

Die Wachstumskosten von *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda)

Ein Beitrag zur informationstheoretischen Deutung
von Stoffwechselfvorgängen

WOLFGANG WIESER

II. Zoologisches Institut der Universität Wien, Wien, Österreich

ABSTRACT: The costs for growth of *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). A contribution to an information-theoretical interpretation of metabolic processes. The assimilation of food in *Porcellio scaber*, considered over the entire life cycle, follows a two-phase function with a turning point at a body weight of about 3 mg. It is assumed that an important factor in this relationship is the efficiency of digestion, which should depend on the surface/volume ratio of the mid-gut and on the speed with which food is passed through the intestine. Calculation of these values reveals a size-dependent drop in efficiency of digestion roughly following the "surface rule". The drop in efficiency of digestion may pose to the system a problem of information retrieval since inefficient digestion increases the "noise" level against which specific "signals" have to be selected – that is, specific molecules have to be absorbed and used in syntheses of cell constituents. In order to offset decreasing efficiency of digestion, the system would have to increase redundancy, e. g. by assimilating progressively more food and thus, inevitably, increasing "cost" of some kind. The young larvae of *P. scaber*, up to a body weight of 3 mg, do, in fact increase the amount of food assimilated in proportion to the calculated increase in redundancy. At about this critical size a switch in metabolism seems to take place, and weight specific assimilation of food decreases despite the continuously dropping efficiency of digestion. The actual use that the organism makes of the food ingested is represented by the ratio assimilation/cost of redundancy. Calculation of this ratio over the whole life cycle shows it to parallel neatly the curve for the monthly growth rate of the species.

EINLEITUNG

Durch Messungen unter Standardbedingungen (Kontrolle von Nahrung, Temperatur, Substrat, Jahreszeit) kann bei *Porcellio scaber* die Nahrungsassimilation in Beziehung zum Körpergewicht ermittelt werden (WIESER 1965). Ausgedrückt als gewichtsspezifische Assimilation ergibt sich die in Abbildung 1a dargestellte zweiphasige Funktion, die einen Wendepunkt bei etwa 3 mg Körpergewicht besitzt. Jeder der beiden Äste kann als Funktion von der Form

$$y = a \cdot x^b \quad (1)$$

angesehen werden, wobei y die gewichtsspezifische Assimilation, x das Körpergewicht,

a und b Koeffizienten beziehungsweise Konstanten darstellen. Bei kleineren Individuen ist die Konstante b positiv, bei größeren Individuen negativ.

Diese Funktion zeigt die Gewichtsabhängigkeit der Differenz zwischen Nahrungszufuhr und Nahrungsabfuhr an. Es bleibt ungeklärt, wie die assimilierte Nahrung ver-

