

Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere.

Von Dr. phil. et med. August Pütter, Bonn.

Vor einiger Zeit¹⁾ ist in dieser Zeitschrift eine Arbeit von Kurt Lantzsch (aus der biologischen Versuchsanstalt für Fischerei, München) erschienen, die sich in ablehnender Weise mit meiner Theorie der parenteralen Ernährung der Wassertiere beschäftigt. Die Tatsache des ablehnenden Standpunktes des Verfassers würde mich nicht zu einer Entgegnung veranlassen, aber die Arbeit enthält so schwere sachliche Mißverständnisse, daß ich glaube, dazu nicht schweigen zu dürfen, zumal die allgemeinen Anschauungen des Verfassers wohl auch die sind, die in dem Institut für richtig gelten, aus dem die Veröffentlichung hervorgegangen ist.

Der Angelpunkt der ganzen Frage ist die Lehre von der Beziehung der Stoffwechselintensität zur Stoffaustauschfläche.

Die Erfahrung lehrt, daß die Intensität des Stoffwechsels bei den verschiedenen Lebewesen, bezogen auf die Masseneinheit, Unterschiede von 4 bis 5 Potenzen von 10 zeigt, und daß dabei die absolut kleinen Organismen den raschesten Stoffwechsel haben. Sie lehrt weiter, daß die Unterschiede der Stoffwechselintensität etwa um 3 Potenzen von 10 geringer werden, wenn man sie auf eine Größe von der Dimension der Fläche bezieht, und daß bei einer solchen Vergleichung die absolut kleinen Wesen nicht mehr durch besonders hohe Stoffwechselintensitäten ausgezeichnet sind, d. h. also, daß die — immer noch beträchtlichen — Unterschiede der Stoffwechselintensität pro Flächeneinheit nicht mehr als Funktion der absoluten Größe erscheinen. Die genauere Untersuchung einzelner Tiergruppen hat dann weiter gelehrt, daß die großen Unterschiede, die der Umsatz pro Masseneinheit zeigt, ganz oder fast ganz verschwinden, wenn als Beziehungsgröße die Einheit der Stoffaustauschfläche (Lungenfläche, Kiemenfläche) gewählt wird.

Die besondere Form, die diese Gesetzmäßigkeit bei den Homiothermen annimmt, beschäftigt uns hier nicht, wo von der Ernährung der Wassertiere die Rede ist. Bei den Fischen habe ich²⁾ (1909) gezeigt, daß eine enge Beziehung zwischen Lineardimension und Umsatz besteht, was später auch von Lindstedt³⁾ (1914) gefunden worden ist. Denselben Nachweis habe ich für Krebse (1909) geführt und auch durch den Vergleich des Umsatzes von Kaulquappe und Frosch die enge Beziehung des Umsatzes zu einer Größe von der Dimension der Fläche aufgezeigt⁴⁾.

In allen den angeführten Fällen kann der Sauerstoffverbrauch als Maß für die Intensität des Stoffwechsels benutzt werden. Dieses Maß ist nicht allgemein anwendbar, denn es gibt ja Lebewesen,

1) Bd. 41 Nr. 3. 1. März 1921.

2) Z. f. allgem. Physiol. Bd. 9, 1909, S. 148—242.

3) Z. f. Fischerei Bd. XIV, Heft 3, 1914, S. 193—245.

4) Vergleichende Physiologie. Jena, G. Fischer, 1911.

die lebhaften Stoffansatz, aber keinen Sauerstoffverbrauch haben (Anaërobie). Auf alle Fälle aber gibt die Größe des Sauerstoffverbrauchs stets einen Minimalwert für den Bedarf an Nährstoffen. Wird alle Nahrung oxydiert und zwar vollständig, d. h. der Kohlenstoff bis zur Kohlensäure, der Wasserstoff bis zum Wasser und der Stickstoff bis zur Salpetersäure, so mißt die Größe des Sauerstoffverbrauchs unmittelbar den Nahrungsbedarf. Sind dagegen außer den Oxydationen auch noch Spaltungen an der Bildung der ausgeschiedenen Stoffwechselendprodukte beteiligt (wie z. B. bei den Gärungserregern), so wird der Nahrungsbedarf durch Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs zu niedrig bestimmt. Ebenso wird der Nahrungsbedarf durch Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs unterschätzt, wenn die Oxydation der Nährstoffe unvollständig ist. Das ist in manchen Fällen leicht erkennbar, wenn der respiratorische Quotient $\left(\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}\right)$ auffallend niedrig ist (s. u.).

Nehmen wir zunächst den Sauerstoffverbrauch allein als Maß für den Nahrungsbedarf, so finden wir, daß dieser Bedarf, bezogen auf die Masseneinheit, um so größer wird, je kleiner die Organismen sind. Die folgenden Zahlen sollen nur als Beispiele diese Grundtatsache der vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels erläutern. Der *Bacillus fluorescens liquefaciens* verbraucht in jeder Stunde auf 1 kg seines Lebendgewichtes 3,9 kg Sauerstoff, ein *Calanus* nur 3,59 g und eine *Scorpaena* gar nur 0,123 g. Das sind Unterschiede, die sich wie 1 : 31700 verhalten. Beziehen wir aber den Umsatz auf die Einheit der Fläche, durch die der Sauerstoff aufgenommen wird, so beträgt die Aufnahme durch 1 m² der aufnehmenden Fläche in einer Stunde bei dem Bazillus 500 mg, bei *Calanus* 480 und bei *Scorpaena* 547 mg, d. h. die Größe der Sauerstoffaufnahme ist in den drei Fällen praktisch gleich.

	Gewicht	Temperatur ° C	Sauerstoffverbrauch		
			pro 1 kg in 1 Stunde mg	pro 1 m ² Fläche in 1 Stunde mg	
<i>Bacillus fluorescens liquefaciens</i>	0,3 · 10 ⁻¹² g	22,0	3 900 000	500	
<i>Calanus spec.</i>	0,75 · 10 ⁻³ g	17,7	3 570	480	
<i>Scorpaena porcus</i>	1,22 · 10 ⁺¹ g	22,3	123	547	Kiemensfläche = 27,5 cm ²
Mensch (bei Zimmer- ruhe)	7,0 · 10 ⁺⁴ g	37,5	458	355	Lungenfläche = 90 m ²

Was lehrt diese Tatsache für die Frage der Möglichkeit einer Ernährung durch Resorption gelöster Nährstoffe, die durch die gleiche Fläche wie der Sauerstoff resorbiert werden?

