

Die Ernährung der Wassertiere.

Nach den Untersuchungen von A. Pütter.

Von Dr. Max Wolff (Bromberg).

Für die nicht-parasitären tierischen Organismen galt es bisher als unumstößliches Dogma, dass die Nahrungsaufnahme, gleichviel durch welche Organelle oder Organe vermittelt, stets sich nur auf geformte Nahrung erstreckt, die den Wasserbewohnern in Gestalt von anderen pflanzlichen und tierischen Organismen, vor allem im Plankton, — im letzten Grunde in der phytoplanktonischen „Nahrung“ dargeboten wird.

Als Problem sui generis ist die Ernährung der Wassertiere freilich überhaupt nicht behandelt worden. Vielmehr setzte man in den nicht eben sehr zahlreichen Arbeiten, die darüber handeln, voraus, dass die Wassertiere selbstverständlich ganz wie die Landtiere ausschließlich auf die Aufnahme geformter Nahrung angewiesen sind, die erst durch mechanische und chemische Verarbeitung zur Einführung in das Stoffwechselgetriebe geeignet gemacht werden muss. Darum beschränkte man sich auch, z. B. bei Fischen, durchgängig auf Magenuntersuchungen, um so nach Maßgabe des vorgefundenen geformten Inhaltes einen Aufschluss über die Art der Ernährung zu erhalten. Negative Befunde, auch wenn sie mit befremdender Konstanz erhoben wurden, machten niemanden unter der Alleinherrschaft jenes Dogmas stutzig. Sie wurden als zufällig, oder als mit der Unzulänglichkeit der Methoden oder der Ungunst sonstiger als maßgebend angesehener Verhältnisse (Fangzeit, u. s. w.) leicht zu erklärend hingenommen. Versuche, den Nahrungsbedarf der Wasserbewohner, besonders der niederen planktonisch lebenden, näher quantitativ und auf die Zeiteinheit bezogen, zu bestimmen, fehlten gänzlich. So lag es schließlich an der nicht alle Eventualitäten genügend erschöpfenden Fragestellung, dass auch die ausgedehnten planktologischen Forschungen das Problem der Ernährung der Wassertiere nicht befriedigend zu lösen vermochten. Die Planktologie gab Antwort auf die Frage, wie groß die Menge niederer Organismen ist, die den höheren zur Ernährung zur Verfügung steht. Aber sie hat nicht die Fragen beantwortet: Welches Quantum planktonischer Nahrung vermag diese oder jene Tierspezies sich überhaupt zugänglich zu machen, sich einzuverleiben (mittelst ihrer Fangorgane, sonstigen der Erbeutung von Nahrung dienenden Vorrichtungen, in der aktiv oder passiv ausfischbaren Wassermenge, u. s. w.), und in welchem Verhältnis steht dieser praktische Verbrauch zu dem theoretisch zu berechnenden (aus dem ebenfalls zu berechnenden Bedarf, den Bau- und Betriebsstoffwechsel erheischen), unter der Voraussetzung, dass wirklich das Meer seinen tierischen Bewohnern nur geformte Nahrung zur Verfügung stellt?

Man würde bei dem Versuche, diese Fragen zu beantworten, ohne weiteres dazu gekommen sein, Umschau zu halten, ob nicht das Meer außer der geformten Nahrung auch noch solche in Lösung enthalten könne, in einer für seine tierischen Bewohner direkt assimilierbaren Form.

A. Pütter geht in seinen Arbeiten — ich möchte im folgenden den Leser mit den Ergebnissen der drei wichtigsten¹⁾ bekannt machen, da ihnen wirklich eine epochale Bedeutung zukommt —, von einer solchen dogmatischen Voraussetzung nicht aus. Er versucht vielmehr zunächst zu bestimmen, ob nicht das Meerwasser doch, — außer dem in organischer Substanz gebundenen Kohlenstoff —, auch in Lösung erhebliche Mengen komplexer Kohlenstoffverbindungen enthält. Dieser Teil seiner Untersuchungen ist in methodologischer Hinsicht kurz nach Erscheinen der ersten Arbeit von Henze einer Kritik unterzogen worden, die an sich in gewisser Weise — wie auch von Pütter in seiner letzten Mitteilung zugegeben wird —, berechtigt ist, aber nichts an der Richtigkeit und Berechtigung der von Pütter gezogenen Schlüsse zu ändern vermag, wie wir gleich sehen werden.

Pütter bestimmte nämlich, in der Meinung, dass die Methode Minimalwerte liefere, den Gehalt des Seewassers an komplexen Kohlenstoffverbindungen auf nassem Wege nach Messinger, wobei eine Oxydierung des gesamten Kohlenstoffes erfolgt, der dann als Kohlensäure bestimmt wird. Es würde hier zu weit führen, auf eine Auseinandersetzung darüber einzugehen, warum die Methode doch einen Kohlenstoffgehalt des Seewassers vortäuscht, wie er in Wirklichkeit bei weitem nicht erreicht wird. Pütter hatte ihn mit der Messinger'schen Methode auf 92 mg im Liter, nach Abzug der normalerweise in Form von Kohlensäure vorhandenen 27 mg Kohlenstoff also den Gehalt des Seewassers an komplex-gebundenem Kohlenstoff auf 65 mg im Liter berechnet.

