

Nahrungsaufnahme, Stoffumsatz und Energiehaushalt des marinen Hydroidpolypen *Clava multicornis*

G.-A. PAFFENHÖFER

I. Zoologisches Institut der Justus Liebig-Universität, Gießen,
und
Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland

ABSTRACT: Food uptake, metabolism and energy budget of the marine hydroid polyp *Clava multicornis*. *Clava multicornis* FORSKÅL (Cnidaria, Hydrozoa) from the North Sea was cultured under a variety of environmental conditions, and quantitative aspects of the following processes examined: food intake, growth, oxygen consumption, losses of material, and food conversion. The experiments were conducted in sea water (salinity 32 ‰) at different constant temperature levels (6°, 11° and 16° C) and different daily food rations. The polyps were fed living larvae of the brine shrimp *Artemia salina*. Daily rations ranged from 2.3 ‰ (6° C) to 19.0 ‰ (16° C) of the dry weight of the polyp colonies. The food ration essential for minimum growth increased with the test temperature. The calorific value of the *Artemia* larvae was 5854 cal per g organic dry substance. The calorific values of the colonies of *Clava multicornis* increased at all 3 test temperatures with ascending daily food rations; they ranged from 5367 to 6003 cal per g organic dry substance. Colony growth was determined in 3 different ways: by measuring the increase in polyp number, the length increase of all polyps of a given colony, and the increase of the dry weight of the organic substance of a given colony. Growth was exponential in all 3 cases. The lowest test temperature, or small daily rations, caused slow growth; the highest temperature, or large daily rations, resulted in rapid growth. Oxygen consumption of individual colonies was measured at 16° C and 3 different daily rations; the colonies showed the same intensity of respiration at all 3 daily rations. A colony of 1.5 mg organic dry substance respired 0.107 ml oxygen per 24 hours, a colony of 5.0 mg, 0.269 ml oxygen. At 11° and 16° C gonophores developed well and were counted; at 6° C no gonophores were observed. The amount of the excrement discharged by *C. multicornis* at 16° C increased from 26.0 ‰ of the food eaten (minimum daily ration) to 39.3 ‰ (maximum daily ration). Gross efficiency increased with falling temperature and rising daily ration. At 16° C, net efficiency increased with rising daily ration. On the basis of the data obtained for gross efficiency, oxygen consumption and excrementation, an energy budget was made up.

EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zur Erforschung der Dynamik des Lebens in der Nordsee. Sie konzentriert sich – im Rahmen der Forschungskonzeption der Biologischen Anstalt Helgoland – auf physiologisch-ökologische (experimentell-ökologische) Untersuchungen an dem in den Litoralbereichen der Nordsee häufigen Hydroidpolypen *Clava multicornis* FORSKÅL.

Eine Analyse des ökologischen Verhaltens einer Tier- oder Pflanzenpopulation unter natürlichen Bedingungen im Meer – die Analyse ihrer „ökologischen Existenz“ (KINNE 1953, p. 428) – setzt eingehende Kenntnisse über deren „physiologische Potenz“ (KINNE 1953, 1957) voraus: Die im Meer gewonnenen Informationen über Verbreitung, Abundanz, Wachstum und Vermehrung müssen durch experimentell-ökologische Leistungsanalysen vertieft werden. Derartige Analysen erfolgen meist an Einzelarten, und zwar unter genau kontrollierten Umweltbedingungen. Es gilt, die dem Versuchorganismus kraft seiner genetischen Konstitution und seiner Umweltvorgeschichte (Adaptationszustand) innewohnende Wachstums-, Stoffumsatz- und Vermehrungskapazität unter einer Reihe verschiedener Umweltbedingungen zu ermitteln und so ein möglichst detailliertes Bild von seinem physiologischen Leistungs- und Anpassungsvermögen zu erarbeiten.

Die auf diese Weise gewonnenen Einsichten sollen dann später durch Versuche mit Vertretern mehrerer Arten in Form vereinfachter Ökosysteme (experimentelle Mesökologie, KINNE 1957) sowie durch Experimente in situ weiter ergänzt werden.

Die vorliegende Studie benutzt als Kriterium für die Leistungsanalyse von *Clava multicornis* vor allem Nahrungsaufnahme, Stoffumsatz und Energiehaushalt. Für die Beurteilung des Stoffumsatzes erwies sich dabei der Sauerstoffverbrauch als ein weniger aussagekräftiges Kriterium als eine kalorimetrische Analyse der aufgenommenen, umgesetzten und wieder abgegebenen Nahrung. Eine sorgfältige Erfassung aller wesentlichen Teiglieder dieses Geschehens gestattet schließlich die Aufstellung einer Bilanz. Auf diese Weise werden die Hauptglieder des Energiehaushalts quantitativ erfaßt. Offensichtlich spielen quantitativ-ökonomische Gesichtspunkte des Energiehaushalts einer Art eine wesentliche Rolle für die Beurteilung deren ökologischen Gesamtpotentials.

