

Ernährungsstrategien von Nesseltieren

Dietrich Schlichter

The trophic strategies of *Heteroxenia fuscescens* living in shallow tropical waters were studied. Structural and physiological adaptations show that particulate food is of less nutritional importance than the uptake of organic material, dissolved in the sea and the utilization of assimilates of cytosymbiotic algae, as well as the zooxanthellae themselves. The external and internal surfaces of the tentacles are enlarged by featherlike pinnules, facilitating on the one hand the epidermal uptake of dissolved organic compounds on the other hand well illuminated spaces are formed in which large numbers of zooxanthellae can be "cultivated". Zooxanthellae which are expelled from gastrodermal cells are taken up exclusively by the mesenteric filaments of the dorsal mesenteries, decomposed and utilized there. Most of the assimilates released from the zooxanthellae appear in the coelenteron. One part of the photosynthates is distributed within the gastric channel system and is taken up by developing stages living there; the other part reaches the epidermis extracorporally through the pharynx and the sea. The pharynx as well as the epidermis absorbs these photoassimilates. The epidermal uptake capacity serves two main purposes: 1) utilization of external organic material dissolved in the sea, 2) reduction of the loss of internal, self produced organic compounds which escape from the gastric cavity due to the polyfunctionality of the coelenteron.

Alcyonaria, Cnidaria, dissolved organic material uptake, epidermal nutrition, extracorporal transport, photoassimilates, polytropy, trophic strategies, zooxanthellae.

1. Einführung

Die mannigfachen Beziehungen, die zwischen Nesseltieren und ihren symbiontischen Algen bestehen, werden bereits seit TREMBLEY (1744) untersucht. Vorteile, die beiden Partnern aus dem Zusammenleben erwachsen, wurden in vielen Experimenten nachgewiesen. Übersichtsarbeiten zur Gesamtthematik haben u.a. MUSCATINE (1974) und TRENCH (1979, mit über 140 Literaturzitaten) veröffentlicht. Die beiden Partner der Symbiose bilden zum einen eine körperliche Einheit, zum anderen sind die heterotrophen und autotrophen Stoffwechsel eng miteinander verzahnt. (Der Begriff Symbiose wird im folgenden im engen deutschen Verständnis gebraucht, d.h. entsprechend dem Mutualismusbegriff).

Die "Tier-Pflanzen-Union", die durch den Zusammenschluß entstand, ist, verglichen mit der Leistungsfähigkeit der beiden Einzelkomponenten, weit besser an Veränderungen im Lebensraum angepaßt. Dies trifft insbesondere für die Energieversorgung zu, wo durch die Kooperation ein hohes Maß an trophischer Flexibilität erreicht wurde. Primärproduzenten und Primärkonsumenten bilden die kürzeste Nahrungskette. Der Energietransfer und der Stoffaustausch zwischen den Partnern hat ein kaum noch zu steigendes Maß an Effizienz erreicht.

Viele Nesseltierarten, also die Primärkonsumenten, sind gleichzeitig auch noch Sekundärkonsumenten und/oder Saprophagen. Dies hat wichtige Konsequenzen für die Versorgung der Algen mit Nährsalzen: z.B. Zufuhr von Stickstoff- oder Phosphorverbindungen, die von partikulärer Nahrung stammen.

Autotrophe und heterotrophe Stoffwechselleistungen sind innerhalb einer Zelle miteinander gekoppelt. Diese Cytosymbiose stellt daher ein ideales System dar, die cyclische Verwendung von Substanzen und den verlustarmen Transfer von Energie und Nährstoffen von einer Trophiestufe zur nächsten zu analysieren. Der Stoffkreislauf ist zum Teil auf zellulärer Ebene innerhalb des 'Doppelwesens' kurzgeschlossen. Destruenten sind an der Rückführung von Nährsalzen zu den Primärproduzenten nicht beteiligt. Die grundlegenden physiologischen Interaktionen der Nesseltier/Algen-Symbiose können, wie gerade beschrieben, als bekannt vorausgesetzt werden. Dennoch haben ernährungsphysiologische Untersuchungen mit *Heteroxenia fuscescens*, einer tropischen Alcyonarie, die sich durch eine besondere Ernährungsbiologie auszeichnet, weitere grundlegende Erkenntnisse geliefert. Argumente, die für die gezielte Auswahl der genannten Versuchstierarten sprachen, werden bei der Behandlung der histologischen Organisation erläutert.

Die Experimente wurden mit folgenden Zielvorstellungen durchgeführt: Es sollte untersucht werden:

- I. in welcher Weise der Wirt die Zooxanthellen nutzt
 - a) entweder nur durch die Verwertung von Assimilaten, oder
 - b) werden die Zooxanthellen auch abgebaut und verdaut, d.h. so genutzt, wie im Regelfall Primärproduzenten durch Primärkonsumenten verwertet werden.
- II. Es sollte analysiert werden, wie die Verteilung von Substanzen erfolgt, die von den Zooxanthellen stammen, und zwar die Verteilung sowohl innerhalb von Einzelindividuen als auch innerhalb ganzer Kolonien.

Die energetische Versorgung von Nesseltieren zu untersuchen, ist unter Berücksichtigung von zwei Aspekten von besonderem Interesse:

- Nesseltiere besitzen nur ein Gastrovaskularsystem, das bekanntermaßen die verschiedensten Aufgaben erfüllt und daher z.T. ineffektiv arbeitet. Zumindest wird aber eine Funktion (z.B. Verdauung) durch eine andere (z.B. den Respirationswasserstrom) stark beeinträchtigt.
- Sämtliche Zellen von Nesseltieren stehen mit dem umgebenden Medium in Kontakt (stark generalisiert), d.h. Versorgungs- und Entsorgungsprozesse sind zell-individuell geregelt. Das epitheliale Konstruktionsprinzip von Nesseltieren erlaubt allen Zellen (mit Einschränkung), gelöste und/oder partikuläre Nahrung aufzunehmen. Die energetische Versorgung von Tieren mit einem ohnehin niedrigen 'Ruhestoffwechsel' ist daher auch ohne spezielles Verteilungssystem problemlos.

2. Versuchstiere und Methoden

Kolonien von *Heteroxenia fuscescens* bauen sich aus einem massigen, pilzförmigen Coenenchym und zwei Polypensorten, Autozooiden und Siphonozooiden, auf. Die Weichkorallen leben im seichten Wasser des inneren Riffs (Indik) und sind dadurch Gezeiteneinflüssen ausgesetzt. Die Tentakel der Autozooiden pulsieren rhythmisch (60/min). Mögliche Funktionen des Pulsierens werden diskutiert. Angaben zur Taxonomie, Ökologie und Entwicklung von Xeniden finden sich bei GOHAR (1940a, b). Nach dem Sammeln wurden die kindsfaustgroßen Kolonien (mit 300-500 Autozooiden), noch immer auf festem Substrat sitzend, in Aquarien mit fließendem natürlichem Meerwasser überführt. Die Haltung und Versuchsdurchführung erfolgte unter Naturtagbedingungen. Spätestens 10 Stunden nach dem Sammeln begannen die Experimente. In sterilisiertem natürlichem Meerwasser, das entweder tritium-markierte ^3H -L-Aminosäuren (200 nMol/l) oder $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (37 KBq/ml) enthielt, wurden entweder ganze Kolonien oder nur amputierte Autozooiden inkubiert. Der Großteil der Versuche wurde mit isolierten Autozooiden gemacht, da in ihnen rund 85% der Zooxanthellen der Kolonie lokalisiert sind (SCHLICHTER, SVOBODA, KREMER in Vorb.). Die abgetrennten Autozooiden fingen spätestens 20 min nach der Amputation wieder zu pulsieren an. Nach bestimmten Inkubationsintervallen wurden Autozooiden fixiert: chemisch in 5% gekühlter Formol/Meerwasser-Lösung, physikalisch in tiefgekühltem Hexan; diese Proben wurden gefriergetrocknet und dann direkt in Paraplast eingebettet. Die formolfixierten Autozooiden wurden 24 h gewässert und mittels Standardmethoden weiterverarbeitet. Die Dicke der histologischen Schnitte beträgt 5 μm .