Die Gesamtmasse der in einem Liter Seewasser durchschnittlich suspendierten Planktonorganismen enthält in Form von Eiweiß, Fetten und Kohlehydraten 0,00394 mg Kohlenstoff, also $\frac{1}{17000}$ der in komplexen Verbindungen gelöst gegebenen Kohlenstoffmenge, wie sie Pütter nach Messinger's Methode fand.

An dem hieraus sich ergebenden Schlusse, — dass es höchst unwahrscheinlich ist, dass die Planktonorganismen mit ihrer minimalen Kohlenstoffproduktion einzig und allein als Nahrungsquelle für die höheren Wassertiere in Betracht kommen sollten —, ändert sich nun in der Tat nichts, wenn Henze nachweist, dass die

1) 1. Die Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. VII, p. 281—320;

2. Der Stoffhaushalt des Meeres. Ebenda, Bd. VII, p. 321—368;

3. Die Ernährung der Fische. Ebenda, Bd. IX, p. 147—242. — 1907—1909.

Messinger'sche Methode in der von Pütter gehandhabten Form zu hohe Werte gibt. Denn wir haben die einwandfreien Bestimmungen der im Meerwasser gelösten organischen Substanzen durch Natterer. Sie geben immer noch eine Kohlenstoffmenge von 7—9 mg im Liter Seewasser, die dann also doch nach wie vor ganz gewaltig den Planktonkohlenstoff — um das 1700—2250fache nämlich, übertrifft. Dass eine so enorme Menge gelöster organischer Substanz keine oder auch nur eine bloß nebensächliche Rolle in der Ernährungsphysiologie der Meerestiere spielen sollte —, das ist mehr wie unwahrscheinlich.

Dass die Dinge in der Tat ganz anders liegen, beweisen die Überlegungen und Versuche, die Pütter in scharfsinnigster Weise miteinander zu verknüpfen gewusst hat. Er zeigt nämlich an einer Reihe von Wassertieren, dass ihr Nahrungsbedarf ein so großer ist, dass die ihnen zugänglichen Planktonorganismen bei weitem nicht ausreichen, um den Kohlenstoffumsatz zu ermöglichen, der dem Betriebsstoffwechsel zugrunde liegt.

Zunächst ein Schwamm: *Suberites domuncula*. Ein Exemplar von 60 g Lebendgewicht setzt in einer Stunde 0,92 mg Kohlenstoff um. Ein solches Individuum müsste also in einer Stunde ein Quantum Wasser ausfischen können (restlos!), dessen Gehalt an Planktonorganismen diese Kohlenstoffmenge repräsentieren würde. 0,92 mg Planktonkohlenstoff sind 242 Liter Seewasser gegeben. Der Schwamm müsste mithin die geradezu monströse Fähigkeit besitzen, in einer Stunde an Wasser das rund 40000fache des eigenen Volumens durch sein Gastrovaskularsystem pumpen zu können. Er vermag jedoch nichts weniger als das, nämlich höchstens das 5fache seines Volumens — das wären 300 ccm Wasser — zu bewältigen. Und da der langsame Wasserstrom größere und lebhafter schwimmende Organismen nicht mitreisst, gelangen nur die etwa $\frac{1}{3}$ des Planktonkohlenstoffes repräsentierenden Protisten zur Aufnahme. Die ausgefischte Wassermenge liefert also dem Schwamm nur etwa $\frac{1}{2300}$ der zur Ernährung pro Stunde erforderlichen Kohlenstoffmenge in Gestalt von geformter Nahrung!

Legen wir die Zahlen Natterer's, der von Pütter als berechtigt anerkannten Rektifikation Henze's gemäß, zugrunde, so erhalten wir folgendes: Rund gerechnet²⁾ — d. h. indem wir der Bequemlichkeit halber einen Minimalwert wählen, der noch unter dem Natterer's liegt —, ist schon in 142 ccm, der Hälfte des in einer Stunde ausgefischten Wassers, die erforderliche Kohlen-

2) Anstatt die Pütter'schen Zahlen der ersten Arbeit nur als 7—9mal zu hoch gegriffen zu rechnen (statt 65 mg nur 7—9 mg C pro Liter), rechne ich sie 10mal zu hoch gegriffen, also pro Liter nur den 10. Teil Kohlenstoff.

stoffmenge als Lösung komplexer Verbindungen enthalten, — vorausgesetzt, dass diese voll ausnutzbar sind.

Mögen die Schwierigkeiten nun, über die Ausnützbarkeit der gelösten Kohlenstoffverbindungen ein sicheres Urteil zu erlangen, so groß sein, wie sie wollen, — die Tatsache steht fest: *Suberites domuncula* müsste 2300mal soviel Wasser, als er in Wirklichkeit bewältigen kann, ausfischen, um sich vom Plankton allein (hinsichtlich der Deckung des Kohlenstoffbedarfes) zu ernähren, eine reine Planktonnahrung ist also ein Ding der Unmöglichkeit für ihn. Dagegen bringt schon die Hälfte der in der Zeiteinheit bewältigten Wassermenge die erforderliche Kohlenstoffmenge in Lösung in das Bereich seiner resorbierenden Gewebelemente. Die Ernährung durch die gelösten komplexen Kohlenstoffverbindungen ist also theoretisch möglich.