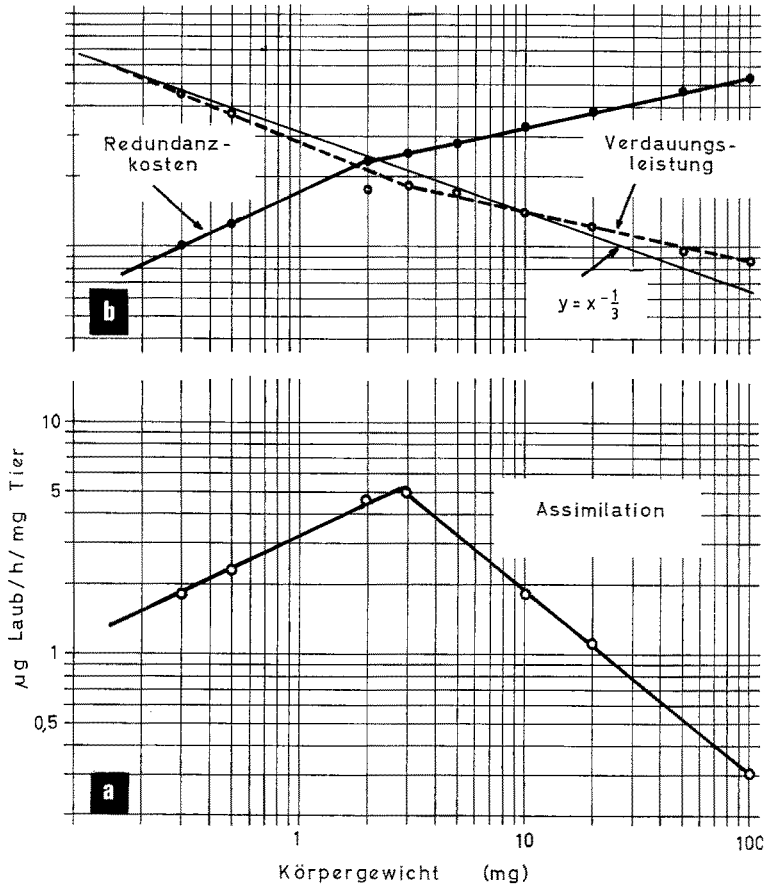


Abb. 1 (a): Die in kurzfristigen Fütterungsexperimenten ermittelte Assimilation einer Standard-Laubnahrung durch *P. scaber*-Individuen verschiedenen Gewichts. (Etwas verändert aus WIESER 1965.) – (b): Die Gewichtsabhängigkeit der Verdauungsleistung sowie der hierzu indirekt proportionalen „Redundanzkosten“. Als Berechnungsgrundlage dienen die Daten der Tabellen 2 und 3. Zum Vergleich ist die Funktion $y = x^{-\frac{1}{3}}$ eingetragen, wobei y eine auf die Gewichtseinheit bezogene Variable, x das Körpergewicht darstellen

wertet wird und von welcher Art die Leistungen sind, die der Organismus im Zusammenhang mit dem Assimilationsprozeß aufbringen muß. Dieser wird bei Isopoden – wie auch bei anderen Crustaceen – von dem zentralen Stoffwechselorgan, dem Hepatopancreas, gesteuert, in welchem die Verdauungsfermente gebildet werden und die Resorption der Nahrungsstoffe stattfindet. Die Durchmischung von Verdauungsenzymen und Nahrung erfolgt im Mitteldarm, wobei die Typhlosolis, eine dorsale, rinnenför-

mige Bildung des Darmrohres, bei der Verteilung der Enzyme und des angedauten Nahrungsbreies eine wesentliche Rolle spielt. Peristaltik und Pendelbewegungen des Mitteldarmes sowie rhythmische Bewegungen der verlängerten Randzellen der Typhlosolis beschleunigen die Durchmischung der Nahrung und fördern damit die Fermentaktivität (MURLIN 1902, JORDAN 1913, HARTENSTEIN 1964).

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Im Laufe des Lebenszyklus der Art kann sich die Aktivität der Verdauungsenzyme sowohl qualitativ wie quantitativ ändern; aber auch durch Verschiebungen in den Proportionen des Darmrohres und aller anderen Organe ergeben sich Veränderungen, die für die Bestimmung der Verdauungsleistung des Organismus von Bedeu-

Tabelle 1
Parameter der Darmfüllung

Körpergewicht (mg)	Darmlänge (mm)	Faeces/Stunde	Trockengewicht einer Darmfüllung (μg) (DG)	Geschwindigkeit der Darmpassage (mm/h)	Dauer der Nahrungspassage durch vorderen Mitteldarm (min) (DP)
0,3	2,0	3,0	10,8	1,0	60
0,5	2,4	2,8	16,2	1,1	65
2,0	3,9	2,4	46,6	1,5	78
3,0	4,4	2,1	60,0	1,5	85
5,0	5,3	1,5	120	1,3	120
10,0	6,8	1,0	216	1,15	177
20,0	8,7	0,8	390	1,13	228
50,0	12,0	0,6	750	1,2	300
100,0	15,0	0,5	1200	1,2	375

tung sein müssen und quantitativ faßbar sind. Zu diesem Zweck wurden die in Tabelle 1 zusammengestellten Daten ermittelt, die es erlauben, das Gewicht des Darminhaltes und die Geschwindigkeit der Nahrungspassage durch den Darm in Abhängigkeit von der Größe der Tiere zu bestimmen.