Wenn eine solche Ernährung überhaupt möglich ist, so ist sie grundsätzlich für Tiere aller Größen möglich, denn die absolut kleinen Formen sind zwar pro Masseneinheit mit mehr resorbierender Fläche versorgt, als die großen, aber in demselben Verhältnis ist auch ihr Nahrungsbedarf größer, so daß sich an dem Verhältnis der resorbierenden Fläche zum Nahrungsbedarf nichts ändert.

Diesen Punkt hat Lantzsch völlig mißverstanden. Er knüpft an die bekannte Tatsache an, daß sich die Bakterien durch Resorption gelöster organischer Verbindungen ernähren und bemerkt dazu, sie seien „am günstigsten gestellt im Verhältnis ihres Volumens zur wirksamen, stoffaustauschenden Oberfläche“. Es handelt sich aber für die vorliegende Frage nicht um das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche, sondern um das des Nahrungsbedarfs zur Oberfläche.

Lantzsch erörtert dann weiter die Frage, ob die Protozoen wohl für eine Ernährung durch unmittelbare Resorption gelöster Nährstoffe geeignet seien und kommt zu dem Ergebnis, sie seien an geformte Nahrung gebunden, weil es in dem von ihm angeführten Versuchen von Öhler nicht gelungen ist, Amöben, Flagellaten und Ciliaten ohne Bakteriennahrung zu züchten. Diesem negativen Ergebnis stehen aber heute positive gegenüber: Es ist R. A. Peters⁵⁾ gelungen, *Paramaecium* in sterilen Kulturen monatelang zu züchten, wobei sie als Nährstoffe Glucose, Histidin, Arginin und Leucin sowie etwas Ammoniumlaktat erhielten. Durch Zucht im hohlgeschliffenen Objektträger im sterilen Medium wurde die Isolierung erreicht und die Tiere dann in Reagensgläser übergeimpft. Das Kulturmedium, das außer den genannten Nährstoffen ein ausgeglichenes Salzgemisch von bestimmter Reaktion enthielt, wurde bei 80° C an drei aufeinanderfolgenden Tagen sterilisiert. Die Sterilität der Paramaecienkultur wurde durch Züchtung auf den üblichen Nährböden geprüft, wobei kein Wachstum von Bakterien auftrat. In einigen Versuchen wurde schon die wichtige Frage nach der Verwertung einzelner Nährstoffe erörtert, wobei sich z. B. ergab, daß bei Verabreichung von nur einer Aminosäure als N.-Quelle, Histidin, Leucin und Arginin ein rascheres Wachstum ergeben als Tryptophan, und daß Glucose durch Fruktose und Galaktose ersetzt werden kann, nicht dagegen durch Maltose.

In der gleichen Kulturflüssigkeit ist es neuerdings Peters⁶⁾ gelungen, auch *Colpidium colpoda* rein zu züchten. Die Kulturen blieben monatelang steril. Die Dichte der Kulturen betrug im Durchschnitt 8—10000 Organismen in 1 ccm. Sämtliche Kulturen stammen von einem einzigen Individuum, das aus einem Heuinfus isoliert und erst 6 mal in steriler Nährflüssigkeit gewaschen wurde, ehe es in die Kulturflüssigkeit kam, in der es sich teilte.

5) Nutrition of the protozoa: The growth of paramoecium in sterile culture medium. Journ. of. Physiol. Bd. 53, Nr. 6, S. CVIII.

6) The substances needed for the growth of a pure culture of *Colpidium colpoda*. Journ. of. Physiol. Bd. 55, Nr. 1/2, S. 1—32, 1921.

Hier haben wir aussichtsreiche Anfänge von wirklichen Reinkulturen von Protozoen, die für die Erforschung der Physiologie dieses Stammes ebenso bedeutungsvoll werden dürften, wie sie es bei Bakterien und Pilzen geworden sind.

Wenn also Lantzsch in Bezug auf die Protozoen sagt: „Sind diese Formen, die durch das Verhältnis Oberfläche : Volum relativ günstig stehen, bereits an geformte Nahrung gebunden, so müssen die bedeutend größeren Formen der Rotatorien und Cruster viel schlechter abschneiden“, so ist dazu zu bemerken: 1. Die angeblich unmögliche Ernährung von Ciliaten-Infusorien durch gelöste organische Verbindungen unter Ausschluß von Bakterien ist bei *Paramacium* und *Colpidium* gelungen. 2. Diese Infusorien gehören zu den stattlichsten Vertretern des Protozoenstammes, *Paramacium* übertrifft manche Rotatorien und Nauplien an Größe und steht in seinen großen Exemplaren kleinen Arten der Copepoden an Größe nicht nach. 3. Es ist ein Irrtum, die Möglichkeit einer Ernährung durch direkte Resorption gelöster Nährstoffe von einer bestimmten Größe abhängig zu machen.

Wenn ich betont habe⁷⁾, daß besonders die absolut kleinen Formen aller Stämme sich durch unmittelbare Resorption gelöster Stoffe ernähren müssen, so lag die Bedeutung dieses Hinweises darin, daß die kleinen Formen in Bezug auf die Aufnahme geformter Nahrung besonders ungünstig stehen. Man denke sich einmal einen Organismus von $10 \mu^3$, der täglich das 140fache seines Bestandes an organischen Stoffen zu sich nehmen soll (wie es bei einem Sauerstoffverbrauch von 500 mg pro 1 m^2 und 1 Stunde nötig ist). Ihre Resorption durch die Oberfläche bieten ebensowenig Schwierigkeiten, wie die Resorption des gelösten Sauerstoffs. Soll aber die gleiche Stoffmenge in Form von Organismen oder von Detritus aufgenommen werden, bei denen nicht die organische Substanz allein, sondern das mehrfache ihrer Menge an Wasser aufgenommen werden muß, so kommt man zu der Forderung, dieses Wesen müsse in etwa 10 Minuten Nahrung aufnehmen, deren Volumen $10 \mu^3$, d. h. ebensoviel beträgt, wie das Volumen des Organismus selber.