Ähnlich liegen nach Pütter's Berechnungen die Verhältnisse bei *Cucumaria grubei*. Er berechnet auch für eine Reihe von marinen Protozoen und Evertebraten den minimalen Kohlenstoffbedarf. Wieder ergibt es sich, dass das Plankton der für die betreffenden Tiere ausfischbaren Wassermenge bei weitem nicht ausreicht, um ihren Kohlenstoffbedarf zu decken. *Collozoum* müsste das 94000fache, *Rhizostoma* das 850fache, *Carmarina* das 790fache, *Cestus* das 320fache, *Pterotrachea* das 980fache, *Tethys* das 1500fache, *Ciona* das 2000fache, *Salpa pinnata* das 1000fache und *Salpa tilesii* das 170fache des eigenen Volumens stündlich abfischen können, um aus den erbeuteten Planktonorganismen den Kohlenstoffbedarf decken zu können. D. h., während die aufgezählten Spezies stündlich zwischen 3140 (*Salpa pinnata*) und 227000 (*Tethys*) ccm Seewasser nach geformter Nahrung durchfischen müssten, finden sie schon in etwa 20—140 ccm (unter Zugrundelegung der Natterer'schen Zahlen) Seewasser den erforderlichen Kohlenstoff gelöst in Form von komplexen Kohlenstoffverbindungen.

Diese Berechnungen erklären nun allerdings mit einem Schlage die sehr zahlreichen negativen Befunde, die die Untersuchung niederer Meerestiere auf ihren geformten Darminhalt bisher ergeben hat, und weiter fällt jetzt neues Licht auf das Problem der Ernährung der Tiefseeorganismen.

Wenn schon die Algen des Oberflächenplanktons quantitativ absolut nicht ausreichen, um das Nahrungsbedürfnis der Tierwelt zu decken, so kann noch weniger die bathyische Fauna direkt oder indirekt (da zu ihr nur die toten, nicht assimilierbaren Skelette hinabsinken) auf geformte Nahrung allein angewiesen sein.

Zwecklos ist die Aufnahme geformter Nahrung sicher nicht, obgleich sie bisweilen, bei den rhizostomen Medusen z. B., fast unmöglich ist. Pütter nimmt an, dass wahrscheinlich gewisse lebenswichtige Stoffe in hoher Konzentration oder in bestimmter

Bindung (etwa der Stickstoff, dessen die niederen Meerestiere nur in sehr geringer Menge bedürfen) den Tieren mit der geformten Nahrung zugeführt werden.

Als Aufnahmeorgan sieht Pütter außer dem Gastrovaskularsystem und analogen Darmbildungen und -derivaten die oft (z. B. bei den Tunicaten) im Verhältnis zu dem wirklichen O-Bedarf geradezu monströs ausgebildeten Kiemen an. In vielen Fällen kann es als sicher betrachtet werden, dass die Darmschleimhaut nicht oder fast gar nicht für die Nahrungsverarbeitung in Anspruch genommen wird. Dann hat sie höchstwahrscheinlich mehr oder weniger ausschließlich andere wichtige Funktionen (wohl sekretorischer Art) übernommen.

So stellt denn — das ist das eminent wichtige Resultat der ersten Arbeit (l. c.) —, nach Pütter's Forschungen das Meer für eine große Zahl wirbelloser Tiere eine Nährlösung dar, aus der sie die darin vorhandene Nahrung so aufnehmen, wie es die Gewebszellen und die Parasiten aus der Körperflüssigkeit oder ihrem sonstigen Medium, und wie es die Pflanzen aus dem Bodenwasser oder aus den Wasserbecken, in denen sie schwimmen oder submers gedeihen, tun. Das Meer: das unerschöpfliche Reservoir einer vollkommenen Nährlösung!

Die zweite oben zitierte Arbeit Pütter's entrollt ein Bild des Stoffhaushaltes des Meeres. Für diesen müssen in erster Linie die im Meerwasser enthaltenen Mengen organischer Stoffe und das Verhältnis der gelösten zu den geformten organischen Komponenten als maßgebend betrachtet werden. Pütter's Untersuchungen ergaben (nach Vornahme einer Rektifikation entsprechend den Natterer'schen Minimalwerten, die wir hier durchweg anbringen wollen) eine dem Kohlenstoff der organisierten Substanz rund 2300mal übertreffende Masse in Lösung (komplex gebundenen) befindlichen Kohlenstoffs. Aus dem geringen Sauerstoffgehalt des Meerwassers ergibt sich, dass nur ein relativ geringer Teil der Umsetzungen im Meere Oxydationen darstellen kann. Die Sauerstoffkapazität der vorhandenen C-Verbindungen ist nämlich 25mal größer, als die vorhandene Sauerstoffmenge. Wenn auch in Wirklichkeit etwa 20mal mehr Stoffe zur Verarbeitung gelangen, als der Sauerstoffverbrauch anzeigt, so lässt sich dieser doch als Indikator für die Intensität der Stoffwechselprozesse gut verwenden. Pütter trennte nun Algen und Bakterien des Meerwassers durch Filtration und mittels Lichtentziehung voneinander, um das normalerweise bestehende Stoffwechselgleichgewicht zwecks Bestimmung des Sauerstoffverbrauches zu stören. Schon bei einer Temperatur von 13° C. ergab sich ein bedeutender und zwar bemerkenswerterweise für Algen und Bakterien gleicher Sauerstoffumsatz. Es verbrauchten die Bakterien etwa 1 mg Sauerstoff pro Tag und Liter —, die Algen lieferten

pro Tag und Liter 1 mg Sauerstoffüberschuss. Demgemäß beträgt bei einem Sauerstoffgehalt von 7,6 mg pro Liter der Umsatz 13,2% der Gesamtmenge des Sauerstoffes.