Als Konsequenz der verschiedenen Fixierungsmethoden ergibt sich für die Aussage der Autoradiogramme folgendes: Im Falle der Gefrier Trocknung stammen die Silberkörner von präzipitierbaren ^{14}C -markierten Substanzen und sämtlichen gelösten organischen ^{14}C -markierten Verbindungen, im anderen Fall nur von präzipitierbaren ^{14}C -markierten Verbindungen. Die Autoradiogramme wurden mittels Dipping-Technik hergestellt (Ilford Nuclear Emulsion K2). Die Expositionszeit betrug 4 bis 7 Tage. Der Durchmesser der Zooxanthellen beträgt auf den Abbildungen 8-10 μm . Die elektronenmikroskopischen Präparate bzw. Aufnahmen wurden mit Standardmethoden gemacht (SCHLICHTER 1973).

Die Aufnahme von ^3H -L-Aminosäuren wurde dadurch bestimmt, daß ihre Abnahme im Inkubationsmedium gemessen wurde. Durch den Zusatz von Antibiotica wurde mikrobieller Abbau weitgehend ausgeschlossen (SCHLICHTER 1973).

3. Untersuchungsergebnisse, deren Interpretation und Diskussion

3.1 Die cytologische und histologische Organisation von *Heteroxenia fuscescens*

Als Grundlage für die in den nächsten Kapiteln folgende Interpretation von Autoradiogrammen sollen zunächst einige Einzelheiten zur histologischen und cytologischen Organisation von Autozooiden aufgezeichnet werden, und zwar insbesondere von Besonderheiten, die im Zusammenhang mit Anpassungen im Bereich der Ernährung zu sehen sind. Zur Veranschaulichung der Sachverhalte wird auf Autoradiogramme mit entsprechendem Inhalt hingewiesen.

Tentakel: Vom zentralen Teil zweigen bis zu 8 Reihen Fiedern (Pinnulae) ab (Abb. 1, 3a). Jede Reihe zählt ungefähr 22 Pinnulae. Dadurch werden Epithelien mit großer äußerer und innerer Oberfläche gebildet. Dies hat sowohl für die Aufnahme gelöster organischer Verbindungen direkt über die äußere Körperoberfläche, als

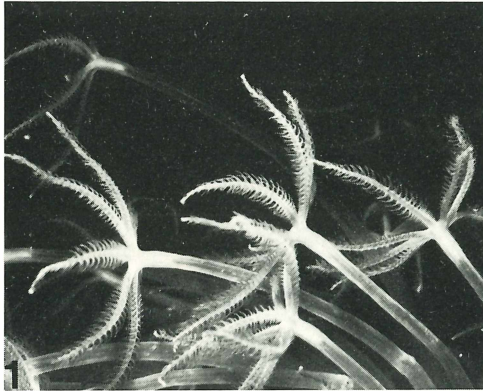


Abb. 1: *Heterowenia fuscescens*.
 Autozooid mit gefiederten Tentakeln.
 Durchmesser der Tentakelkrone 1.5 - 2.5 cm.

auch für die Unterbringung von Zooxanthellen in der Gastrodermis weitreichende Konsequenzen. Die Epidermis ist schwach entwickelt und ähnelt einem Syncytium (Abb. 2). Mikrovilli sind recht dürrtig ausgebildet, verglichen z.B. mit dem Bürstensaum, der bei der Wachsrose (*Anemonia sulcata*) vorhanden ist (SCHLICHTER 1973). Cilien fehlen der Epidermis. Einige der physiologischen Funktionen dieser Zellorganelle werden durch das rhythmische Pulsieren der Tentakel kompensiert, z.B.: Erneuerung des umgebenden Wassers, was insbesondere während der Niedrigwasserzeit (Temperaturerhöhung, Salinitätsschwankungen) bedeutungsvoll sein könnte. Sediment kann von der Körperoberfläche entfernt werden, und diffusionshemmende Wasserschichten werden durchmischt.

Nesselzellen sind nur vereinzelt zu beobachten. Dies hat zweierlei Folgen: Erstens ist der Fang von Beuteorganismen unmöglich. Zweitens müssen die Tiere über andere Abwehrmechanismen verfügen. Der hohe Gehalt an Terpenoiden scheint diese Aufgabe übernommen zu haben.

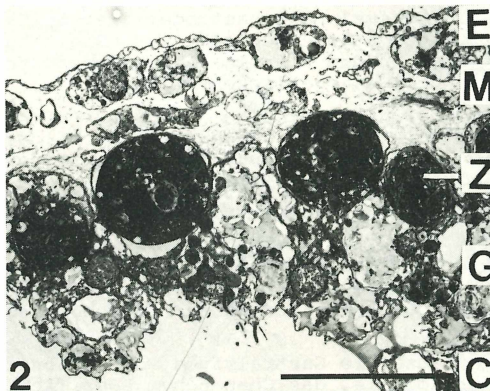


Abb. 2: Querschnitt durch eine Fieder.
 E = syncytiale Epidermis; M = Mesogloea, in den Fiedern nur schwach entwickelt;
 G = Gastrodermis mit Zooxanthellen (*Gymnodinium microadriaticum*), ihr Durchmesser beträgt 8-10 µm; C = Gastralraum.

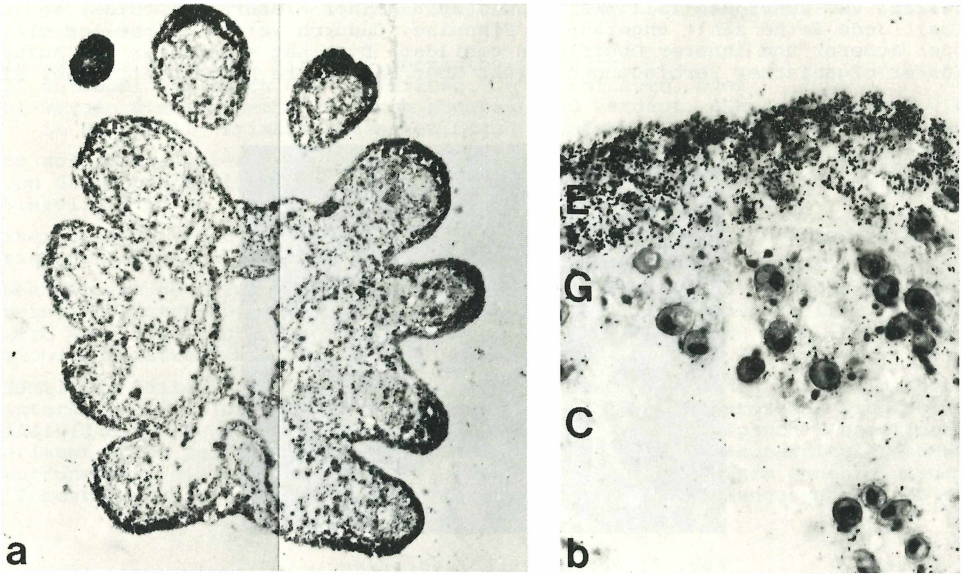


Abb. 3: Aufnahme von ^3H -L-Lysin (30 min in 200 nMol/l) durch Tentakelgewebe.
 a) Querschnitt durch einen Tentakel, der die starke Oberflächenvergrößerung deutlich macht. Vom zentralen Teil gehen bis zu 8 Reihen Fiedern ab. Auf jeder Reihe sitzen durchschnittlich 22 Fiedern.
 b) Die Resorption geschieht fast ausschließlich über die Epidermis.