In Bezug auf die Bewältigung geformter Nahrung besteht in der Tat eine Abhängigkeit von der absoluten Größe, denn die maximale Menge von Nahrungsbrocken, die zur Zeit in einem Organismus verarbeitet werden kann, hängt von seinem Volumen, nicht von seiner Oberfläche ab. Es kann immer nur ein gewisser prozentualer Anteil des ganzen Organismus aus Nahrung bestehen, die eben verdaut wird. Da nun der Bedarf pro Masseneinheit um so geringer wird, je größer der Organismus ist, so wird die Möglichkeit einer Ernährung durch geformte Nahrung um so eher gegeben sein, je größer das Tier ist.

Die Sache liegt nicht so, daß nur die kleinsten Wesen sich durch

7) Die Ernährung der Wassertiere usw. Jena 1909, S. 147.

Resorption gelöster Nährstoffe erhalten können, sondern vielmehr so, daß erst für relativ große Formen — *ceteris paribus*, d. h. bei ähnlicher Stoffwechselintensität — eine Ernährung durch geformte Nahrung überhaupt möglich wird, während die Bedingungen für die Ernährung durch unmittelbare Resorption gelöster Stoffe bei Wassertieren aller Größen stets die gleichen sind, wie für die Resorption von Sauerstoff.

Bei welcher absoluten Größe die Grenze liegt, unterhalb deren eine Ernährung durch geformte Nahrung nicht mehr möglich ist, das läßt sich allgemein gar nicht sagen, denn das hängt von der spezifischen Intensität des Stoffwechsels ab, und daß diese — auch bezogen auf die Oberfläche — immer noch bedeutende Unterschiede bei verschiedenen Arten und Familien zeigt, wurde schon betont.

Es erwächst also die Aufgabe, den Nahrungsbedarf der Organismen, um die es sich bei einer bestimmten Lebensgemeinschaft handelt, möglichst genau zu ermitteln.

Gehen wir dabei von der Ermittlung des Sauerstoffverbrauches aus, so können wir an kleinen Organismen, die hier in Betracht kommen, nur *Calanus spec.* und *Cyclocypris spec.* anführen, für die solche Bestimmungen vorliegen und die Annahme vollständiger Oxydation der Nährstoffe nahe liegt. Die Stoffe, die als Stoffwechselmaterial in erster Linie in Betracht kommen, eiweißartige, Kohlehydrate und Fette, erfordern, bei einer mittleren Mischung, etwa 1,23 mg Sauerstoff zur vollständigen Oxydation von 1 mg Substanz. Da der Gehalt der Tiere an organischer Substanz etwa 18% beträgt, kann man bei Kenntnis des Sauerstoffverbrauches leicht berechnen, wieviel Prozent des Stoffbestandes täglich als Nahrung zugeführt werden müssen. Ein *Calanus* von 0,731 mg Frischgewicht, entsprechend 0,132 mg organischer Substanz verbraucht bei 17,7° täglich 0,0627 mg Sauerstoff. Durch diese Menge werden 0,051 mg organische Substanz vollständig oxydiert, d. h. 38,7% des eigenen Stoffbestandes. Diese Menge muß demnach als Nahrung zugeführt werden.

Eine *Cyclocypris* von 0,01 mg Frischgewicht entsprechend 0,0018 mg organischer Substanz verbraucht bei 18° pro Tag 0,00086 mg Sauerstoff, durch die 0,0007 mg organische Substanz vollständig oxydiert werden, d. h. 39,0% des eigenen Stoffbestandes.

Ein anderer Weg zur Ermittlung des Nahrungsbedarfs besteht in der Beobachtung der Abnahme an organischer Substanz im Hunger. Als Beispiel für eine Form, deren Umsatz hier von Bedeutung ist, lasse ich eine solche Berechnung über *Daphnia* nach Zahlen von Korb⁸⁾ folgen. Es wurde je eine gewisse abgemessene (nicht gezählte) Menge der Tiere in Gefäße mit 1 Liter Leitungswasser getan und im Laufe von 11 Tagen 10 Bestimmungen gemacht. Der Versuch wurde vom 10. bis 21. Dezember ausgeführt bei einer nicht

8) Internat. Revue d. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. 3, 1911, S. 496—505.

näher mitgeteilten Zimmertemperatur. Bestimmt wurde die Menge der Trockensubstanz, die in der ganzen Menge der Tiere enthalten war. Da derselbe Autor die Trockensubstanz einer *Daphnia* auf 0,127 mg angibt, müssen in dem Versuch etwa je 1500 bis 1600 Tiere enthalten gewesen sein.

Die Erfahrungen über den Verlauf des Hungers lehren, daß in ihm täglich ein bestimmter Prozentsatz des Stoffbestandes umgesetzt wird, und daß der Nahrungsbedarf eines Tieres, d. h. die Menge von Nährstoffen, die geeignet ist, das Tier ins Stoffwechselgleichgewicht zu bringen, stets größer ist als der Umsatz zu Anfang des Hungers.

Die erste dieser Erfahrungen bestätigt sich gut an den Zahlen über die hungernden Daphnien, wenn man bedenkt, daß die Art der Bestimmung Fehler von mindestens 0,0176 g als wahrscheinlich zuläßt. Zu Beginn des Versuchs, dem zwei andere mit anderen Bedingungen parallel gingen, wurde die Stoffmenge festgestellt zu: 0,2076 g, 0,1994 g und 0,1900 g, also im Mittel 0,1990 g mit der erwähnten Fehlerbreite.