Auffälligerweise wird übrigens nicht nur im Lichte, sondern vielmehr auch bei völligem Lichtabschluss durch bakterielle, aber ihrer chemischen Natur nach völlig unbekannte Prozesse Sauerstoff frei gemacht! Pütter konnte auch bei 16tägiger, völliger Dunkelhaltung der Versuchsaquarien infolge der Intensität dieser bakteriellen Prozesse kein sauerstoff-freies Seewasser erhalten. Im Gegenteil nahm nach einem anfänglichen Rückgange der Sauerstoffgehalt wieder zu! Prozesse solcher Art müssen für die Sauerstoffversorgung des *Abysos* von eminenter Bedeutung sein.

Was die Herkunft der gelösten C- und N-Verbindungen im Meere anlangt, fand Pütter, dass Änderungen der Zusammensetzung des Planktons den Bestand der in Lösung befindlichen Substanzen verändern. Der Kohlensäuregehalt wuchs gleichsinnig mit der Bakterienwirkung. Diese selbst war in den Stationsaquarien um $\frac{2}{3}$ größer als im Neapeler Golf, während die Algenwirkung nur halb so groß war.

Das erwähnte quantitative Übereinstimmen des Sauerstoffumsatzes von Bakterien und Algen überrascht, da die Algen (Gehalt eines Liters Meerwasser) die Bakterien um das 22fache an Masse übertreffen. Pütter glaubt daher mit vollem Recht, die Planktonkomponenten nicht im Sinne ihres Volumens und ihrer Masse in die Stoffumsatzrechnung einstellen zu dürfen, da vielmehr gerade die Intensität des Stoffumsatzes mit abnehmender Größe des Individuums zu wachsen scheint, wohl ausschließlich gemäß der Veränderung der Proportion (Gesamt-)Inhalt: Oberfläche.

Drückt man die Oberfläche der vier großen Gruppen von Planktonorganismen in ‰ der Gesamtoberfläche aller Planktonorganismen aus, so ist

die Oberfläche der Plankton-Protophyten	423,
„ „ „ „ -Bakterien	400,
„ „ „ „ -Protozoen	29,
„ „ „ „ -Metazoen	148.

Entsprechend verhält sich in der Tat die Stoffwechselintensität. Die Masse anlangend, ist der Stoffwechsel der Bakterien bei weitem der lebhafteste. Die an Masse den Algen + Bakterien etwa um das Doppelte überlegenen Metazoen haben nur einen Anteil von rund 15% am Gesamtumsatz, — 5,6mal weniger, als auf Algen + Bakterien kommt.

Nimmt man für einen gegebenen Moment Stoffwechselgleichgewicht im Meereswasser an, so zeigt uns das Verhältnis der geformten zu den gelösten Stoffen das Verhältnis von Baustoffwechsel-

intensität zur Betriebsstoffwechselintensität (also — vgl. oben, etwa —, im Minimum = 1 : 2000), vorausgesetzt, dass die Planktonorganismen die Verteilung der Stoffe im Meere durch ihre Lebens-tätigkeit bewirken. Die übrigen Erfahrungen stimmen hiermit voll-kommen überein: denn, wie wir sahen, bedingt Änderung der Stoffwechselprozesse des Planktons sofort Änderung der Verteilung der gelösten Stoffe. Auch die Intensität des Stoffumsatzes durch die Planktonorganismen verhält sich dem Gesagten entsprechend.

Zusammenfassend kommt Pütter über die Stoffumsetzungen im Meere zu folgendem Ergebnis:

„Im Stoffwechsel der Algen werden in großer Menge lösliche Kohlenstoffverbindungen gebildet und an das Meerwasser abgegeben, vielleicht nachdem ein erheblicher Teil schon durch die den Algen anhaftenden Bakterien Veränderungen erfahren hat.

Bedeutende Mengen Sauerstoff werden hierbei im Lichte frei, während die Bakterien (vielleicht Nitrobakterien) auch im Dunkeln Sauerstoff entbinden können.

Von den gelösten Kohlenstoffverbindungen, sowie zum sehr geringen Teil von den Leibern der Planktonalgen, lebt die ganze Masse der Meerestiere, d. h. sie baut einerseits ihre gesamte Körper-substanz aus diesen Stoffen auf und verwendet sie außerdem als Nahrung im Betriebsstoffwechsel, und diese letztere Verwendung stellt vieltausendmal höhere Anforderungen an die Stoffzufuhr, als der Baustoffwechsel.

Bei der großen Sauerstoffarmut des Meeres können in über-wiegender Masse nur unvollständige Oxydationsprodukte im Be-triebsstoffwechsel der Bakterien sowohl, wie der höheren Meeres-tiere, entstehen und die Notwendigkeit der Vervollständigung des Zyklus der Umsetzungen im Meere führt zu dem Postulat, dass die Planktonalgen nicht nur CO_2 , sondern auch derartige lösliche Verbindungen verarbeiten und in Formen überführen können, in denen sie anderen Organismen wieder als Energiequelle und als Baumaterial dienen können. Ein Beweis des Vorkommens solcher Prozesse ist für Planktonalgen noch nicht erbracht, hier besteht also noch eine bedeutende Lücke in der Lehre vom Stoffhaushalt des Meeres.