Es soll nun die Annahme getroffen werden, daß die Verdauungsleistung eines Tieres direkt proportional der Oberfläche des Darmrohres und indirekt proportional sowohl der Geschwindigkeit der Nahrungspassage durch den Darm wie dem Volumen des Darmzylinders ist. Diese Annahme ergibt sich beinahe zwangsläufig, wenn wir berücksichtigen, daß mit der Vergrößerung des Nahrungszylinders zwar die Angriffsfläche der Enzyme, aber auch die Nahrungsmasse zunimmt, die von den Enzymen aufgearbeitet werden muß.

Wir wollen die Verdauungsleistung (VL) so ausdrücken, daß sie direkt proportional einem Zylindermantel ist, dessen Umfang (U) dem Umfang des Darmrohres (Tab. 2) entspricht, dessen Höhe aber einen Vektor darstellt, der der Verweildauer der Nahrung im Typhlosolisbereich des Mitteldarmes (DP; Tab. 1) proportional ist.

Außerdem sei die Verdauungsleistung indirekt proportional dem Gewicht der Darmfüllung (DG; Tab. 1). Es ergibt sich somit

$$VL = \frac{U \cdot DP}{DG} \quad (2)$$

Die Parameter des Darmfüllungszyllinders in ihrer Abhängigkeit vom Körpergewicht sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Berechnung dieser Werte ruht auf der Annahme, daß das Gewicht der Darmfüllung (Tab. 1) ein guter Ausdruck für das Volumen des Darmrohres ist. Hierfür sprechen zahlreiche Dissektionen, die gezeigt hatten,

Tabelle 2

Die gewichtsabhängigen Veränderungen in den Proportionen des Darmfüllungszyllinders, die zur Bestimmung der Verdauungsleistung verwertet wurden

Körpergewicht (mg)	Parameter des Darmfüllungszyllinders			Verdauungsleistung (VL)
	r	U	O	$\frac{U \times DP}{DG}$
0,3	1,31	8,25	16,5	45,7
0,5	1,46	9,25	22,2	37,0
2,0	1,95	10,5	47,8	17,5
3,0	2,09	13,0	57,5	18,5
5,0	2,68	16,9	89,5	16,9
10,0	3,18	17,2	116,7	14,1
20,0	3,78	20,3	177,0	11,9
50,0	4,45	24,1	337,0	9,7
100,0	5,05	31,7	475,0	8,9

daß bei einem vollgefressenen Tier die Nahrung das Darmrohr wie ein mehr oder minder kompakter Zylinder erfüllt.

Die Abbildung 1b verdeutlicht, daß die Verdauungsleistung von *P. scaber* mit dem Gewicht der Tiere abnimmt, und zwar nimmt sie etwa nach dem „Oberflächen-gesetz“ ab, das heißt gemäß der Gleichung

$$y = x^{-\frac{1}{3}}$$

wobei y eine auf die Gewichtseinheit bezogene Stoffwechselvariable darstellt. Dieses Ergebnis war ja im großen und ganzen zu erwarten, da in der Gleichung für die Verdauungsleistung (2) das proportionale Glied mit der zweiten, das umgekehrt proportionale Glied jedoch mit der dritten Potenz zunimmt. Eine sehr ähnliche Beziehung wurde auch für die Gewichtsabhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von Isopoden gefunden (ELLENBY 1951, WILL 1952).

Unter „Abnahme der Verdauungsleistung“ können wir uns vorstellen, daß, bei sonst gleichbleibenden Bedingungen, prozentuell immer weniger Nahrung verdaut wird, oder aber, daß gleiche Nahrungsmengen immer schlechter verdaut werden. Man könnte sich zum Beispiel vorstellen, daß Proteine nicht mehr vollständig zu Aminosäuren abgebaut werden, sondern in immer stärkerem Maße als Peptide und Polypeptide zur Resorption kommen. Schon MURLIN (1902) hatte die Meinung vertreten,

daß Asseln Proteine in Form von Polypeptiden („Albumosen“) resorbieren können.