Wenn täglich ein bestimmter Prozentsatz des Bestandes umgesetzt wird, so beträgt (bei konstanter Temperatur) der Bestand y zur Zeit t , die in Tagen zu messen ist:

$$y = A \cdot e^{-kt}.$$

Hier bedeutet A den Stoffbestand zu Beginn des Versuches, e die Basis der natürlichen Logarithmen und k die Beizahl, die die Geschwindigkeit des Stoffverbrauches mißt. Wie die folgende Tabelle zeigt, läßt sich der Verlauf des Abhungers mit einem $k = 0,17$ recht gut darstellen. Für die ersten drei Tage, in denen der Stoffverlust größer ist, als dem Durchschnitt der ganzen Zeit entspricht, würde $k = 0,243$ zu setzen sein. Der Verlauf des Hungers ist also derartig, daß täglich etwa 17%, in den ersten Tagen vielleicht sogar 24,3% des Bestandes veratmet werden. Die Übereinstimmung zwischen der Beobachtung und Berechnung könnte besser sein, wenn die Fehler verringert würden, die sich daraus ergeben, daß es nicht eine bestimmte Anzahl von Tieren ist, die dem Versuch unterworfen wurden, und wenn für Konstanz der Temperatur im Verlauf des ganzen Versuches gesorgt worden wäre. Es macht den Eindruck, als sei die Temperatur in der zweiten Hälfte des Versuches niedriger gewesen als in der ersten.

Die mittlere Zimmertemperatur im Dezember wird man auf nicht mehr als 14° C veranschlagen dürfen. Bei dieser Temperatur würde es also nicht möglich sein, eine *Daphnia* mit einer täglichen Nahrungszufuhr von 17 bis 24% ihres Stoffbestandes im Stoffwechselgleichgewicht zu erhalten. Nach den allgemeinen Erfahrungen der Stoffwechsellehre wird man mindestens 20% mehr an Nahrung zuführen müssen, um Gleichgewicht zu erreichen, d. h. 20,5 bis 29,3%. Da dieser Wert sich auf eine Temperatur von ca. 14° bezieht, wären bei 17,7° — bei der der Verbrauch von *Calanus* bestimmt ist — etwa

40% mehr, d. h. 39 bis 41% Bedarf zu erwarten. *Daphnia* und *Calanus* sind nahezu gleich groß und der Verbrauch bei *Calanus* beträgt 38,7%. Wir haben also auf beiden Wegen einen Nahrungsbedarf von gleicher Größe gefunden.

Verlauf des Stoffverbrauches im Hunger bei *Daphnia*.
Trockensubstanz der Daphnien

	beobachtet	berechnet
Tag 0	0,1990 g	0,2100 g
„ 1	0,1416 „	0,1760 „
„ 2	—	0,1500 „
„ 3	0,0974 „	0,1266 „
„ 4	0,1300 „	0,1070 „
„ 5	0,1176 „	0,0900 „
„ 6	0,0918 „	0,0760 „
„ 7	0,1016 „	0,0636 „
„ 8	0,0876 „	0,0540 „
„ 9	—	0,0455 „
„ 10	0,0686 „	0,0383 „
„ 11	0,0472 „	0,0322 „

Wie bedeutend man den Nahrungsbedarf unterschätzen kann, wenn man sich nur auf die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs beschränkt, mag ein Beispiel zeigen, das auch von unmittelbarer Bedeutung für unsere Frage ist. Den Sauerstoffverbrauch von *Colpidium colpoda* fand Wachendorff⁹⁾ zu 2523 mg für 1 kg und 1 Stunde bei 17°. Daraus ergibt sich, daß ein Tier von 0,000153 mg Frischgewicht pro Tag 0,0000093 mg Sauerstoff verbraucht. Der Wassergehalt von *Colpidium* ist nicht bekannt, dürfte aber mit 85% eher zu niedrig als zu hoch angenommen sein. Es würde dann ein Tier 0,0000228 mg organische Substanz enthalten. Würde der Sauerstoff zur vollständigen Oxydation von Nährstoffen verbraucht, so könnten mit den $9,30 \cdot 10^{-6}$ mg Sauerstoff, die täglich von einem Tier verbraucht werden, $7,55 \cdot 10^{-6}$ mg Nahrung verbrannt werden, d. h. 33% des Bestandes an Körperstoffen.

Dann müßte aber der respiratorische Quotient etwa 0,8 bis 0,9 sein. Tatsächlich beträgt er bei 17° im Mittel nur 0,34. Das bedeutet, daß der Sauerstoff nicht zur vollständigen Oxydation der Nährstoffe verbraucht wird, sondern daß Stoffe als Endprodukte übrig bleiben, die noch weiteren Sauerstoff verbrauchen würden, um in Kohlensäure übergeführt zu werden. Die Menge der verarbeiteten Nahrung muß also größer sein, als 33% des Bestandes.

Zur Ermittlung des wirklichen Stoffverbrauches hilft uns hier wieder die Kenntnis der Abnahme des Sauerstoffverbrauchs im Hunger. Der angeführte Wert für den Sauerstoffverbrauch stammt aus einem

9) Z. f. allgem. Physiol. Bd. 13, 1911, S. 105—110.

Versuch von 6,5 Stunden Dauer. In Parallelversuchen wurde bei Tieren gleicher Herkunft der Verbrauch in 22 bzw. 23 Stunden ermittelt. Da ergab sich folgendes. 1 Million Tiere verbrauchen:

im Mittel der Stunden 0 bis 6,5 pro Stunde 0,386 mg
 im Mittel der Stunden $\left\{ \begin{array}{l} 6,5 \text{ " } 22,0 \text{ " } \text{ " } 0,144 \text{ " } \\ 6,5 \text{ " } 23,0 \text{ " } \text{ " } 0,157 \text{ " } \end{array} \right\} 0,15 \text{ mg}$

Damit haben wir den Verbrauch in zwei Punkten einer Hungerkurve und können daraus berechnen, wie groß der Verbrauch im Beginne des Versuches ist und mit welcher Geschwindigkeit er abnimmt, denn der Verbrauch (y) ist ja beim Hunger der jeweilig vorhandenen Menge der Körperstoffe proportional, ist also in jedem Zeitpunkte (t)

$$y = A \cdot e^{-kt}$$

wenn A den Verbrauch für $t = 0$ bedeutet und k die Beizahl, die die Geschwindigkeit der Abnahme mißt. Zur Bestimmung von A und k haben wir die beiden Gleichungen