Das Problem der Grenzen der Produktion des Meeres an Orga-nismen erscheint hiernach gleichfalls in einem neuen Lichte, und seine Lösung muss darin gesucht werden, dass „für den Organismen-bestand des Meeres, für die Verteilung aller Stoffe auf Organismen und Lösung maßgebend ist: das Verhältnis von Bau- und Betriebs-stoffwechsel. Die große Wahrscheinlichkeit, dass dieses Verhältnis mit einer Veränderung der Temperatur sich in bestimmtem Sinne ändern wird, gibt ein Verständnis für die Unterschiede im Orga-nismenreichtum der kälteren und wärmeren Meere.“

In ähnlicher Weise scheinen nach meinen Erfahrungen übrigens auch die Süßwasserbewohner auf die Aufnahme gelöster Nahrung angewiesen zu sein. Über Versuche, die ich in dieser Richtung mit einigen Vertretern der Protozoenfauna der Ackerkrume angestellt habe, hoffe ich in einiger Zeit an dieser Stelle ausführlich berichten zu können. Mitteilen will ich nur noch, dass es mir kürzlich gelungen ist, *Simocephalus* in bakterienfrei filtriertem Aquarienwasser zum Stoffansatz, nämlich zu lebhaftem Wachstum, das an der Anzahl der Häutungen gemessen werden konnte, zu bringen, obwohl das täglich erneuerte Wasser organische Substanzen einzig und allein in Lösung, nicht geformt, enthielt, wie die Untersuchung des Darmes und vor allem die regelmäßig vorgenommene bakteriologische Prüfung des Wassers bewies. Abgesehen von dem Widerspruch, den einige Autoren gegen die Angaben der beiden soeben mitgeteilten Arbeiten Pütter's erhoben haben, veranlasste mich wesentlich die dritte, sogleich zu besprechende Publikation zur Anstellung dieser Versuche. Es wird gerade nach den hierin enthaltenen Darlegungen eine Hauptaufgabe künftiger Untersuchungen sein, die noch bestehenden Lücken der Beweisführung an der Hand bequemer Untersuchungsobjekte auszufüllen. In diesem Sinne dürfte die beiläufige Mitteilung meines Versuches mit *Simocephalus* nicht ohne Interesse sein.

Die Aufgabe, die sich Pütter in seiner Arbeit über die Ernährung der Fische gestellt hat, ist nun sicherlich allein dadurch eine außerordentlich schwierige, dass die experimentelle Ernährung eines so diffizilen Organismus, wie es der eines Vertebraten ist, in einer Nährlösung erhebliche Anforderungen an die Vollkommenheit der Methode stellt. Es kann, mangels entsprechender Vorarbeiten, nicht wundernehmen, dass Pütter hier mit Schwierigkeiten zu kämpfen gehabt hat, deren Überwindung nicht vollkommen gelungen ist. Sie ist ihm aber — und darauf kann es für uns jetzt nur ankommen —, vollkommen ausreichend soweit geglückt, dass an der Gültigkeit seiner Theorie auch für die Fische nicht mehr gezweifelt werden kann.

Pütter geht aus von der Tatsache, dass bei der Untersuchung des Darminhaltes der Meeresbewohner das negative Resultat so häufig ist, dass der Verdacht sehr nahe liegt, es könnten für die Kenntnis der Nahrung der Fische z. B. noch andere Feststellungen erforderlich sein, als bei den Säugern, Vögeln, u. s. w., wo uns die Untersuchung des Darminhaltes über die Natur der zur Nahrung zu dienenden Substanzen aufklärt.

So stellt er sich denn zunächst mit glücklichstem Erfolge die Aufgabe, nachzuweisen, dass allein aus der vorliegenden Literatur sich der Beweis führen lässt, dass es einer ganzen Reihe von

Fischen möglich sein muss, „gelöste Nahrungsstoffe aufzunehmen und zu verwerten“.

Weiter sucht er zu zeigen, dass und in welcher Menge gelöste Stoffe aufgenommen werden, indem er aus der geleisteten Arbeit den minimalen Wert für den Stoffbedarf ermittelt und die danach umzusetzende Stoffmenge mit der aus den Depots des Körpers wirklich umgesetzten Stoffmenge vergleicht, alles auf eine Lebensperiode bezogen, in der geformte Nahrung nicht aufgenommen wird: vom aufsteigenden Lachse!

Ferner versucht Pütter eine Anzahl mariner Fische in natürlichen Nährlösungen zu halten, um aus der Berechnung des Sauerstoffverbrauches Aufschluss darüber zu erhalten, ob die in Lösung dargebotene Nahrung wirklich in den Stoffwechsel der Tiere eintreten kann. Im positiven Falle müsste der Sauerstoffverbrauch im Versuchsaquarium größer sein, als es dem Brennwert der aus den Körperdepots umgesetzten Stoffe entspricht. Es würde sogar Sauerstoffverbrauch ohne Verbrauch von Körpersubstanz festgestellt werden müssen, wenn die gelösten Stoffe etwa allein in der Lage sein sollten, dem Stoffbedarf des Betriebs- und des Baustoffwechsels zu entsprechen.

Endlich macht Pütter auch den Versuch, nach Zusatz künstlicher gelöster Nährstoffe zu einem nährstoffarmen Wasser die Aufnahme und Oxydation dieser Stoffe durch Versuchsfische nachzuweisen. Zum Schlusse wird die Frage nach dem Wege, den die gelösten Stoffe speziell bei der Aufnahme nehmen, erörtert und die event. Bedeutung der geformten Nahrung gestreift.

Ich will nun das Wichtigste aus den einzelnen eben kurz charakterisierten Hauptabschnitten der Arbeit herausheben, da ein eingehenderes Referat den interessierten Leser auch nicht besser davon überzeugen könnte, dass er die in jeder Beziehung wichtige und lesenswerte Arbeit im Original einsehen muss.