In den Pinnulae ist die Mesogloea sehr schwach, im zentralen Tentakelabschnitt gut entwickelt (Abb. 3a). Den größten Anteil am Aufbau der Pinnulae nimmt die mit Zooxanthellen (*Gymnodinium microadriaticum*) vollgestopfte Gastrodermis ein, die auch Cilien besitzt. Verglichen mit ungefierten Tentakeln ist bei *Heteroxenia fuscescens* vier- bis fünfmal mehr gastrodermales Epithel vorhanden, das belichtet und daher für Photosynthese geeignet ist. Die Anhäufung der Zooxanthellen erweckt den Eindruck, als ob in den Pinnulae Algen 'gezüchtet' würden. Der Wirt hätte hiervon einen vermehrten energetischen Nutzen.

Mauerblatt: Epidermis und Mesogloea sind in diesem Körperabschnitt kräftiger entwickelt (Abb. 6). Die Gastrodermis ist schwächer ausgebildet und beherbergt weniger Zooxanthellen. Cilien sind auch nur in der Gastrodermis vorhanden.

Mesenterien: Nur die beiden dorsalen Mesenterien besitzen funktionsfähige Mesenterialfilamente, an den ventralen und lateralen Mesenterien sind sie völlig reduziert (Abb. 9, 10).

Pharynx: Er wird von einem Epithel aus eng aneinandergefügt Zellen ektodermalen Ursprungs gebildet (Abb. 7). Eine Siphonoglyphe ist vorhanden, die zusammen mit den Siphonozoiden und der Pulsation für Wasserbewegung innerhalb und außerhalb der Kolonie sorgt.

Coenenchym: Das Mauerblatt und die Gastralräume von Siphonozoiden und Autozoiden gehen in den 'Körper' der Kolonie, das Coenenchym über (Abb. 9). Es ist von fester Konsistenz und von vertikalen und horizontalen Kanälen durchzogen. Über diese Gastralkanäle stehen sämtliche Einzelindividuen miteinander in Verbindung. Die gut ausgebildeten dorsalen Mesenterien mit den funktionstüchtigen Mesenterialfilamenten reichen weit in das Coenenchym hinein, in dem auch die Entwicklungsstadien heranwachsen (Abb. 9).

3.2 Die Aufnahme gelöster organischer Verbindungen

Die Experimente zur Aufnahme gelöster Aminosäuren und Glucose wurden entsprechend früheren Untersuchungen durchgeführt (SCHLICHTER 1973). Das Inkubationsmedium enthielt die Verbindungen in natürlichen Konzentrationen (200-800 nMol/l). Die Auswertung der Resorptionsraten ergab, daß von den 12 untersuchten Aminosäuren zusammengekommen 540 nMol/g Frischgewicht/h aufgenommen wurden, von Glucose 60 nMol/g Frischgewicht/h. Korreliert man die potentielle Energie, die vom Organismus aus den resorbierten Substanzen gewonnen werden kann, mit dem Energiebedarf der Tiere, ergibt sich, daß formal 80% des Ruhestoffwechsels gedeckt werden kann (SCHLICHTER 1982). Das natürliche Spektrum an organischen Substanzen im Meerwasser ist sehr groß, so daß man davon ausgehen kann, daß durch die Resorption gelöster organischer Substanzen tatsächlich ein weit höherer Energiebetrag beige-steuert werden kann.

Die Aufnahme der Substanzen erfolgt mit der apikalen Epidermismembran (Abb. 3) und dem Pharynx (Abb. 7), also mit Epithelien, die ständig mit sich erneuerndem Wasser in Berührung sind.

3.3 Aufnahme und Einbau von ^{14}C -markiertem Carbonat in Autozooid

Die Autoradiogramme lieferten zum einen Befunde, die erwartet werden konnten, zum anderen auch Ergebnisse, die die Kenntnisse der Biologie von Alcyonarien bzw. die von Nesseltieren erweitern. Die Abbildungen geben zusammen mit den Legenden genügend Information, so daß auf eine eingehende Schilderung verzichtet wird.

Bereits nach wenigen Minuten Inkubationsdauer lassen sich präzipitierbare ^{14}C -markierte Verbindungen nachweisen (Abb. 4). In Abhängigkeit von der Inkubationsdauer erfolgt vom Ort der Biosynthese - den Zooxanthellen in der Gastrodermis - die Ausbreitung über den gesamten Körper. Die zeitlichen Verteilungsmuster der Silberkörner in den Pinnulae und dem Mauerblatt entsprechen sich. Autoradiogramme, die von chemisch bzw. physikalisch fixierten Autozoiden stammen, zeigen gleichfalls ein Ergebnis, das zu erwarten war: Die Silberkorndichte ist im Falle der gefriergetrockneten Autozoide höher, da ja auch niedermolekulare Photosyntheseprodukte erfaßt sind, d.h. große Mengen an ^{14}C -markiertem Material liegen in löslicher Form vor (Abb. 5).

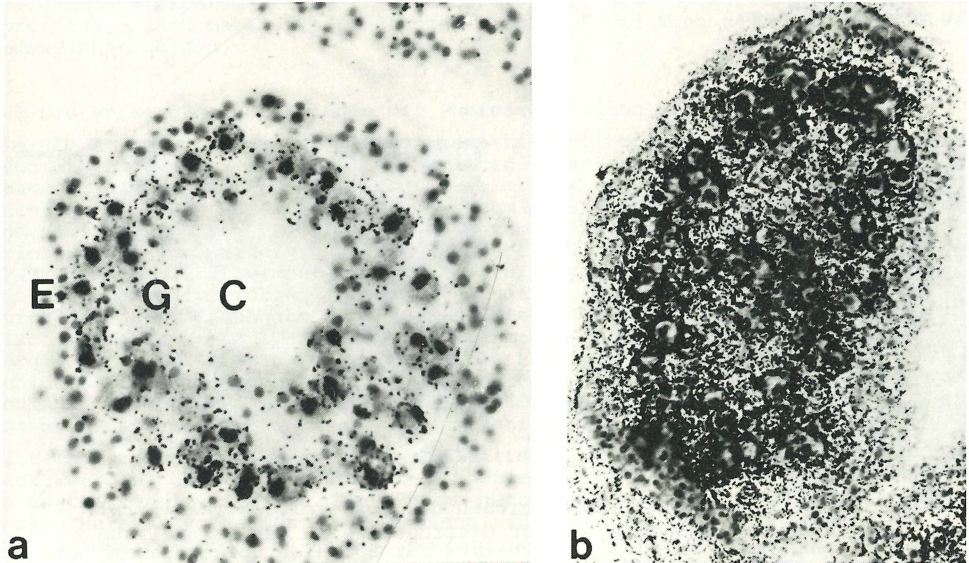


Abb. 4: Die zeitabhängige Inkorporation von ^{14}C -markierten Assimilaten. Querschnitt durch eine Fieder nach Inkubation in $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (37 KBq/ml)
a) nach 5 min und b) nach 120 min (Abkürzungen s. Abb. 2).