$$0,386 = A \cdot e^{-3,25 k}$$

$$0,150 = A \cdot e^{-14,5 k}$$

Die Auflösung der Gleichungen ergibt $A = 0,5$, $k = 1,97$. Das bedeutet, daß *Colpidium* im Augenblick der Nahrungsentziehung nicht 0,386 mg (pro 1 Million Tiere und 1 Stunde) verbraucht, sondern 0,5, daß also der Nahrungsbedarf, berechnet aus dem Sauerstoffverbrauch, nicht 33% beträgt, sondern 42,5%. Die Beizahl $k = 1,97$ aber lehrt uns, daß bei einer Stoffwechselintensität, wie sie im Augenblick der Nahrungsentziehung besteht, pro Tag 197%, d. h. etwa das Doppelte des eigenen Stoffbestandes verarbeitet werden würde, also 4,65 mal soviel, als wir aus dem Sauerstoffverbrauch berechnet hatten. Ziehen wir nun weiter in Betracht, daß alle diese Zahlen sich auf Hungerstoffwechsel beziehen und daß zur Erhaltung des Stoffwechselgleichgewichtes etwa noch 20% mehr an Nährstoffen erforderlich sind, so ergibt sich der wirkliche tägliche Nahrungsbedarf eines *Colpidiums* von etwa 100 μ Länge und 0,000153 mm^3 Volumen zu 235% des eigenen Stoffbestandes. Es müssen also etwa 10% des eigenen Bestandes an Stoffen in jeder Stunde aufgenommen werden, wenn kein Verhungern eintreten soll.

Wir haben also für 4 Tiere, die als Repräsentanten wichtiger Gruppen des Zooplanktons anzusehen sind, eine sichere Basis für die Beurteilung ihres Nahrungsbedarfs, und dieser beträgt bei:

Gattung	Volumen	täglicher Nahrungsbedarf
<i>Calanus</i> 17,7°	0,731 mm^3	38,7% des eigenen Stoffbestandes
<i>Daphnia</i> ca. 14°	0,7 mm^3	21—29% " " "
<i>Cyclopris</i> 18°	0,01 mm^3	39,0% " " "
<i>Colpidium</i> 17°	0,000153 mm^3	235% " " "

Vermag das Pflanzenplankton, vermag besonders das Nannoplankton des Süßwassers ein solches Nahrungsbedürfnis zu befriedigen?

Lantzsich kommt zu dem Resultat: „Die Nahrungszufuhr, das Mindestmaß des Konsums beträgt für die Zooplanktonten etwa 5% des Eigenvolumens.“ Gibt aber für den Mansfelder See, den Colditz untersucht hat, Werte bis zu 40% des Eigenvolumens und für die Teichgewässer nach Dieffenbach gar bis 60% des Eigenvolumens als Nahrungsmenge aus dem Nannoplankton an.

Diese Zahlen kommen durch ein höchst seltsames Rechenkunststück heraus, das an zwei Beispielen erläutert werden mag:

Im Zuger See findet Lantzsich in 5 m Tiefe:

im Tagfang	58850 μ^3	}	an Zooplankton in 1 cem
im Nachtfang	646800 μ^3		
			an Nannoplankton im Tagfang 58000 μ^3
”	”		im Nachtfang 40200 μ^3 .

Er schließt nun: das Nannoplankton hat in der Nacht abgenommen: wenn wir annehmen, daß in 3 Tagen und Nächten, ohne Wirkung der Vernichtung, eine Verdoppelung stattfände, so müßte es von 58000 auf 77200 μ^3 zugenommen haben; es hat auf 40200 abgenommen, also sind $77200 - 40200 = 37000 \mu^3$ gefressen worden und zwar von 646808 μ^3 Zooplanktonten.

Die Unmöglichkeit, auf diese Weise sinngemäße Zahlen zu erhalten, ist leicht einzusehen: Was würde Lantzsich über die Vernichtung der Nannoplankton durch Fraß der Zooplanktonten in einer Lebensgemeinschaft sagen, in der er Tag und Nacht gleiche Mengen Nannoplankton fände? Er würde natürlich sagen, es sei im Laufe eines ganzen Tages $\frac{1}{3}$ des Bestandes gefressen worden. Das ist aber keine Berechnung aus den beobachteten Zahlen, sondern nur eine ganz grobe Schätzung der Vermehrungsgeschwindigkeit des Pflanzenplanktons, die außerdem wahrscheinlich viel zu hoch ist, denn da die Teilungen anscheinend überwiegend in den Nachtstunden vor sich gehen, müßte man dann $\frac{1}{3}$ aller Nannoplanktonten in Teilung finden, was meines Wissens nicht mit der Erfahrung übereinstimmt. Findet er aber gar, daß beim Vergleich des Nachtfanges mit dem Tagfange, dem er folgt, das Volumen des Nannoplankton zugenommen hat, so kann er gar nichts über die Zehrung durch das Zooplankton sagen. Dies trifft in dem letzten Zahlenbeispiel, das Lantzsich anführt, tatsächlich zu, und er sagt: „Hier überwiegt der Überschuß, d. h. es wird weniger gefressen an Nannoplankton als durch Teilungsgeschwindigkeit und Zufuhr aus den oberen Schichten produziert wird.“ Mit diesen letzten Worten ist aber ein Punkt von grundlegender Wichtigkeit zaghast gestreift! Die kleinen Lebensbezirke, die Lantzsich betrachtet, stehen in dauerndem Austausch miteinander, die Nannoplanktonten sinken ab oder werden durch Konvektionsströme verschoben, die Zooplanktonten, besonders die größeren,

wandern auf und ab und so findet man sie bald in dieser, bald in jener Schicht. Sinngemäßerweise kann man daher nur die Fänge von derselben Stelle, die zu Tag- und Nachtzeit in verschiedenen Tiefen gemacht sind, zu Mittelwerten zusammennehmen und z. B. sagen: Nach den Stichproben, die je bei Tag und Nacht aus 5 und aus 10 m Tiefe im Zuger See entnommen sind, ergibt sich als Tagesmittel der ganzen Schicht ein Bestand von $504425 \mu^3$ Zooplankton (in 1 ccm) und $37925 \mu^3$ Nannoplankton. Wenn wir den Vermehrungsfuß — willkürlich — auf $\frac{1}{3}$ pro Tag ansetzen, so steht der Zooplanktonmenge ein Volumen von $12642 \mu^3$ als tägliche Nahrung zur Verfügung, das bedeutet für den Tag 2,5% des Eigenvolumens. Für den Mansfelder See findet man auf diese Weise, daß dem Zooplankton 21,5% des Eigenvolumens als tägliche Nahrungsmenge zur Verfügung stehen und in dem von Dieffenbach untersuchten Teich 20%.