Aus der Tatsache der sinkenden Verdauungsleistung folgt nun, daß Maßnahmen, die zur Kompensation dieser reduzierten Ausnützung der Nahrung getroffen werden, mit erhöhten Kosten für das System verbunden sein müssen – und zwar mit um so höheren Kosten, je älter und schwerer das Tier ist. Mit anderen Worten: Soll die Menge der den Zellen zugeführten Baustoffe proportional dem Gewicht der Tiere ansteigen, dann müßte das Stoffwechselsystem von *P. scaber* einen zusätzlichen Aufwand leisten, welcher der Verdauungsleistung indirekt proportional zu sein hätte. Wir wollen diesen zusätzlichen Aufwand mit „Redundanzkosten“ (K_R) bezeichnen, für die somit

$$K_R = \frac{1}{VL} \quad (3)$$

gilt.

Diese Kosten könnten auf sehr verschiedene Weise zustande kommen, etwa durch erhöhten Energieaufwand bei der Durchmischung des Nahrungsbreies oder durch erhöhte Enzymproduktion. Es läßt sich aber auch ein informationstheoretischer Aspekt denken, auf den die Bezeichnung „Redundanzkosten“ anspielt: Eine wesentliche Funktion der Verdauung ist die Bereitstellung essentieller Baustoffe, wie Aminosäuren, Wirkstoffe, Co-Faktoren und dergleichen. In einem leistungsfähigen Verdauungssystem kann die Nahrung je nach Bedarf bis zu diesen Bauelementen abgebaut werden, so daß sie den absorbierenden und speichernden Organen unmittelbar zur Verfügung stehen. In einem weniger leistungsfähigen System wird die Nahrung wahrscheinlich weniger gut verdaut; um eine gegebene Menge essentieller Bauelemente zu absorbieren, muß nun das System – so wollen wir postulieren – zusätzliche „Trägernahrung“ mit assimilieren, die als stoffwechsel-inert zu denken ist und deren Menge dem Grad der abgesunkenen Verdauungsleistung proportional ist. Es läßt sich diese Beziehung auch so darstellen, daß wir das benötigte essentielle Bauelement als ein „Signal“, die Trägernahrung als „Geräusch“ im Sinne der Nachrichtentechnik ansehen. Bei guter Verdauung wäre dann die Relation Signal/Geräusch hoch, da der benötigte Baustoff in relativ reiner Form vorliegt, während bei schlechter Verdauung durch die Zunahme der mitassimilierten Trägernahrung diese Relation sinkt. Für den Organismus geht nun ein Teil der in den „Signalen“ festgelegten Information verloren oder er bedarf eines erhöhten Aufwandes an Information, um das „Signal“ vom „Geräusch“ zu trennen. Daß biochemische Co-Faktoren als Informationsträger angesehen werden können, hat schon KLEIN (1958) angedeutet, und in diesem Sinne entspricht die oben dargelegte Beziehung dem bekannten, von SHANNON (1948) ausgesprochenen „theorem of the noisy channel“, welches besagt, daß die Informationsredundanz eines Kommunikationssystems ebenso hoch sein muß wie die Summe der Störungen, mit denen bei der Informationsübermittlung zu rechnen ist.

In dieser Betrachtungsweise entsprechen die Kosten eines mit schlechtem Nutzeffekt arbeitenden Stoffwechselsystems den Kosten eines mit hoher Redundanz arbeitenden Informationssystems. Die Informationsredundanz ist definiert als

$$IR = IG_{\max} - IG_{\text{wirklich}} \quad (4)$$

wobei IG_{\max} den theoretisch möglichen, IG_{wirklich} den ausnutzbaren Informations-

gehalt eines Systems darstellen (ZEMANEK 1959). Die Informationsausnutzung (IA) ist dann

$$IA = \frac{IG_{\text{wirklich}}}{IG_{\text{max}}} \quad (5)$$

In unserem Stoffwechselsystem ist die Informationsausnutzung um so schlechter, je geringer der Anteil der essentiellen Baustoffe an der Gesamtmenge der assimilierten Nahrung ist, oder – mit anderen Worten – je höher der zusätzliche Aufwand ist, der zur Assimilation einer konstanten Menge essentieller Baustoffe nötig ist.