Eine sehr große Bedeutung misst Pütter für das Problem seiner Arbeit den Fütterungsversuchen Susta's bei. Schon die direkte Futterwirkung, die sich bei seinen Versuchen ergeben hat, zwingt zu der Annahme, dass nicht die Planktonorganismen allein die Nahrung der Versuchsfische ausgemacht haben können. Denn das gereichte künstliche Fischfutter wurde weit besser ausgenützt, als es in diesem Falle (wenn das Futter auf dem Umwege über die Planktonorganismen aufgenommen worden wäre) hätte der Fall sein können.

Von größtem Interesse ist weiter die Tatsache der indirekten Futterwirkung. Pütter führt folgenden Versuch (Karpfen) an. „Ein kleiner Teich wird durch ein Drahtgitter in zwei Abteilungen geteilt. Das Gitter verwehrt den Fischen jede Kommunikation,

während einem Austausch der Kleinfaua und -flora (sowie erst recht dem Austausch gelöster Stoffe) nichts entgegensteht. In einem gleichen Teich wird der Naturzuwachs der Karpfen bei gleich starkem Besatz beobachtet. Im Versuchsteich wird der einen Abteilung (a) kein Futter gegeben, dagegen erhält Abteilung b Futter, z. B. Fleischmehl. Der Besatz beider Teichabteilungen ist natürlich derselbe.

Der Erfolg war folgender:

In Abteilung a	88 kg Zuwachs
Naturzuwachs	48 „
Indirekte Futterwirkung	40 kg.
In Abteilung b Gesamtzuwachs	338 kg
davon ab Naturzuwachs	48 „
direkte + indirekte Futterwirkung	290 kg
indirekte Futterwirkung	40 „
direkte Futterwirkung	250 kg.

Die gesamte „indirekte“ Futterwirkung im ganzen Teich ist also 80 kg, die direkte 250 kg, so dass 24,2% der gesamten Futterwirkung „indirekte“ Wirkung war.“

Nun nützen die Organismen der Kleinfaua 100 Futterteile höchstens so aus, dass sie daraus 30—50 Teile Körpersubstanz aufbauen. Der Karpfen wieder vermag aus 30—50 Teilen Organismen der Kleinfaua höchstens 15—25 Teile des eigenen Gewichtes aufzubauen, — im allergünstigsten Falle würden also 4 Teile Futter auf 1 Teil Fleischgewicht entfallen (während in Wirklichkeit rund 2 Teile Futter auf 1 Teil Fischgewicht kommen!). Da rund 330 kg Zuwachs durch Futterwirkung erfahrungsgemäß mit 640 kg³⁾ Futter erzielt werden, wovon 75,8% (d. i. 500 kg zu 250 kg Ansatz) direkt ausgenutzt werden, so können die übrigen 160 kg Futter, die indirekt ausgenutzt werden, gar nicht über die Planktonorganismen gegangen sein. Denn dann könnte nach dem eben Gesagten die indirekte Futterwirkung nicht 160, sondern im allergünstigsten Falle nur 40 kg insgesamt, pro Abteilung also 20 kg betragen. Es bleibt danach nur die Annahme übrig, dass auch die „indirekt“ wirkenden Nährstoffe **direkt**, nicht auf dem Umwege über die Planktonorganismen ausgenutzt werden.

Auf eine interessante Zusammenstellung der wichtigeren Fischarten nach ihrer bisher bekannten, durch Darmuntersuchungen festgestellten Ernährung muss verwiesen werden. Pütter unterscheidet drei Gruppen. Erstens: Fische, für die die Ernährung durch größere Nahrungsbrocken belegt ist, zweitens: Fische, die während des ge-

3) Soll wohl heißen 660 kg! (genauer 650,1 kg).

samten Lebens, und drittens solche, die nur in der Jugend Mikroorganismen verzehren.

Am meisten springt wohl der Vergleich von Barsch und Karpfen ins Auge. Im Darne des ersten sind immer die Reste mehr oder weniger stark verdauter Fische zu finden, deren Länge fast $\frac{1}{3}$ von der des Räubers selbst betragen kann, d. i. bis $\frac{1}{27}$ seines Rauminhaltes. Im Darm des Karpfens trifft man im günstigsten Falle einige 100 Stück kleiner Süßwasserkruster, der Volumen $\frac{1}{8000000}$ des Fisches nicht übersteigt.

Sollen wir annehmen, dass der Nahrungsbedarf des Karpfens mindestens vieltausendmal geringer oder die Entfernung des Darminhaltes bei ihm vieltausendmal schneller als beim Barsche ist? Man kann dem Verf. wohl unbedenklich zustimmen, wenn er diese Annahme für alle derartigen Fälle als undiskutierbar ablehnt und andere Energiequellen, die nicht aus geformter Nahrung fließen, für diese Fische zu finden sucht, wobei er wohlgemerkt sehr wohl die Fälle würdigt, in denen enorme Mengen von Kleinkrebsen, die als Nahrung genügen konnten, in Magen und Darm aufgefunden werden.

Von der Geschwindigkeit, mit der die Nahrung den Darm passiert, verschafft uns Pütter übrigens durch Messung der in 24 Stunden von Goldfischen entleerten Sandkotsäulenlänge einen klaren Begriff. Bei 19° C. wird in 24 Stunden eine Kotsäule von 1,08 der Körperlänge ausgestoßen. Dabei wirken die mechanisch stark reizenden Sandkörnchen sicher beschleunigend auf die Peristaltik ein!