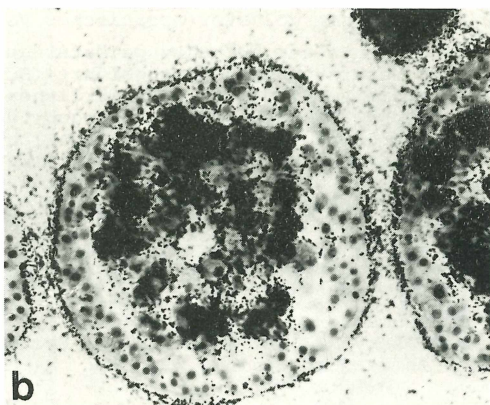
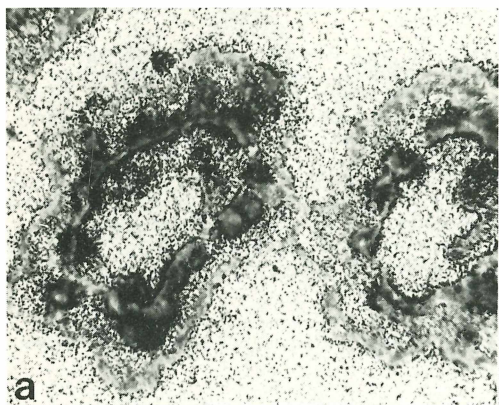


Abb. 5: Ein Großteil der Photoassimilate liegt in löslicher Form vor.

- a) Silberkorndichte eines Fiederquerschnitts nach Gefriertrocknung, sämtliche markierten Verbindungen sind erfaßt.
- b) Nach chemischer Fixierung sind nur fällbare Verbindungen für die Schwärzung verantwortlich. Die Inkubationsdauer betrug 30 min.

3.4 Der Weitertransport von Photoassimilaten

Neben dem bereits festgestellten Sachverhalt, daß sämtliche Körperregionen mit ^{14}C -markiertem Material versorgt werden können, ist der Verteilungsmechanismus von besonderem Interesse, durch den die Verbindungen dort hingelangen. Markiertes Material erscheint schon an oder in der apikalen Epidermismembran, noch ehe ein Transport durch die basale Epidermismembran erfolgte (Abb. 6). Dies kann damit erklärt werden, daß Assimilate in den Gastralraum gelangten und daß sie, via Schlundrohr und Meer, die äußere Körperoberfläche erreichte. Diesen Weg nehmen die Assimilate automatisch mit dem auswärtsgerichteten Wasserstrom. Ein anderer Teil der Assimilate wird innerhalb des Gastralsystems verteilt. Substanzen, die funktionsbedingt dem Gastralraum entweichen, können dank des epidermalen Nährstoffaufnahmevermögens zumindest teilweise wieder zurückgewonnen werden, d.h. sie gehen dem kooperierenden Gesamtstoffwechsel von Tier und Pflanze nicht völlig verloren.

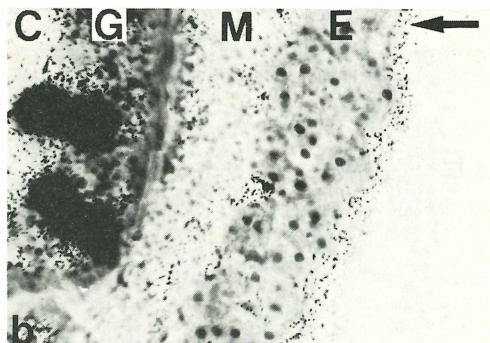
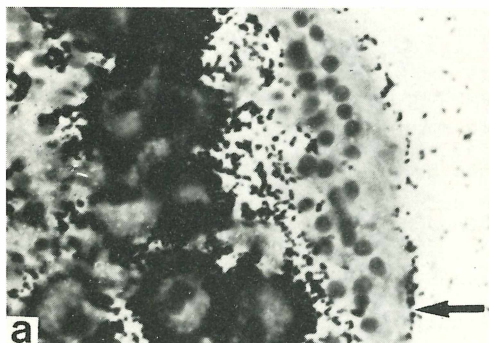


Abb. 6: Die Photoassimilate erreichen die Epidermis extrakorporal, d.h. sie gelangen von der Gastrodermis in den Gastralraum und von dort durch den Pharynx zur apikalen Epidermismembran; dank deren Resorptionsvermögen können die entweichenden Verbindungen z.T. wieder "eingefangen" werden.

- a) Querschnitt durch eine Fieder nach 120 min Inkubation.
- b) Querschnitt durch das Mauerblatt nach 180 min Inkubation.

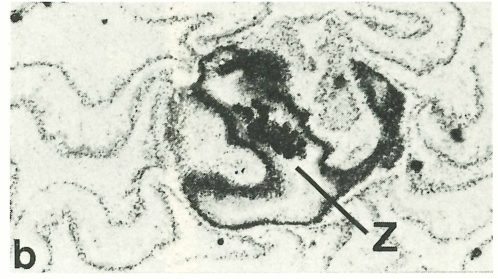
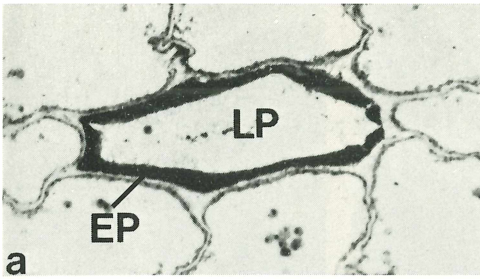


Abb. 7: Das Epithel des Pharynx resorbiert wie die Epidermis aus dem vorbeiströmenden Wasser gelöste organische Verbindungen.

a) Aufnahme von ^3H -L-Lysin (200 nMol/l).

b) Aufnahme von ^{14}C -markierten Photoassimilaten.

EP = Epithel des Pharynx; LP = Lumen des Pharynx; Z = Zooxanthellen.

Das Vermögen von *Heteroxenia fuscescens*, direkt über die äußere Körperoberfläche organische Verbindungen resorbieren zu können, hat also mindestens zwei Funktionen: Erstens können natürlicherweise im Meer vorkommende gelöste organische Verbindungen dem Stoffwechsel zugänglich gemacht werden, d.h. ein nahezu unerschöpfliches Nahrungsreservoir ist dadurch ausnutzbar. Zweitens kann durch das Aufnahmevermögen der Verlust körpereigener Substanzen reduziert werden. Körpereigen bedeutet in diesem speziellen Fall Substanzen, die von den Cytosymbionten stammen, es können dies aber genauso gut Verbindungen sein, die von partikulärer Nahrung herrühren. Bei der Reduktion des Verlusts körpereigener Substanzen kommt dem Pharynx die gleiche Rolle zu wie der Epidermis. Aus dem ein- und ausströmenden Wasser werden gelöste organische Verbindungen resorbiert (Abb. 7). Die Versorgung der Epidermis mit Photoassimilaten geschieht sicherlich nicht ausschließlich extracorporal, wie gerade geschildert, sondern auch durch die Mesogloea hindurch. Allerdings scheint dies ein langsamer Prozeß zu sein, dessen treibende Kraft möglicherweise nur Diffusion ist. Die Tatsache, daß es in der Mesogloea und den Mesenterien länger dauert, bis es zu stärkeren Anreicherungen von ^{14}C -markiertem Material kommt, könnte, neben dem erwähnten langsameren Antransport, auch noch folgende Ursache haben: Dank des unmittelbaren Kontakts zu den Zooxanthellen werden die soeben aufgezählten Körperregionen kontinuierlich mit Assimilaten versorgt. Im Experiment dauert es daher länger, bis - dem aktuellen Bedarf entsprechend - auch markierte Substanzen eingebaut und dann natürlich auch erst nachweisbar werden.