Vergleichen wir die Abbildungen 1a und 1b sowie die Daten der Tabelle 3, dann wird deutlich, daß die Assimilationskurve von *P. scaber* der Kurve für den Mehraufwand von Kosten zur Erhaltung eines homoeostatischen Zustandes bis zu einem

Tabelle 3

Die Gewichtsabhängigkeit von Verdauungsleistung, „Redundanzkosten“ und Assimilation. Die halbfett gedruckten Ziffern weisen auf die Parallelität zwischen „Redundanzkosten“ und Nahrungsassimilation bis zu einem Körpergewicht von 3 mg hin

Körpergewicht (mg)	Verdauungsleistung (VL)	„Redundanzkosten“ (K _R)		Nahrungsassimilation	
		$\frac{1}{VL} = K_R$	$\frac{K_R}{K_{R0}}$	Meßwerte (µg/h/mg Tier)	$\frac{Ass}{Ass_0}$
0,3	45,7	2,19	1,00	1,75	1,00
0,5	37,0	2,70	1,23	2,3	1,31
2,0	17,5	5,70	2,60	4,6	2,62
3,0	18,5	5,40	2,50	5,0	2,85
5,0	16,9	5,90	2,70	3,3	1,88
10,0	14,0	7,15	3,20	1,8	1,00
20,0	11,9	8,40	3,85	1,1	0,63
50,0	9,7	10,3	4,75	0,55	0,31
100,0	8,9	11,2	5,25	0,31	0,18

kritischen Punkt bei etwa 3 mg Körpergewicht folgt. Das heißt: Es wird um soviel mehr Nahrung assimiliert, als nötig wäre, um bei sinkender Verdauungsleistung eine konstante Menge eines essentiellen Baustoffes zu assimilieren. Wie die Kurve der Abbildung 1b zeigt, steigen zwischen 0,3 und 3 mg Körpergewicht die Redundanzkosten etwa auf das 2,5fache. Bis zu diesem Betrag scheint somit das System die Belastung durch den Mehraufwand an assimilierter Trägernahrung auf sich nehmen zu können. Beim kritischen Körpergewicht von etwa 3 mg erfolgt jedoch eine Umschaltung des Stoffwechsels, denn es sinkt nun die gewichtsspezifische Assimilation ziemlich steil ab; das heißt, den Geweben des Organismus stehen von da ab pro Gewichtseinheit immer weniger Nahrungsstoffe zur Verfügung, während gleichzeitig die Belastung des Systems auf Grund der absinkenden Verdauungsleistung und damit der ansteigenden „Redundanzkosten“ zunimmt. Es sinkt also der Nachschub und es steigen die Kosten zur Verwertung dieses Nachschubes. Dieser Formulierung ist zu entnehmen, daß die Ausnutzung der aufgenommenen Nahrung von der tatsächlich assimilierten Baustoffmenge sowie von den Kosten abhängt, die mit der Verdauung, Speicherung, Mobilisierung etc. dieser Baustoffe verbunden sind. Wenn wir als Maß dieser Kosten die auf der sinken-

den Verdauungsleistung basierenden „Redundanzkosten“ nehmen, dann ergibt sich als Ausdruck für die Nahrungsausnutzung (NA):

$$NA = \frac{\text{Assimilation}}{\text{Redundanzkosten}} \quad (6)$$

Drückt dieser Quotient irgendeinen für den Stoffwechsel der Art wesentlichen Sachverhalt aus, dann muß sich eine Beziehung zwischen ihm und anderen Variablen des Stoffwechsels finden lassen. Von entscheidender Bedeutung wäre eine Beziehung