Im einzelnen wurde untersucht, welchen Einfluß verschiedene Temperaturen und Nahrungsbedingungen auf Nahrungsaufnahme, Stoffumsatz und Energiehaushalt des marinen Hydroidpolypen *Clava multicornis* haben. Temperatur und Nahrung erwiesen sich in Voruntersuchungen als wirksamste Faktoren bezüglich der Leistungen von *C. multicornis*. Es wurde festgestellt, wieviel der aufgenommenen Nahrung für Wachstum und Stoffwechsel verwandt wird und wieviel Gewichtsanteile der Nahrung ungenutzt bleiben. Als Maß zur Beurteilung der Stoffwechselökonomie wurde die Kalorie [cal] gewählt.

Die Aufstellung einer Energiebilanz bzw. die Analyse des Energiehaushalts geschieht nach folgender Gleichung:

$$\begin{array}{rccccccc} \text{aufgenommene} & & \text{in Körpersubstanz} & & \text{im Stoffwechsel} & & \text{Energie der nicht} \\ \text{Nahrungsenergie} & = & \text{umgewandelte} & + & \text{umgesetzte} & + & \text{verwerteten} \\ & & \text{Energie} & & \text{Energie} & & \text{Nahrung} \end{array}$$

Eine derartige Bilanz stellte IVLEV (1939) für den Bachröhrenwurm *Tubifex tubifex* auf. Eine zweite Arbeit über den Energiehaushalt eines wasserlebenden Wirbellosen erschien von RICHMAN (1958) über den Wasserfloh *Daphnia pulex*, und PAINE (1965) veröffentlichte eine Untersuchung über den Energiehaushalt des Opisthobranchiers *Navanax inermis*. Auch für Fische wurden Energiebilanzen aufgestellt, und zwar von IVLEV (1939a, 1939c), DAVIES (1964) und PANDIAN (1967).

Clava multicornis ist für Energiebilanzanalysen aus mehreren Gründen besonders geeignet: (1) Die Kolonien dieses Hydroidpolypen wachsen flächig am Substrat angeheftet; die Koloniausdehnung (Wachstum) ist daher gut zu messen. (2) *C. multicornis* ist bezüglich der Nahrung nicht wählerisch; sie läßt sich mit Larven des Salinenkrebses *Artemia salina* halten und zur Fortpflanzung bringen. (3) *C. multicornis* versucht das gefangene Beutetier unter allen Umständen zu verschlingen, selbst dann, wenn es größer ist als der beteiligte Polyp. Andere Hydroidpolypen wie *Tubularia larynx* und *Coryne loveni* reagieren weniger zuverlässig: Während einige Polypen die genesselte Beute aufnehmen, geben andere nicht selten den Schlingversuch vorzeitig wieder auf. (4) *C. multicornis*-Polypen werden bis zu 8 mm lang; sie lassen sich leicht beobachten und können relativ große Beutetiere in toto aufnehmen. (5) *C. multicornis*-Polypen sind widerstandsfähig (Umwelt-euryplastisch) und daher auch in Massenversuchen ohne Schwierigkeiten manipulierbar.

MATERIAL UND METHODIK

Material

Clava multicornis FORSKÅL (Ordnung: Hydroidea, Familie: Clavidae), ein in den Litoralregionen der Nordsee auf festen Substraten siedelnder Hydroidpolyp, wächst meist auf Fucoideen (*Ascophyllum*, *Fucus*), wird aber auch auf Holz und Steinen angetroffen. Die Ausgangspolypen für meine Versuchsreihen wurden im Dezember 1964 von einer Kolonie abgetrennt, die in der Nähe des Helgoländer Südhafens auf der Braunalge *Fucus* spec. gewachsen war.

Die Eier des Salinenkrebses *Artemia salina*, aus denen die verfütterten Larven schlüpften, waren im Herbst 1964 von der Firma Dr. BAENSCH (452 Melle, Deutschland) bezogen worden.

Als Futter für die geschlüpften *Artemia salina*-Larven dienten einzellige Grünalgen der Gattung *Dunaliella* (Ordnung: Volvocales, Familie: Polyblepharidaceae) aus der Nordsee bei Helgoland. Die Ausgangskultur wurde freundlicherweise von Herrn P. H. SAHLING, Biologische Anstalt Helgoland, zur Verfügung gestellt und von mir nach BUTCHER (1959) als *Dunaliella* spec. bestimmt.

Methodik

Kulturverfahren für *Clava multicornis*: Jede Versuchsreihe wurde mit einzelnen Polypen begonnen, die von einer einzigen „Primärkolonie“ (KINNE 1956) abgetrennt worden waren und daher genetisch einheitliches Material darstellten. Zur Befestigung jedes einzelnen Polypen wurde sein Stolonenanteil (5 bis 8 mm Länge) mittels eines dünnen Baumwollfadens auf der Oberfläche einer untergetauchten Glasplatte festgehalten. Die Ausmaße der Glasplatte betragen 80 × 80 mm bei 4 mm Dicke. Auf jeder Glasplatte wurde ein einziger Polyp befestigt. 4 bis 8 Tage nach Versuchsbeginn waren die Stolonen des Polypen auf der Platte festgewachsen, so daß der Baumwollfaden abgelöst werden konnte. Insgesamt 4 derartige Glasplatten standen senk-