3.5 Die Versorgung der Kolonie mit Photoassimilaten

Wie die Autoradiogramme von Autozooiden zeigen, können innerhalb von zwei bis vier Stunden sämtliche Regionen mit Substanzen versorgt werden, die von Zooxanthellen stammen. Dies müssen nicht nur Photoassimilate sein, wie noch gezeigt wird. Unter natürlichen Bedingungen findet, zumindest tagsüber, ein ständiger Energie- und Substanzfluß vom Primärproduzenten zum Primärkonsumenten statt. Rund 15% der Primärproduktion werden an das Wirtsgewebe weitergegeben (SCHLICHTER, SVOBODA, KREMER in Vorb.); vielmehr muß man exakter sagen, 15% lassen sich im Wirtsgewebe wiederfinden. Ein Großteil der abgegebenen Assimilate geht verloren (Abb. 8). Durch die Assimilatabgabe baut sich um die Kolonie ein Gradient von gelösten organischen Substanzen auf. Sämtliche epidermalen Körperpartien werden dadurch versorgt, unterstützt durch das rhythmische Pulsieren. Da die epidermale Aufnahme von der Substratkonzentration abhängt, steigen die Aufnahmeraten unter diesen Bedingungen (BAJORAT 1979; SCHLICHTER 1980). Als wichtigste ökologische Konsequenz ergibt sich hieraus, daß auch der energetische Gewinn steigt.

Mittels der Tracermethode konnte ein weiterer wichtiger Versorgungsbeitrag entdeckt werden, den die Zooxanthellen übernehmen. Entwicklungsstadien (Abb. 9), die im Gastralkanalsystem des Coenenchyms heranwachsen, nutzen nicht allein das im Wasser bereits vorhandene DOM (= dissolved organic material), sondern in starkem Umfang auch gelöste Substanzen, die von den Zooxanthellen stammen. Die lateralen und ventralen Mesenterien bilden eine Art Follikelepithel, durch das hindurch Assimilate aus dem Gastralraum zu den Entwicklungsstadien transportiert werden. Es liegt in der Natur der Viviparie, daß Entwicklungsstadien von den Elterntieren genährt werden, in diesem Fall auch von den cytosymbiontischen Algen.

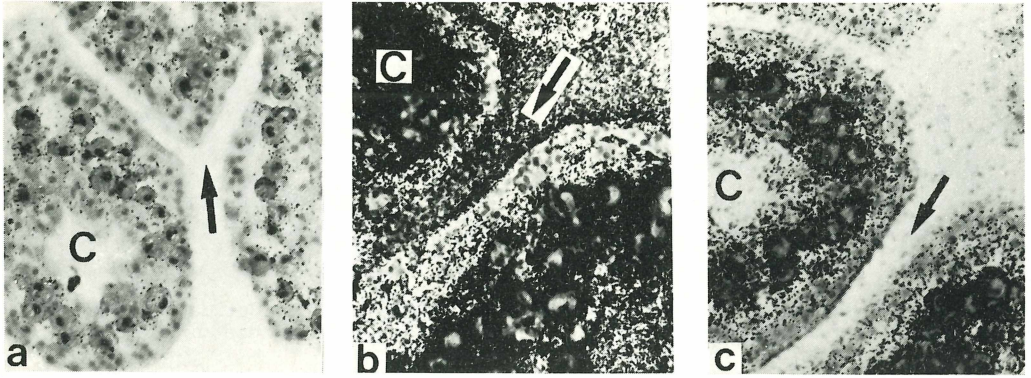


Abb. 8: Die Abgabe und der Verlust ^{14}C -markierter Assimilate ist hoch. Die Verbindungen reichern sich zwischen den Fiedern an (Pfeile) und können nun durch die Epidermis aufgenommen werden
a) nach 10 min,
b) nach 4 h Inkubation und
c) nach anschließendem 55stündigem Aufenthalt in fließendem Meerwasser. Die Assimilate wurden ausgewaschen; auch die Silberkorn-dichte im Gastralraum ist geringer. Durch das epidermale Resorptionsvermögen wird der Verlust körpereigener Substanzen reduziert. Die Präparate stammen von der gleichen Kolonie.

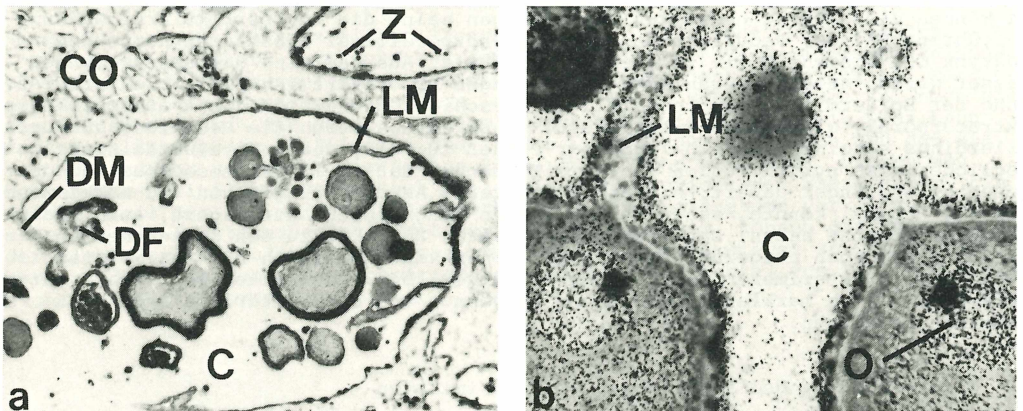


Abb. 9: Nutzung von Assimilaten durch Entwicklungsstadien.
a) Querschnitt durch einen Gastralkanal im Coenenchym.
b) Das Entoderm lateraler und ventraler Mesenterien umschließt Oocyten wie ein Follikelepithel. Assimilate aus dem Gastralraum werden resorbiert und weitergeleitet.
DM = dorsales Mesenterium; DF = dorsales Mesenterialfilament;
LM = laterales Mesenterium; C = Gastralraum; O = Oocyte;
Z = Zooxanthellen; CO = Coenenchym.

3.6 Das Schicksal der Zooxanthellen

Wie in der Einführung bereits angedeutet, bestehen zwei Möglichkeiten der Nutzung der Zooxanthellen durch den Wirt. Daß Photoassimilate verwertet werden, konnte in den vorangegangenen Kapiteln gezeigt werden. Werden aber auch Zooxanthellen an sich, d.h. wird deren Biomasse genutzt? Diese Frage wird schon lange diskutiert und TRENCH (1974) bringt m.W. als erster Hinweise dafür, daß Zooxanthellen mariner Nesseltiere durch den Wirt auch abgebaut werden. Dies konnte er mit Untersuchungen an der Krustenanemone *Zoanthus sociatus* wahrscheinlich machen. Algen, die in den Gastralraum ausgestoßen worden waren, wurden in die Mesenterialfilamente erneut aufgenommen und dort verdaut.