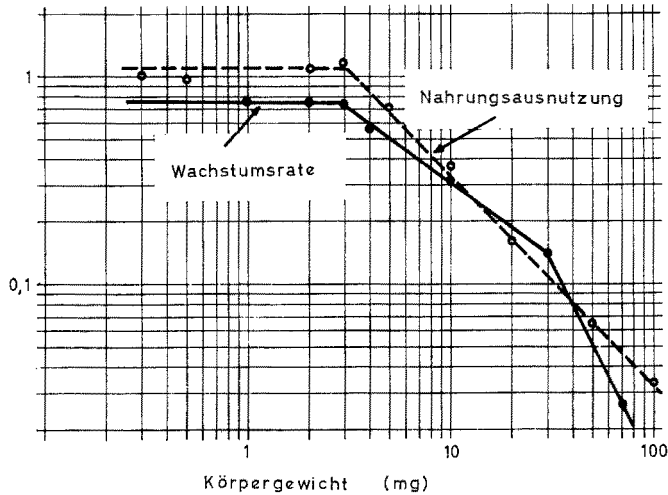


Abb. 2: Gewichtsabhängigkeit der Nahrungsausnutzung $\left(= \frac{\text{Assimilation}}{\text{Redundanzkosten}} \right)$ sowie der monatlichen Wachstumsrate $\frac{g_0}{g-g_0}$ von *P. scaber*. Einzelheiten in Tabelle 4 und im Text

Tabelle 4

Die Gewichtsabhängigkeit von Nahrungsausnutzung und Wachstumsrate

Körpergewicht (mg)	Nahrungsausnutzung $= \left(\frac{\text{Assimilation}}{\text{„Redundanzkosten“}} \right)$	Wachstumsrate $\frac{g-g_0}{g_0}$ (mg/Monat)
0,3	1,000	
0,5	0,96	
1,0		0,73
2,0	1,10	0,73
3,0	1,17	0,70
4,0		0,55
5,0	0,70	
10,0	0,31	0,37
20,0	0,16	
30,0		0,14
50,0	0,065	0,05
100,0	0,034	0,015

zum Wachstum, da ja anzunehmen ist, daß zwischen Nahrungsausnutzung und Wachstum eine direkte Korrelation besteht.

Eine Wachstumskurve für *P. scaber* wurde auf Grund von Literaturangaben konstruiert (WIESER 1965). Wird anhand dieser Kurve die Wachstumsrate $\frac{g - g_0}{g_0}$ errechnet, wobei g das Endgewicht, g_0 das Anfangsgewicht einer einmonatigen Zeitspanne repräsentieren, und in Beziehung zum Körpergewicht gesetzt, dann ergeben sich die in Tabelle 4 und Abbildung 2 dargestellten Werte. Wie hieraus ersichtlich, besteht zwischen der monatlichen Zuwachsrate von *P. scaber* und dem theoretisch ermittelten Quotienten für die Nahrungsausnutzung eine unerwartet gute Übereinstimmung, wenn wir sie über den gesamten Wachstumszyklus der Art betrachten. Es wird hier dementsprechend die Meinung vertreten, daß – zumindest für den Isopoden *P. scaber* – das Konzept der *Kosten*, die für die Verwertung der Nahrung aufgewendet werden müssen, für die Aufstellung einer Wachstumstheorie von Bedeutung ist.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Nahrungsassimilation der Kellerassel *Porcellio scaber* läßt sich in Abhängigkeit vom Körpergewicht als eine zweiphasige Funktion beschreiben, welche durch einen ansteigenden und einen absteigenden Ast gekennzeichnet ist, wobei der Wendepunkt bei einem Körpergewicht von etwa 3 mg liegt.
2. Es wird angenommen, daß ein Faktor dieser Beziehung die Veränderung der Verdauungsleistung ist, die vom Oberflächen/Volumen-Verhältnis des Mitteldarmes sowie von der Geschwindigkeit der Nahrungspassage abhängt. Eine Berechnung der entsprechenden Werte ergibt ein Absinken der Verdauungsleistung, welche näherungsweise der „Oberflächenregel“ folgt.
3. Bei sinkender Verdauungsleistung kann eine konstante Nahrungsverwertung nur dann möglich sein, wenn das Stoffwechselsystem die „Kosten“ erhöht, die für Resorption, Speicherung und Mobilisierung von Zellbestandteilen aufgewendet werden müssen.
4. Die Resorption spezifischer organischer Moleküle kann als ein informationstheoretisches Problem angesehen werden, indem mit sinkender Verdauungsleistung das „Geräusch“ ansteigt, aus dem bestimmte „Signale“ – die benötigten Moleküle – ausgewählt werden müssen. Um eine konstante Informationsausnutzung zu erreichen, muß nach dem Prinzip von SHANNON (1948) die Redundanz des Systems erhöht werden. Hieraus folgt, daß die „Redundanzkosten“ der sinkenden Verdauungsleistung indirekt proportional sind.
5. Tatsächlich ist bei *P. scaber* der Anstieg der gewichtsspezifischen Nahrungsassimilation bis zu einem Körpergewicht von 3 mg proportional dem Anstieg der geforderten „Redundanzkosten“. Dann scheint eine Umschaltung des Stoffwechsels stattzufinden, und die Nahrungsassimilation sinkt trotz weitersteigender „Redundanzkosten“.