Nachdem der Verf. eine interessante Berechnung des Nährwertes der wichtigsten Planktonkategorien gegeben hat (ausnutzbare Trockensubstanz eines Kopepoden durchschnittlich = 0,0081 mg, — nach ihrem Energiegehalt als Nährstoff entsprechen 5000 Diatomeen = 2270 Peridineen = 1 Kopepoden!) wendet er sich der Berechnung des Nahrungsbedarfes der Fische aus ihrem Baustoffwechsel zu. Wir übergehen die Aufzählung von Einzelheiten. Der Verf. weist überzeugend nach, dass Stint, Finte und Karpfen unmöglich ihren Nahrungsbedarf mit geformter Nahrung decken können.

Ganz prachtvoll ist die schlagende Beweisführung, die Pütter mit der Berechnung des Nahrungsbedarfes des stromaufgehenden Lachses gibt. Bekanntlich nehmen die Tiere während ihres über 8monatlichen Aufenthaltes im Süßwasser keine Spur geformter Nahrung zu sich und verlieren, wie Miescher in seinen klassischen Arbeiten gezeigt hat, von ihrer Muskulatur mehr (Trocken-)Substanz organischer Art, als in Hoden und Ovarien (die sich während dieser Zeit zur Reife entwickeln) angebaut wird. Pütter benützt nun in höchst geschickter Weise die von Miescher über diese „Selbstzehrung“ gegebenen Daten — die also angeben, wieviel von der Körpersubstanz während des Süßwasseraufenthaltes im Betriebsstoffwechsel umgesetzt wurde —, um nachzuweisen, dass „die Ge-

samtmenge der Arbeit, die ein Lachs während seines Aufenthaltes im Süßwasser aus den Stoffdepots seines Körpers zu leisten imstande ist“, sich auf 1360000 mkg beläuft, während die Arbeitsmenge, die er leisten muss, um bis Basel stromauf zu schwimmen, 17200000 mkg — rund das Zwölfwache —, beträgt!

Einen ganz ähnlichen Wert erhält der Verf. auf Grund einer biochemischen Berechnung, die sich auf den Sauerstoffverbrauch stützt. Auch der Lachs muss eine außerhalb seines eigenen Körperdepots und nicht in geformter Nahrung planktonischer Art gegebene Energiequelle zur Verfügung haben, um die Arbeit zu leisten, die er vollbringt bei seinem Aufsteigen in die Flussläufe!

Verf. ist es nun zwar nicht gelungen, in der natürlichen Nährlösung, die ja das Meer z. B. nach seiner früheren Arbeit tatsächlich darstellt, einen erwachsenen Fisch im Stoffwechselgleichgewicht zu halten, einen Jungfisch zum Stoffansatz zu bringen, — weil eben das Wasser auch des zweckmäßigsten Aquariums nicht die natürlichen biologischen Verhältnisse des Meeres bietet (dass es möglich ist, niedere Krebse in einer natürlichen Nährlösung zum Stoffansatz zu bringen, konnte der Ref., wie oben kurz erwähnt wurde, einwandfrei feststellen), aber er konnte doch wenigstens das mit völlig befriedigender Deutlichkeit zeigen, dass die Versuchsfische *Hippocampus*, *Balistes*, *Scorpaena*, *Gobius* und *Heliastes*) gelöste Stoffe aus dem Aquarienwasser aufnahmen und in ihren Stoffwechsel verwendeten. Es wurde rund die Hälfte des Gesamtumsatzes aus den Körperdepots, die andere Hälfte aus den in Lösung vorhandenen komplexen C-Verbindungen gedeckt. Bei *Balistes* waren die Lösungstoffe sogar mit 75% und bei *Gobius* mit 88% beteiligt.

Pütter hat auch den Versuch gemacht, die verschiedenen Fischarten in künstlichen Nährlösungen zu halten. Die Versuche basieren alle auf derselben Methode, die auf folgender Überlegung aufgebaut ist: „Wenn wir ein Tier unter Ausschluss geformter Nahrung leben lassen und, während die Zusammensetzung zu Anfang des Versuches durch geeignete Kontrollanalysen festgelegt ist, nach einer gewissen Zeit die Zusammensetzung wieder bestimmen, so ersehen wir, welche Mengen und Arten von Stoffen umgesetzt worden sind.

Würden alle diese Stoffe vollständig oxydiert sein, so würde dazu eine genau bestimmte, berechenbare Sauerstoffmenge verbraucht werden. Treten bestimmte Abbauprodukte der umgesetzten Stoffe unvollständig oxydiert aus dem Körper aus, so wird die Sauerstoffmenge, die im Stoffwechsel verbraucht wird, geringer.

Für die Fische wissen wir, dass ihr Stoffumsatz prinzipiell in derselben Weise abläuft wie bei den Säugetieren, Kohlehydrate

und Fette werden vollständig oxydiert, aus Eiweiß wird in bedeutender Menge Harnstoff gebildet.

Dieses letztere Moment ist wichtig, denn es wird infolge der Ausscheidung dieses unvollständigen Oxydationsproduktes weniger Sauerstoff verbraucht, als zur vollständigen Eiweißoxydation nötig wäre.

Jedenfalls aber sind wir, unter Berücksichtigung dieses Umstandes, in der Lage, anzugeben, wieviel Sauerstoff ein Fisch verbraucht, um eine gegebene Menge seiner Körperstoffe zu verarbeiten.