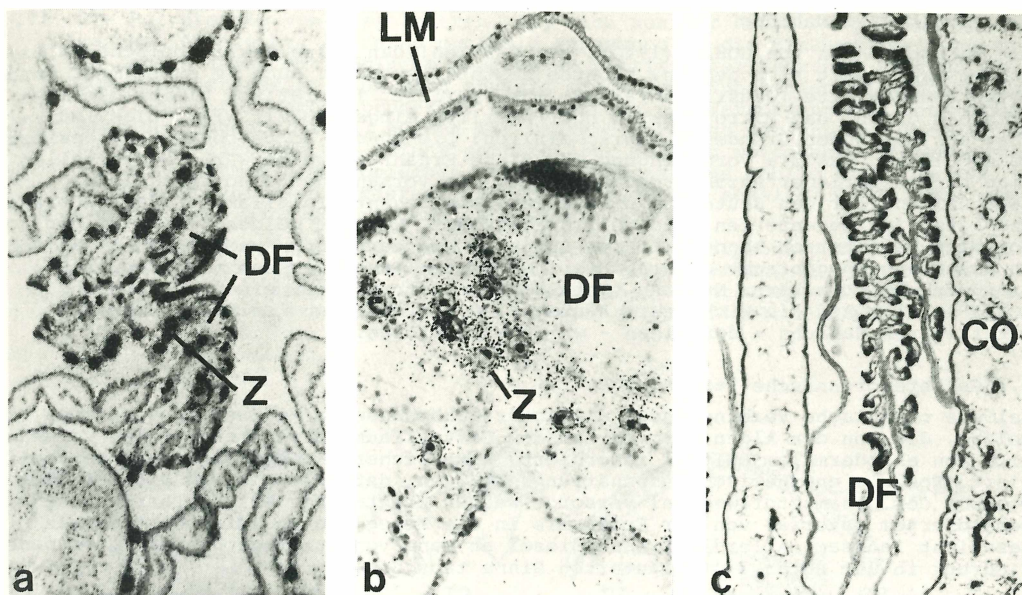


Abb. 10: Zooxanthellen werden auch als 'partikuläre Nahrung' genutzt.

- a) Querschnitt durch ein Autozoid. Ausschließlich von Mesenterialfilamenten der dorsalen Mesenterien werden Zooxanthellen aufgenommen.
- b) Phagocytierte Zooxanthellen in einem dorsalen Mesenterialfilament.
- c) Dorsale Mesenterialfilamente reichen weit in die Gastralkanäle des Coenenchyms hinein (Längsschnitt). Abkürzungen s. Abb. 9.

Im Zusammenhang mit der Regulation der Algenzahl innerhalb der gastrodermalen Zellen oder Senilitätsprozesse werden auch bei *Heteroxenia fuscescens* Zooxanthellen in den Gastralraum entlassen. Das Schicksal dieser Algen kann theoretisch folgendermaßen aussehen (s. auch Abb. 11, Z1-Z6): Ein Teil (senile?) kann zerfallen, und die Bestandteile können durch Endocytose wieder aufgenommen werden. Ein Teil ist auch im Gastralraum und auf dem Weg über den Pharynx nach außen photosynthetisch aktiv, und ein dritter Teil wird tatsächlich wie partikuläre Nahrung verwertet. In diesem Fall werden Zooxanthellen ausschließlich in die beiden noch vorhandenen dorsalen Mesenterialfilamente aufgenommen und dort abgebaut (Abb. 10), insbesondere auch in den Abschnitten der Mesenterialfilamente, die weit in das Gastralkanalsystem hineinreichen. Dies kann, wieder spekulativ geurteilt, folgenden ernährungsphysiologischen Vorteil mit sich bringen: Gelöste organische Verbindungen, die durch die Verdauungsprozesse freigesetzt werden, gelangen zu einem gewissen Prozentsatz wieder ins Kanalsystem zurück und können nun zum einen von den dort lebenden Entwicklungsstadien genutzt werden, zum anderen wird durch den Abbau der Algen das 'dissolved organic material' (DOM) generell erhöht, woraus sich wieder die oben angeführten energetischen Konsequenzen ergeben.

4. Ernährungsstrategien von *Heteroxenia fuscescens*

Im folgenden sollen nun die angeführten Ernährungsmöglichkeiten zu einem Konzept der Energieversorgung zusammengefaßt werden. Es wird nochmals kurz anklingen, mit welchen Energiequellen der Stoffwechsel potentiell versorgt werden kann, und welche Körperregionen durch welche Ernährungsweise hauptsächlich mit Energie beliefert werden.

4.1 Partikuläre Nahrung

Die Beobachtungen von GOHAR (1940a, b), daß Xeniiiden keine makroskopische partikuläre Nahrung zu sich nehmen, konnten bestätigt werden; auch im Experiment wurden keine Beuteobjekte (Crustaceenlarven) inkorporiert. Theoretisch bleibt die Möglichkeit offen, daß Mikroplankton oder Detritus eingestrudelt wird. Dies ist aber aus folgenden Gründen unwahrscheinlich: Die äußere Körperoberfläche besitzt keine Cilien, was die Vorbedingung für diese Ernährungsweise wäre. Nesselzellen sind nur in geringer Anzahl vorhanden, und die vorhandenen sind sehr klein (6-8 µm) und für den Beutefang untauglich. Die Mesenterialfilamente der ventralen und lateralen Mesenterien sind völlig reduziert. Nur die beiden Filamente der dorsalen Mesenterien können mit der Aufnahme und Verdauung partikulärer Nahrung in Zusammenhang gebracht werden. Die angeführten Fakten lassen vermuten, daß die Zufuhr partikulärer Nahrung von außen, wenn überhaupt, eine untergeordnete Rolle spielt. Auf die wichtigste Ausnahme, d.h. den Abbau 'selbstgezüchteter' partikulärer Nahrung - der Algen - wurde hingewiesen.

4.2 Gelöste organische Verbindungen

Gelöste organische Verbindungen, die natürlicherweise im Meerwasser vorkommen oder solche, die von den Algen stammen und dem Gastralraum entweichen, werden vornehmlich von ektodermalem Epithel resorbiert, angereichert, gespeichert und metabolisiert. Formale energetische Abschätzungen zeigen, daß allein durch die Aufnahme von DOM der Gesamtstoffwechsel versorgt werden könnte. Der Weitertransport von resorbiertem Material von der Epidermis in die Mesogloea und die Gastrodermis geschieht langsam. Allerdings kann dieser an Hand von Autoradiogrammen gewonnene Eindruck in dem unter 3.4 erläuterten Sinne täuschen.

4.3 Nutzung von Zooxanthellen

4.31 Der Abbau

Ausgestoßene (senile?) Algen zerfallen im Gastralraum. Die Bestandteile können durch Endocytose genutzt werden. Freigesetzte Algen werden von den noch vorhandenen Mesenterialfilamenten der beiden dorsalen Mesenterien aufgenommen und abgebaut. In beiden Fällen wird auch gelöstes Material freigesetzt, das insbesondere durch Entwicklungsstadien, die im Kanalsystem heranwachsen, verwertet wird, auch - falls ausgespült - durch Pharynx und Epidermis.

