tag ein sehr beträchtlicher Anteil für den Ansatz übrig bleiben müßte. Bei einem *Gobius* von etwa 8 cm Länge und etwa 9 g Gewicht fand Pütter einen Sauerstoffverbrauch von etwa 2 mg pro Stunde am Tage, an dem das Tier gefangen wurde. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Wert höher ist, als dem wirklichen Verbrauch entspricht. Rechnen wir mit einem Verbrauch von 2 mg pro Stunde, so hatte das Tier einen täglichen Verbrauch von etwa 48 mg Sauerstoff. Die „Sauerstoffkapazität“ eines solchen Tieres, d. h. die Menge des Sauerstoffs, die nötig wäre, um alle organische Substanz des Tierkörpers zu verbrennen, berechnet Pütter mit etwa 2800 mg. Die Menge der organischen Substanzen, zu deren Verbrennung etwa 48 mg nötig waren, machten also höchstens 1,7% der brennbaren organischen Verbindungen des Tierkörpers bei einer Temperatur von 23° aus. Bei 24 kleinen Moorkarpfen, deren durchschnittliche Länge etwa 4 cm und deren durchschnittliches Gewicht etwa 1 g betrug, fand ich²⁰⁾ einen stündlichen Sauerstoffverbrauch von etwa 0,17 mg pro Tier und Stunde oder etwa 4 mg Sauerstoff pro Tag bei 15°. Die 24 Tiere, deren Sauerstoffkapazität zusammen mit etwa 5700 mg berechnet wurde, verbrauchten pro Tag ca. 96 mg Sauerstoff. Sie verbrannten also pro Tag etwa 1,6% ihres Bestandes an organischen Substanzen. Vergleicht man nun mit diesen Zahlen, die einen täglichen Verbrauch von etwa 1,7% vom Gewicht anzeigen, mit den Befunden von Blegvad, nach denen eine Nahrungsaufnahme von 10% vom Gewicht des Tieres anzunehmen wäre, so ist der Schluß wohl berechtigt, daß ein sehr beträchtlicher Teil der aufgenommenen geformten Nahrung für den Anbau von organischen Stoffen zur Verfügung stehen kann.

Auch bei einigen Arten, bei denen nach älteren Angaben keine nennenswerten Mengen geformter Nahrung im Verdauungskanal nachgewiesen werden konnten²¹⁾, fand Blegvad beträchtliche Mengen geformter Nahrung. So betrug der Mageninhalt

19) Pütter, Die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. IX, 1909. Vgl. Tab. XVI bis XIX.

20) Lipschütz, Zur Frage über die Ernährung der Fische. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. XII, 1910. Tab. 14—21 des Anhangs.

21) Pütter, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909. Vgl. S. 78.

bei <i>Gobius Ruthensparri</i>	$\frac{1}{30}$	des Tiergewichtes (namentlich Crustaceen)
„ <i>Gasterosteus pungitius</i>	$\frac{1}{46}$	„ „ „ „
„ <i>Syngnathus typhle</i>	$\frac{1}{30}$	„ „ (namentlich andere Fische und Crustaceen).

Auch die Tatsache, daß bei Fischen der Magendarmkanal häufig leer gefunden wird, kann, wie oben schon erwähnt, nicht als ein unbedingt giltiger Hinweis in der Richtung betrachtet werden, daß die betreffende Art keine geformte Nahrung, oder diese nur in unbedeutenden Mengen, aufnehme. Aus den Untersuchungen von Blegvad ergibt sich, wie schon mehrfach hervorgehoben, mit aller Sicherheit, daß auch viele Fische zu den Gelegenheitsfressern gehören.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungen von Petersen und seinen Mitarbeitern haben es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Wirbellosen in den dänischen Gewässern vom organischen Detritus leben, der von den Pflanzen des Benthos, zum Teil vom Phytoplankton stammt, und daß die Fische sich von den Wirbellosen, z. T. von kleineren Fischarten ernähren.

Die Vermutung, daß sowohl die Wirbellosen der Gewässer als die Fische zum Teil Gelegenheitsfresser sind, erfährt durch die Untersuchungen von Blegvad neue Stützen.

Die Befunde von geformter Nahrung im Verdauungskanal der Fische waren im Durchschnitt so groß, daß sie über die Anforderungen des Betriebsstoffwechsels, wie sie aus den Atmungsversuchen von Pütter und Lipschütz zu erschließen sind, weit hinauszugehen scheinen.

Die neuen Befunde enthalten somit keine Momente, die im Sinne der Pütter'schen Theorie von der Verwertung gelöster organischer Verbindungen sprächen. Sie weisen vielmehr auf die Möglichkeit hin, daß die Planktonorganismen nicht die einzige Quelle geformter Nahrung darstellen, und daß darum aus einem Mißverhältnis zwischen dem Nahrungsbedarf der Wassertiere und den ihnen im Meerwasser zur Verfügung stehenden Planktonmengen nicht ohne weiteres auf eine Verwertung der im Wasser gelösten organischen Verbindungen geschlossen werden darf.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Lipschütz Alexander

Artikel/Article: [Bemerkungen zur Frage u^uber die Ern^uhrung der Wassertiere. 196-207](#)