Aber sind diese Zahlen über die maximale Menge geformter Nahrung, die ein Gewässer liefern kann, wirklich brauchbar? Darf man sagen, der Zuger See stelle seinen Zooplanktonten täglich 2,5% ihres Eigenvolumens an Nahrung zur Verfügung, die kleinen anderen Gewässer 20—22%?

Daß der Vermehrungsfuß des Nannoplankton bei dieser Schätzung sehr hoch angesetzt ist, habe ich schon betont, will aber an diesen Punkt keine weitere Kritik ansetzen, sondern etwas anderes als weit wichtiger herausstellen. Der Berechnung der Produktion an geformter Nahrung liegt die Voraussetzung zugrunde, daß alle Formen des Nannoplankton unterschiedslos quantitativ von den Zooplanktonten, d. h. hier von den Rotatorien und Kleinkrebsen verdaut werden. Diese Annahme aber ist falsch. Man kann sich doch nicht einfach über die sorgfältigen Darmuntersuchungen von Einar Naumann¹⁰⁾ hinwegsetzen, in denen in bündigster Weise gezeigt worden ist, daß nur einige wenige besonders hinfällige Formen des Zwergenauftriebs bei der Aufnahme in den Darm der Kleinkrebse zerstört und dann aufgelöst werden, daß aber die ganze große Masse des Nannoplankton den Darm der Entomostraken passiert ohne verdaut zu werden, daß sie im Enddarm genau so unverändert anzutreffen sind, wie im Anfangsteil des Darmes. Wie viele Prozente des ganzen Bestandes an Nannoplankton die Formen ausmachen, die regelmäßig verdaut werden, wie viele von den Formen, die für gewöhnlich unverdaut bleiben, doch infolge zufälliger Verletzungen im Darm zugrunde gehen und somit ausgenutzt werden können, darüber lassen sich keine sicheren Zahlenangaben machen. Nach Naumanns Beobachtungen kann es sich jedenfalls nur um einen recht geringen Anteil handeln.

Für die Ernährung des Zooplankton kommen also nicht die 2,5 bis 22% des Eigenvolumens in Betracht, sondern nur ein geringer Bruchteil hiervon, der $\frac{1}{10}$ wohl kaum erreichen dürfte.

10) Lunds Universitets Arskrift N. F. Acd. 2. Bd. 14. Nr. 31. Lund 1918.

Gegenüber einem Nahrungsbedarf, der für die größten der Formen, die hier in Frage kommen, schon 21 bis 39% des Eigenbestandes beträgt, bei noch recht stattlichen Formen, wie *Colpidium*, schon 235% erreicht und nach den Gesetzen der physiologischen Ähnlichkeit bei kleineren Arten noch ganz bedeutend größer sein muß, vermag das Nannoplankton als geformte Nahrung nur Bruchteile eines Prozentes bis (im äußersten Falle) vielleicht 2% des Eigenvolumens zur Verfügung zu stellen.

Die Zahlen, durch die Lantzsich meine Anschauung von der parenteralen Ernährung der Wassertiere widerlegen zu können glaubt, führen bei kritischer Bewertung abermals zu dem Resultat, das ich seit 1907 mehrfach verteidigt habe: daß die Leiber der Planktonpflanzen keine genügende Nahrung für die Planktontiere bilden. Mit seiner Anschauung setzt sich Lantzsich auch zu Naumann in Gegensatz, der auf Grund seiner Studien, die dem Süßwasser gelten, zu dem Resultat kommt, daß die von mir rechnerisch erwiesene Unzulänglichkeit der Nahrung im alten Sinne, „experimentell noch mehr pointiert worden“ sei.

Für die bisherigen Erörterungen war es gleichgültig, ob die Tiere, deren Nahrungsbedarf untersucht wurde, in einem faulenden Heuaufguß, in Tümpeln, Teichen oder Seen oder im Meere leben, mit anderen Worten, ob sie in einem unabhängigen Lebensbezirk leben, der in sich alle Bedingungen zur Erhaltung eines Gleichgewichtes von Verbrauch und Neubildung organischer Stoffe enthält, oder in einem abhängigen, dem in Form von organischem Detritus oder gelösten Stoffen Energie- und Stoffquellen zufießen.

Wenn die Physik der Atmosphäre sich die Betrachtung der meteorologischen Erscheinungen dadurch vereinfacht, daß sie die Vorgänge als adiabatisch betrachtet, also so, als ob durch die Grenzen des Gasvolumens hindurch, das gerade untersucht wird, kein Energieaustausch stattfindet, so entspricht dem die Vereinfachung der Probleme, die sich ergibt, wenn man das Verhältnis der Produzenten zu den Konsumenten im Plankton eines unabhängigen Lebensbezirkes untersucht, bei dem in der Beobachtungszeit keine merkbare Menge organischer Stoffe von außen in das untersuchte Volumen hineingebracht wird, oder aus ihm hinausgeht.

Für einen solchen Lebensbezirk, für das Meer, habe ich die Frage nach der Herkunft der organischen Nahrung der Zooplankton erörtert, und bin zu dem Ergebnis gekommen, daß die Lieferung der Nahrung eine Funktion der Fläche der Planktonalgen ist. Der Gang des Beweises ist folgender: Die Leiber der Planktonalgen (und Bakterien) sind als Nahrung unzureichend. Detritus, der aus den Leibern der Phyto- und Zooplanktonen entsteht, kann nur einen geringen Zuschuß bedeuten, solange es sich um einen unabhängigen Lebensbezirk handelt. Die Planktonalgen liefern, wie experimentell erwiesen,