6. Die wahre Ausnutzung der Nahrung läßt sich als Quotient von Assimilation/Redundanzkosten definieren. Eine Berechnung dieses Quotienten für den gesamten Gewichtsbereich ergibt, daß er der monatlichen Wachstumsrate der Art weitgehend parallel verläuft.

ZITIERTE LITERATUR

- ELLENBY, C., 1951. Body size in relation to oxygen consumption and pleopod beat in *Ligia oceanica* L. *J. exp. Biol.* **28**, 492–507.
- HARTENSTEIN, R., 1964. Feeding, digestion, glycogen, and the environmental conditions of the digestive system in *Oniscus asellus*. *J. Insect Physiol.* **10**, 611–621.
- JORDAN, H., 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. G. Fischer, Jena, Bd 1, 431–432.
- KLEIN, P. D., 1958. Efficiency of information transmission by biochemical co-factors. In: Information theory in biology. Proc. of a symposium held at Gatlinburg, Tenn. Ed. by H. P. Yockey, H. Quastler & R. L. Platzman. Pergamon Pr., Oxford, U.K., 204–208.
- MURLIN, J. R., 1902. Absorption and secretion in the digestive system of the land isopods. *Prod. Acad. nat. Sci. Philad.* **54**, 284–359.
- SHANNON, C. E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. tech. J.* **27**, 379–423, 623–656.
- WIESER, W., 1965. Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). *Pedobiol.* **5**, 304–331.
- WILL, A., 1952. Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. 6. Mitteilung. Körpergröße und O₂-Konsum bei Schaben und Asseln (Isopoden). *Z. vergl. Physiol.* **34**, 20–25.
- ZEMANEK, H., 1959. Elementare Informationstheorie. Oldenburg, München, 120 pp.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag WIESER

BULNHEIM: Besteht bezüglich der Größe des Stoffeinbaues bei fortpflanzungsaktiven Tieren ein geschlechtsspezifischer Unterschied? Bei weiblichen Tieren hat die Eibildung während der Reproduktionsphase vermutlich einen größeren Stoffeinbau zur Voraussetzung als bei männlichen Tieren, so daß bei den Weibchen eine stärkere Nahrungsassimilation zu erwarten sein müßte.

WIESER: Das Phänomen des Brutzyklus wurde nicht berücksichtigt. Langfristige Unterschiede im oberen Gewichtsbereich wurden nicht festgestellt.

HEINMETS: I would like to know whether regulatory mechanisms, in addition to external factors, also appear to limit and restrict body size?

WIESER: The size-dependent decrease in relative rates of growth could be interpreted as pointing towards the existence of size-limiting regulatory factors. However, this is a complex problem that has not been analysed. The only definite effect on body size of a regulatory mechanism would be the switch from one type of metabolism to another, which takes place at a body weight of about 3 mg.