4.32 Photoassimilate

Von cytosymbiontischen Algen entweichen, wie aus freilebenden verwandten Formen, bauplan- und funktionsbedingt Photoassimilate ins Medium, bei den Cytosymbionten zunächst in der Vakuole, in der sie innerhalb der Wirtszelle leben, dann durch verschiedene Membranen und das Wirtscytoplasma auch in den Gastralraum. Die Versorgung von Gastrodermis und Mesogloea (einschl. Mesenterien) durch Assimilate scheint gesichert. Der ständige Wasserstrom innerhalb der Kolonie bewirkt eine Assimilatverteilung. Entweichendes Material wird von Pharynx und Epidermis teilweise zurückgewonnen.

Die 'Zucht' von großen Zooxanthellenmassen in den Pinnulae kann als Anpassung verstanden werden, durch die die energetische Versorgung des 'Doppellebewesens' gesichert ist, und zwar in Richtung Autotrophie. Man kann weiterspekulieren, daß insbesondere solche Stämme (Ökotypen) von *Gymnodinium microadriaticum* selektiert wurden, die für die mutualistische Kooperation besonders geeignet sind. Durch den Vergleich der Abbildungen 3 und 4 erhält man den Eindruck, als ob ektodermales Epithel hauptsächlich durch DOM-Aufnahme und entodermales Gewebe besonders durch Assimilate und Abbauprodukte von Algen versorgt werden. Die Mesogloea erhält die benötigten Verbindungen sowohl von der Epidermis als auch der Gastrodermis, vermutlich mittels Diffusion. Ferner erfolgt auch noch ein Substanzfluß zwischen den beiden Epithelien durch aktiv wandernde Zellen.

Dem soeben skizzierten Ernährungsschema könnte sich nun eine Beurteilung sämtlicher Symbioseleistungen anschließen und ein Abwägen von Vorteilen, die den beiden kooperierenden Organismen dieser Gemeinschaft entstehen. In diesem Zusammenhang sei z.B. auf Arbeiten von MUSCATINE (1974), MUSCATINE & PORTER (1977) und TRENCH (1979) verwiesen. Im ernährungsbiologischen Zusammenhang seien nur einige Aspekte diskutiert:

- I. Beiden Partnern ist durch die Kooperation eine stabile Ernährungsgrundlage gegeben.
- II. Die Algen leben geschützt in einem Habitat mit konstanten Bedingungen. Das Leben im schutzzliefernden Partner scheint, zumindest wenn man sich die Situation an stark bevölkerten Riffen vor Augen führt, die einzige Möglichkeit für Populationen einzelliger Algen zu sein, in diesem Ökosystem zu existieren.

- III. Die Polytrophie von Nesseltieren, die sich aus der Kooperation mit Zooxanthellen ergibt, ist eine optimale Anpassung an die Ernährungssituation in Lebensräumen mit geringem Angebot an partikulärer Nahrung. In Form von DOM und Photoassimilaten sind ständig organische Substanzen verfügbar, und sämtliche Stoffwechselprozesse, Reproduktion und Versorgung der Entwicklungsstadien eingeschlossen, können mit Energie versorgt werden. Die Tier-Pflanzen-Union hat sich von der Zufuhr partikulärer Nahrung weitgehend freigemacht. In Lebensräumen wie tropischen Riffen, wo unzählige mobile Arten um das Nahrungsangebot konkurrieren, kann die Versorgung sessiler Organismen mit partikulärer Nahrung problematisch sein.
- IV. Die Wirte, die Primärkonsumenten, nutzen die Primärproduzenten auf schonendste Weise, indem hauptsächlich Assimilate verwertet werden, die von den Algen konstruktionsbedingt entweichen. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, daß die Wirte die Assimilatabgabe anregen (TRENCH 1971; MUSCATINE et al. 1972).

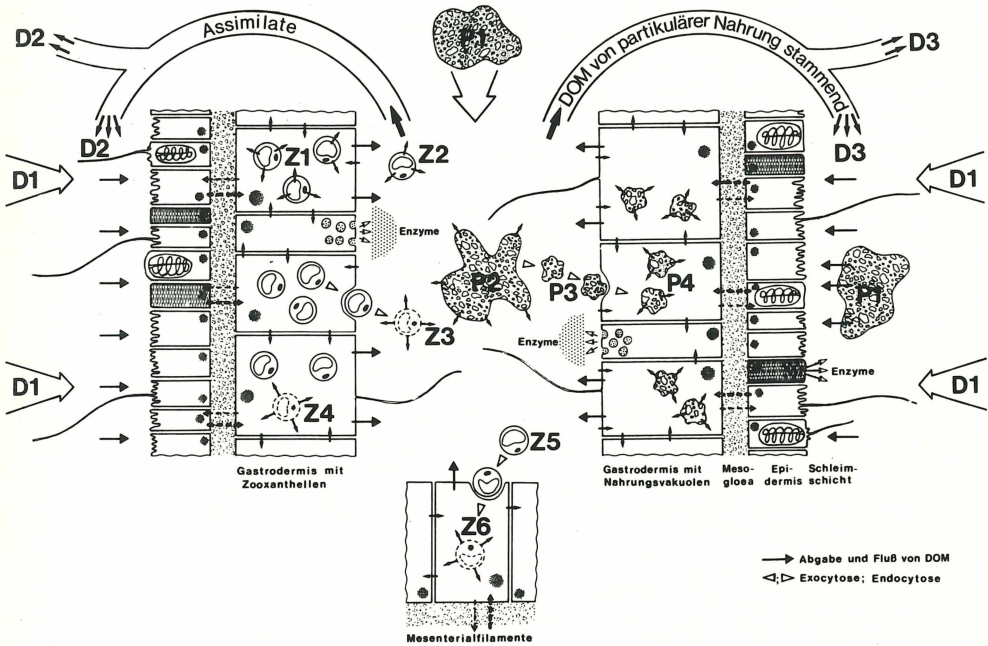


Abb. 11: Ernährungsmöglichkeiten von Nesseltieren.

Der linke Teil des Schemas betrifft die Nutzung von Zooxanthellen, der rechte die Nutzung partikulärer Nahrung. Die Strukturen sind nicht maßstabsgerecht gezeichnet.

D1 = gelöste organische Verbindungen, die natürlicherweise im Meer vorkommen.

D2 = Assimilate, die in den Gastralraum entlassen werden.

D3 = gelöste organische Verbindungen, die beim Abbau partikulärer Nahrung entstehen.

D4 = gelöste organische Verbindungen, die extrakorporal durch 'skin digestion' von Beuteorganismen freigesetzt werden.

P1 = partikuläre Nahrung.

P2 = Abbau partikulärer Nahrung im Gastralraum.

P3 = Endocytose partikulärer Nahrung.

P4 = Verdauung partikulärer Nahrung in Nahrungsvakuolen.

Z1 = Abgabe von Assimilaten in Gastrodermiszellen des Wirts.

Z2 = Abgabe von Assimilaten von Zooxanthellen, die in den Gastralraum ausgestoßen wurden.

Z3 = Abbau von Zooxanthellen im Gastralraum.

Z4 = Abbau von Zooxanthellen innerhalb von Gastrodermiszellen, die normalerweise Zooxanthellen beherbergen.

Z5 = Phagocytose von Zooxanthellen aus dem Gastralraum in Mesenterialfilamente.

Z6 = Abbau von Zooxanthellen in Mesenterialfilamenten.