Wird nun während der Dauer des Lebens ohne geformte Nahrung der Sauerstoffverbrauch direkt bestimmt, so muss seine Menge mit der berechneten Menge übereinstimmen, wenn keinerlei gelöste Nahrung aufgenommen wurde.“

Pütter vermag nun in der Tat an Goldfisch und Stichling die Brauchbarkeit seiner Methode (mit einem Fehler von nur 5%, wie er kleiner aus Gründen der Methodik gar nicht erwartet werden konnte) darzutun.

An der Hand dieser Methode untersucht er nun die Frage, ob aus natürlichen Nährlösungen von den Fischen organische Stoffe entnommen werden und im Stoffwechsel zur Verwertung gelangen, selbstverständlich unter Vermeidung von Fehlerquellen, deren sichere Ausschließung bei derartigen Versuchen unbedingt zu verlangen war, besonders störender bakterieller Prozesse.

Das Resultat dieser Versuche war ein eindeutig positives. Eine Ausnutzung gelöster Stoffe seitens der Fische findet tatsächlich statt. Denn es liegt auf der Hand, dass, wenn ein wirklich hungernder Fisch nach Verbrauch von etwa der Hälfte seiner Körperstoffe stirbt, die Versuchsfische, die in bezug auf geformte Nahrung hungerten, nicht wirklich gehungert haben können, wenn sie während des Versuches $\frac{3}{4}$, $\frac{9}{10}$, ja in einem Falle (*Gobius*, der 373 Tage ohne geformte Nahrung gehalten wurde) sogar fast das Dreifache ihrer Sauerstoffkapazität verbrauchten, was — wirkliches Hungern vorausgesetzt —, bedeutet hätte, dass nur noch 25%, 10% oder — ein Irrationalis in der Tat —, weniger wie nichts von den Tieren übrig geblieben sein würde: der *Gobius* musste sich 3mal selbst verzehrt haben. Es ist hiermit also ebenso zwingend, wie durch die Überlegungen, die sich auf den Rheinlachs beziehen, beweisen, dass die Tiere, obwohl keine geformte Nahrung ihnen zu Gebote stand, Nahrung aufgenommen haben, die im Aquarienwasser gelöst enthalten war. Der Anteil der gelösten Stoffe am Gesamtumsatz lässt sich sogar durch Zusatz einer pro Kubikzentimeter 0,147 mg N enthaltenden Nährlösung (aus Ulven hergestellt) — 50 ccm zu 50 Liter Seewasser —, um fast 15% steigern. In 10 Liter-Aquarien gelang es sogar, wenn als einzige Stickstoffquelle Asparagin und als event. Kohlenstoffquelle

Glyzerin geboten wurde, den Goldfisch zur Deckung von 56,2% seines Gesamtumsatzes durch die gebotenen Stoffe, den Stichling zum Stoffansatz zu bringen.

Da der Fisch „trocken frisst“, wie Schiemenz gezeigt hat, d. h. kein Wasser mit den Nahrungsbissen verschluckt (und auch sonst kein Wasser in seinen Magen gelangt), aber überhaupt a priori die Aufnahme des 2—6fachen Eigenvolumens an Wasser pro Stunde durch den Darm als ein Ding der Unmöglichkeit betrachtet werden darf, so bleibt als Weg für die Aufnahme der gelösten Nahrung einzig und allein die respiratorische Oberfläche des Körpers: Haut und Kiemen übrig. Da bei den Fischen die Atmung durch die schlecht vaskularisierte Haut sehr gegenüber der Kiemenatmung zurücktritt, kann nur das Kiemenepithel, das den im Wasser gelösten Sauerstoff resorbiert, für die Aufnahme der im Wasser gelösten Nahrungsstoffe in Frage kommen. Und in der Tat gehen stündlich weit größere Wassermengen durch die Kiemen hindurch, als zur Lieferung der gelösten Nährstoffe erforderlich ist, wie Pütter rechnerisch nachweist.

Nach den Pütter'schen Untersuchungen haben wir also in den gelösten ausnutzbaren Stoffen, die in den natürlichen Gewässern vorhanden sind, die Grundlage der Fischnahrung zu sehen. Inwieweit etwa daneben in einzelnen Fällen und unter gewissen Bedingungen auch geformte Nahrung zur Verfügung stehen muss, ist vorläufig noch nicht zu entscheiden gewesen. Ein prinzipieller Unterschied ist wohl kaum gegeben in den beiden Ernährungsarten. Wahrscheinlich spielt die geformte Nahrung im allgemeinen eine um so größere Rolle, je weniger gelöste Stoffe vorhanden sind.

Alles in allem stehen wir hier einer Entdeckung von weittragender Bedeutung gegenüber. Die Perspektiven, die uns Pütter eröffnet hat, sind so völlig neuartig und überraschend, dass über die Wichtigkeit dieser Forschungen kein Wort weiter verloren zu werden braucht.

Polyenergide Kerne.

Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen¹⁾.

Von Max Hartmann.

(Aus dem Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Bekanntlich hat Sachs vor einer Reihe von Jahren den Begriff der Energide in die Biologie einzuführen versucht, wobei er

1) Nach einem am 9. März 1909 in der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin gehaltenen Vortrag.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Wolff Max

Artikel/Article: [Die Ernährung der Wassertiere. Nach den Untersuchungen von A. Pul'tter. 468-481](#)