urch Zerlegung von Kohlensäure soviel Sauerstoff, daß sich daraus eine Zuckerproduktion berechnen läßt, die das vielfache des Volumens der Planktonalgen beträgt. Es kann also nur ein kleiner Teil der Assimilate in den Leibern der Algen gespeichert werden, der weitaus größte Teil muß an das Wasser abgegeben werden. Daß diese Leistung der Algen einer Größe von der Dimension der Fläche proportional ist, das ergibt sich ebenso aus stoffwechselphysiologischen Überlegungen, wie aus der Erwägung, daß die zugeführte Sonnenenergie auf die Chlorophyllkörner entsprechend deren Querschnitt auftritt, also ihre Wirkung proportional einer Größe von Flächendimension entfaltet. Ich freue mich feststellen zu können, daß Einar Naumann¹¹⁾ bis zu diesem Punkte meiner Beweisführung zustimmt. Wenn er sich die Stoffe, die von den Algen ausgeschieden werden, als solche vorstellt, die im Wasser ausgeflockt werden, so ermag ich dieser Ansicht allgemein nicht zuzustimmen, möchte aber doch darauf hinweisen, daß auch ich¹²⁾ diese Möglichkeit erwogen und untersucht habe, die mögliche Bedeutung solcher Schleimproduktion abzuschätzen, wobei ich zu dem Ergebnis kam, daß diese Stoffquelle zwar nicht vernachlässigt werden darf, daß sie aber doch kaum auch nur 1/4 der gesamten Menge abgegebener Assimilate betragen dürfte, wenn man von einzelnen Ausnahmefällen absieht, wie etwa die Meererschleimung im Triester Golf nach Cori.

Für abhängige Lebensbezirke, wie Teiche oder Tümpel, ja auch noch kleinere Binnenseen sie wohl meist darstellen, liegen die Dinge erwickelter, denn hier muß immer mit dem Zustrom von Detritus der gelösten Stoffen gerechnet werden, deren organischer Anteil aus anderen Lebensbezirken stammt.

Würde z. B. ein Vergleich zwischen der produzierenden Algenfläche eines solchen kleinen Gewässers und der konsumierenden Fläche des Zooplankton zu dem Ergebnis führen, es sei zu wenig Produktionsfläche da, so könnte hieraus nicht der Schluß abgeleitet werden, daß die Anschauung über die Abgabe der Assimilate der Algen an das Wasser und deren Verwertung durch die Tiere falsch sei, sondern nur der, daß der Lebensbezirk abhängig sei, und Zuschüsse von außen erhalten müsse.

In dem Bestreben, meine Anschauungen über das Verhältnis von Produzenten und Konsumenten zu widerlegen, läßt sich Lantzscher Erörterungen verleiten, die nicht unwidersprochen bleiben können.

Zunächst teilt er eine Reihe von Erfahrungen mit, aus denen die räumliche und zeitliche Abhängigkeit der Entwicklung des Zooplanktons vom Nannoplankton hervorgeht. Was diese zur Entscheidung der Frage in seinem Sinne beitragen können, ist mir nicht erfindlich, denn

11) Biol. Zentralbl. 39. Bd. 1919.

12) Ernährung der Wassertiere u. s. w. Jena 1909, S. 130.

gleichviel, ob die ernährungsphysiologische Beziehung zwischen Nannoplankton und Netzplankton, zwischen Produzenten und Konsumenten derart ist, daß die Produzenten von den Konsumenten gefressen werden, oder so, daß die Produzenten die Fabriken darstellen, von deren Fabrikaten die Konsumenten leben, stets werden räumliche und zeitliche Beziehungen zwischen den beiden Gruppen bestehen müssen.

Es wäre übrigens verführerisch doch auf dieses Verhältnis etwas näher einzugehen, und zu zeigen, daß die zeitlichen und räumlichen Grenzen für die Wirkung gesteigerter Abgabe von Assimilaten an das Wasser viel weiter gesteckt sind, als für die Volumenzunahme der Nannoplanktonalgen. Denn wenn sich z. B. das Maximum der Cladozerenentwicklung so weit gegen das Nannoplanktonmaximum „verschieben“ kann, daß das Cladozerenmaximum mit dem Nannoplanktonminimum zusammenfällt, wie Colditz gezeigt hat, so wirkt der Satz, den Lantzsich an die Erwähnung dieser Tatsache schließt, „doch dokumentiert die Betrachtung der Jahreskurve deutlich die Abhängigkeit beider Formengruppen“, als recht matt in einer Beweisführung gegen eine Anschauung, die viel eher imstande ist, solch zeitliches Auseinanderfallen der Maxima zu erklären, als die von Colditz oder Lantzsich.

Auf eine Frage der räumlichen Beziehung von Produzenten und Konsumenten, sei noch hingewiesen. Lantzsich schreibt: „kann man annehmen, daß in Tiefen unter 100 m das Phytoplankton noch Sekrete ausscheidet, die den Crustern das Leben fristen lassen?“ und fährt fort: „... die Annahme, daß die Konvektionsströmungen genügend gelöstes Material aus den oberen dichter bevölkerten Schichten in die Tiefe tragen, wird ebenfalls nicht ausreichen, da die Verdünnung immer stärker wird und die gelöste organische Substanz für die wenig angepaßten Copepoden und andere Kleinkrebse kaum nutzbar sein wird.“

Da haben wir im kleinen die Frage aufgerollt, die im Meere in Form des Problems der Ernährung der Tiefseetiere auftritt, und zu Rettung der üblichen Anschauung von der Ernährung der Tiere mittelgeformte Nahrung, durch das bekannte „Märchen vom Nahrungsregen“ beantwortet wird. Seltsamerweise ist ein Gesichtspunkt in der Erörterung dieser Frage nicht berücksichtigt worden: woher stammt denn der Sauerstoff der tiefen Schichten? Er kommt doch ganz sicher aus Oberflächenschichten, die ihm entweder aus der Luft aufnehmen oder — und das ist wohl das häufigere — durch die Tätigkeit der Planktonalgen mit ihm angereichert werden. Warum findet Lantzsich die Beförderung gelöster organischer Stoffe durch Konvektion unwahrscheinlich, die für den Sauerstoff sicher ist? Und was die Menge anlangt, so wolle man sich doch endlich klar machen, daß sich gegen die Möglichkeit genügender Mengen gelöster Nährstoffe in der Tiefe so lange nichts stichhaltiges einwenden läßt, wie genügend Sauerstoff für die Tiere vorhanden ist. Sie verwenden ja doch den Sauerstoff bei der „Atmung“ dazu, organische Stoffe, Nährstoffe, zu oxydieren, um

brauchen immer etwa 25 % Sauerstoff mehr, als Nährstoffe. Kommt also in die Tiefe des Wassers so viel Sauerstoff, wie zur Erhaltung des Stoffwechsels der Tiere erforderlich ist, so liegt kein Grund vor, für gelöste organische Verbindungen diesen Weg als ungangbar zu bezeichnen.