5. Verallgemeinerungen

Die soeben angeführten Ernährungsstrategien haben Gültigkeit für *Heteroxenia fuscescens*. Im Falle einer Erweiterung auf andere Nesseltierarten müssen weitere Möglichkeiten der Ernährung hinzugefügt bzw. weggelassen werden (Abb. 11).

Nesseltierarten, die zusätzlich echte Sekundärkonsumenten und/oder Saprophagen sind, nehmen partikuläre Nahrung auf. Sie wird abgebaut, durch Endocytose aufgenommen und innerhalb von Nahrungsvakuolen in gastrodermalen Zellen verdaut. Bei diesen Prozessen werden gelöste organische Substanzen freigesetzt, die von Entwicklungsstadien, vom Pharynx und nach dem Austritt aus dem Gastralraum auch von der Epidermis genutzt werden können (P1 - P4 in Abb. 11).

Während des Antransports der Beute in den Gastralraum wird durch 'skin digestion' DOM von den Beuteobjekten freigesetzt, das direkt von der Epidermis resorbiert wird. Die extracorporale Verdauung von Beute erfolgt mittels Enzymen, die in der Epidermis lokalisiert sind (TIFFON 1975; BAJORAT, SCHLICHTER 1983).

Für symbiontenfreie Nesseltierarten entfallen die in Abb. 11 mit Z1 - Z6 bezeichneten Energiequellen.

Die aufgezeichneten Zusammenhänge zwischen potentiellen Energiequellen und Kanälen, entlang denen ein Stoff- bzw. Energietransport erfolgen kann, scheinen auf den ersten Blick, als ob sie sehr weit hergeholt wären. Sie entsprechen aber der Ernährungssituation im Lebensraum, der Lebensweise und den strukturellen und physiologischen Möglichkeiten sessiler Nesseltierarten.

6. Zusammenfassung

Nach Ergebnissen ernährungsbiologischer Untersuchungen an *Heteroxenia fuscescens* und anderen Nesseltierarten ergibt sich für deren Energieversorgung, in Anpassung an das Nahrungsangebot im Lebensraum, an die sessile Lebensweise und ihre strukturelle und physiologische Organisation, folgendes Bild: Die Gastrodermis wird entweder durch Endocytose partikulärer Nahrung versorgt oder durch Photoassimilate bzw. Abbauprodukte, die von Zooxanthellen stammen. Epidermis und Pharynx nehmen gelöste organische Substanzen auf, reichern diese an, speichern oder bauen sie ab. Die gelösten organischen Verbindungen können exogenen Ursprungs sein, d.h. sie kommen im Meer natürlicherweise vor, und zwar durch Zerfall oder Abbau organischen Materials oder durch die Tätigkeit des Phytoplanktons, das den größten Teil beisteuert. Die gelösten organischen Substanzen können aber auch endogenen Ursprungs sein, d.h. sie können vom Organismus selbst produziert sein. Beim Abbau partikulärer Nahrung werden organische Verbindungen freigesetzt; ebenso stellen die Photoassimilate der Cytosymbionten resorbierfähiges Material dar. Anpassungen zur vermehrten 'Zucht' von Zooxanthellen in der Gastrodermis konnten aufgedeckt werden. Diese gelösten organischen Verbindungen werden im Gastralraum verteilt, wo sie z.B. auch durch heranwachsende Entwicklungsstadien genutzt werden. Das gelöste organische Material gelangt aber auch zwangsläufig, d.h. durch die Polyfunktionalität des Gastrovascularraums bedingt, nach außen und würde dem Organismus verloren gehen, wenn Pharynx und Epidermis nicht über ein Aufnahmevermögen für gelöste organische Verbindungen verfügen würden. Dem epidermalen Aufnahmevermögen kommen demnach zwei Aufgaben zu, erstens: Nutzung der im Meer natürlicherweise vorhandenen gelösten organischen Substanzen, zweitens: Reduktion des Verlusts körpereigener Substanzen, die dem Organismus konstruktionsbedingt verloren gingen.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Bedanken möchte ich mich bei Frau H. Krisch für ihren unermüdlichen Einsatz und bei Herrn Dr. A. Svoboda dafür, daß er mich auf *Heteroxenia fuscescens* aufmerksam machte.

Literatur

- BAJORAT K.H., 1979: Quantitative Untersuchungen zur Aufnahme neutraler und geladener Aminosäuren durch Tentakelgewebe von *Anemonia sulcata* Pennant (Coelenterata, Anthozoa). Diplomarbeit Univ. Köln (Zool. Inst.)
- BAJORAT K.H., SCHLICHTER D., 1983: The preparation of brush border membrane vesicles from epidermal tentacle tissue of *Anemonia sulcata* (Cnidaria, Anthozoa) and preliminary transport studies. Comp. Biochem. Physiol. 74A: 721-729.
- GOHAR H.A.F., 1940a: Studies on the Xenidiidae of the Red Sea: Their ecology, physiology, taxonomy and phylogeny. Publ. Mar. Biol. Stat. Ghardaga 2: 24-125.

- GOHAR H.A.F., 1940b: The development of some Xenidae (Alcyonaria), with some ecological aspects. Publ. Mar. Biol. Stat. Ghardaga 3: 26-79.
- MUSCATINE L., POOL R.R., CERNICHIARI E., 1972: Some factors influencing selective release of soluble organic material by zooxanthellae from reef corals. Mar. Biol. 13: 298-308.
- MUSCATINE L., 1974: Endosymbiosis of cnidarians and algae. In (Ed. LENHOFF H.M., MUSCATINE L.): Coelenterate Biology. Academic Press: 359-395.
- MUSCATINE L., PORTER J.W., 1977: Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. BioScience 27: 454-460.
- SCHLICHTER D., 1973: Ernährungsbiologische und ökologische Aspekte der Aufnahme in Meerwasser gelöster Aminosäuren durch Anemonia sulcata (Coelenterata, Anthozoa). Oecologia (Berl.) 11: 315-350.
- SCHLICHTER D., 1980: Adaptations of cnidarians for integumentary absorption of dissolved organic material. Rev. Can. Biol. 39: 259-283.
- SCHLICHTER D., 1982: Nutritional strategies of cnidarians: the absorption, translocation and utilization of dissolved nutrients by Heteroxenia fuscescens. Am. Zool. 22: 659-669.
- TIFFON Y., 1975: Hydrolases dans l'ectoderm de Cerianthus lloydi Gosse, Cerianthus membranaceus Spallanzani et Metridium senile (L.): Mis en évidence d'une digestion extracellulaire et extracorporelle. J. exp. mar. Biol. Ecol. 18: 243-254.
- TREMBLEY A., 1744: Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes. Leyden.
- TRENCH R.K., 1971: The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates. II. Liberation of fixed ^{14}C by zooxanthellae in vitro. Proc. R. Soc. London B 177: 237-250.
- TRENCH R.K., 1974: Nutritional potentials in Zoanthus sociatus (Coelenterata, Anthozoa). Helg. wiss. Meeresunters. 26: 174-216.
- TRENCH R.K., 1979: The cell biology of plant-animal symbiosis. Ann. Rev. Plant. Physiol. 30: 485-531.

Adresse

Prof. Dr. D. Schlichter
 Physiologische Ökologie
 Zoologisches Institut
 Weyertal 119
 D-5000 Köln 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Schlichter Dietrich

Artikel/Article: [Ernährungsstrategien von Nesseltieren 591-603](#)