Sehr befremdlich sind die Ausführungen, die Lantzsch an den Vergleich zwischen den Flächen der Produzenten und Konsumenten knüpft. Ich habe hier zuerst erfahren, daß ich einen „Oberflächensatz“ aufgestellt habe, nach dem die Flächen der Produzenten gleich der der Konsumenten sein sollen. Dieser Oberflächensatz hat sich, wie Lantzsch mitteilt, für das Süßwasser nicht bewährt, denn durch eine recht grobe Überschlagsrechnung findet er, daß die Fläche der Produzenten etwa 25 mal so groß wie die der Konsumenten ist.

Wie steht es mit diesem Vergleich?

Im Jahre 1909 schrieb ich¹³⁾ bei Berechnung der Flächen für Produzenten und Konsumenten im Plankton von Laboe: „Die mittlere Fläche der Produzenten übertrifft . . . die mittlere Fläche der Konsumenten um das vierfache, und wir würden den Schluß ziehen, daß die Produktion in der untersuchten Oberflächenschicht von 15 m Dicke den Bedarf der Konsumenten nicht nur deckt, sondern viermal so viel Stoffe liefert, daß also $\frac{3}{4}$ der produzierten Stoffe für andere, ärmere Meeresteile disponibel würden.“

„Nun darf man diese Zahl freilich nicht überschätzen, ist sie doch hervorgegangen aus einer ganz schematischen Grundannahme, daß nämlich die Produktion pro Flächeneinheit der Algen ebensogroß sei, wie der Verbrauch pro Flächeneinheit der Tiere und Bakterien. Wir können also ebensogut jetzt am Schluß sagen: Zur vollständigen Deckung des Stoffbedarfs der chromophyllfreien Algen, der Bakterien, Protozoen und Metazoen im Plankton von Laboe, reicht es aus, wenn die Algen pro Flächeneinheit $\frac{1}{4}$ der Stoffmenge produzieren, wie die Tiere verbrauchen.“

Von der Forderung einer Gleichheit der Konsumenten und Produzentenfläche kann gar keine Rede sein. Die Gegenüberstellung der beiden Flächengrößen soll nur zeigen, daß da, wo die Volumina der Produzenten nicht hinreichen um den Nahrungsbedarf der Konsumenten zu decken, doch ihre aktive Oberfläche größer ist als die der Verbraucher, so daß sie den Bedarf decken können, sofern ihre Ausscheidung verwertbarer Stoffe pro Flächeneinheit von der gleichen Größenordnung ist, wie der Verbrauch der Konsumenten pro Flächeneinheit.

Wäre die Zahl, die Lantzsch für das Verhältnis der Flächen gibt, richtig, so hätten wir es entweder mit Produzenten zu tun, die pro Flächeneinheit sehr wenige Assimilate abgeben, oder es müßte

13) Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909, S. 135.

die Produktion aus Nährstoffen den Verbrauch weit übertreffen. Die Rechnung, die Lantzsich aufstellt, hat aber grundsätzliche Fehler. Ich sehe davon ab, daß es wohl besser gewesen wäre, die kleine Mühe aufzuwenden, die eine etwas mehr ins einzelne gehende Berechnung der Flächen erfordert hätte, und verweise nur auf zwei Punkte: 1. läßt der Autor in seiner Berechnung der Zehrer die Bakterien ganz fort und 2. trennt er Bezirke, die unbedingt zusammengefaßt werden müssen, denn die Forderung kann, gerade wenn es sich um die Ausnutzung gelöster Stoffe handelt, keinesfalls sein, daß zu jeder Zeit in jedem Teil einer Wassersäule die Produzentenfläche von der Größenordnung der Konsumentenfläche sei, sondern nur, daß der Mittelwert der sich aus den Stichproben ergibt, die in verschiedenen Tiefen zu verschiedenen Tageszeiten gemacht werden, dieser Bedingung genügt. Fassen wir, um einen solchen Wert zu bekommen, die Angaben für den Zuger See (S. 130) zusammen, so ergibt sich der mittlere Durchmesser der Nannoplanktonen zu $4,7 \mu$ und die Produzentenfläche ist nur 4,55 mal so groß als die des Zooplankton. Wie groß aber ist die ganze Fläche der Konsumenten? Außer den Zooplanktonen sind ja die Bakterien, die Lantzsich vergessen hat, da, und erfordern viele organische gelöste Nahrung. Für Laboe konnte ich es wahrscheinlich machen, daß die aktive Oberfläche der Bakterien im Jahresmittel fast ebenso groß ist, wie die Gesamtfläche aller anderen heterotrophen Organismen, Protozoen und Metazoen, zusammengenommen. Zahlenangaben für das Süßwasser zu machen bin ich nicht in der Lage, doch sind ja die hohen Bakterienzahlen bekannt, die in Flüssen und Seen und gar erst in Teichen und Tümpeln zu finden sind. Setzen wir die aktive Fläche der Bakterien auch nur gleich der der Zooplanktonen, so bleibt in dem Beispiel des Zuger Sees nur ein Verhältnis der produzierenden zur verbrauchenden Fläche wie 1:2,3. Jedenfalls zeigt die Flächenvergleiche für das Süßwasser, daß auch da, wo die Volumina des Nannoplankton den Nahrungsbedarf des Zooplankton nicht zu decken vermögen — denn dies gilt, wie ich oben gezeigt habe, für die hier besprochenen Gewässer — die Fläche der Nannoplanktonorganismen größer ist als die des Zooplanktons und daher auch die Ernährung bedeutender Mengen von Bakterien zu bestreiten vermag, wie sie in den Gewässern vorhanden sind.

Gegenüber den Ausführungen von Lantzsich muß ich also meine Anschauungen über die Ernährung der Wassertiere und den Stoffhaushalt der Gewässer in vollem Umfange aufrecht erhalten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Pütter August

Artikel/Article: [Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere.
72-86](#)