recht in einer runden Glasschale (Ausmaße: 150 mm Durchmesser, 110 mm Höhe), die mit 1000 ml Meerwasser von 32 ± 1 ‰ Salzgehalt gefüllt und mit einer Glasplatte abgedeckt war. Die Polypen erhoben sich stets in einem Winkel von 90° von ihrer als Substrat dienenden Glasplatte. Sie wurden in unbewegtem Meerwasser kultiviert, das dem Hochbehälter der Biologischen Anstalt Helgoland entstammte und im Laboratorium zuvor durch ein SEITZ-Filter K 5 (Bad Kreuznach) filtriert worden war. Dieses Filter hielt Mikroorganismen – mit Ausnahme einiger Bakterien – zurück. Die Polypenkolonien wurden alle 24 Stunden in frisches, ein bis zwei Stunden vorher filtriertes Wasser umgesetzt, das die entsprechende Versuchstemperatur besaß. Dieser Wasserwechsel erfolgte 30 bis 60 Minuten nach der Fütterung der Polypen. Die Untersuchungen an *C. multicornis* wurden bei 3 verschiedenen, konstanten Wassertemperaturen durchgeführt: 6° , 11° und 16° C; alle drei Temperaturstufen konnten mittels eines Thermostaten auf $\pm 0,2^\circ$ C genau gesteuert werden. Die Temperaturstufen 6° und 16° C entsprechen in etwa den in der Nordsee auftretenden Jahresextremen von 3° bzw. 17° C.

Kulturverfahren für *Artemia salina*: Artemieneier wurden in Helgoländer Meerwasser von 32 ‰ Salzgehalt 10 Stunden lang bei 30° C bebrütet. Anschließend wurde die Temperatur auf 20° C gesenkt. Die Nauplien schlüpfen 25 bis 28 Stunden nach Beginn der Bebrütung in großer Anzahl; offensichtlich ist der hohe prozentuale Schlupferfolg auf die hohe Anfangstemperatur zurückzuführen. Direkt nach dem Schlüpfen wurden 3000 Nauplien einzeln abgezählt und in eine Schale pipettiert, die 1500 ± 20 ml filtriertes Meerwasser (SEITZ K 5-Filter) enthielt. Die Wassertemperatur betrug $20^\circ \pm 0,3^\circ$ C. 30 Stunden nach dem Schlüpfen hatten die Nauplien ihren Dotter nahezu aufgezehrt (vgl. auch REEVE 1963) und erhielten die erste Nahrung – einzellige Grünalgen der Gattung *Dunaliella*. Die tägliche Futtermenge betrug 1500 ml bei einer Konzentration von 350 *Dunaliella* pro Mikroliter; die Konzentration war zuvor mittels einer Zählkammer (nach BÜRGER) bestimmt worden. Die Glasschalen mit den Artemienlarven wurden stets im Dunkeln gehalten; Lichtschwankungen können die Schwimmaktivität der Artemienlarven beeinflussen und so zu einer Änderung ihres Kaloriengehaltes führen.

Kulturverfahren für *Dunaliella*: 180 bis 200 g trockene Erde wurden 8 Stunden lang in einer SOXHLET-Apparatur mit 800 ml kochendem destilliertem Wasser extrahiert. Die entstandene Erdabkochung diente als Nährlösung, von der 25 ml einem Liter Algenkulturlösung zugegeben wurde. Die Kulturlösung bestand aus Helgoländer Meerwasser, dem pro Liter 0,1 g NaNO_3 und 0,02 g Na_2HPO_4 hinzugefügt worden waren. 5000 ml fassende Pulverflaschen aus Jenaer Glas G 20 wurden mit jeweils 3500 ml der genannten Kulturflüssigkeit gefüllt und 75 Minuten lang bei 90° C sterilisiert. Die abgekühlte Lösung beimpfte ich mit *Dunaliella* und setzte sie schwachem Sonnenlicht aus. Zur Verfütterung an Artemienlarven gelangten nur Algenpopulationen, die sich in der logarithmischen Wachstumsphase befanden.

Lichtverhältnisse: Sämtliche *C. multicornis*-Kolonien wurden unter gleichartigen Lichtverhältnissen aufgezogen. Mittels Jalousien konnte zu starke Lichteinstrahlung reduziert werden; direktes Sonnenlicht wurde vermieden. Bei wolkenlosem Himmel betrug die Lichtintensität direkt über den Kulturschalen mittags 12 Uhr maximal 500 Lux; bei bewölktem Himmel sank sie bis auf minimal 50 Lux.

Nahrungsverabreichung: *C. multicornis* ist bei der Nahrungsaufnahme nicht wählerisch. Neben verschiedenen kleinen Krebsen werden Anneliden, Molluskenfleisch und kleine Fischlarven verschlungen. Als Futter dienten 7 bis 8 Tage alte, durchschnittlich 1,8 mm lange Artemienlarven. Die bei 20° C gehaltenen Artemien wurden 15 bis 20 Minuten vor der Fütterung der in den *Clava*-Kulturgefäßen herrschenden Wassertemperatur angepaßt. Die Verfütterung der Artemienlarven erfolgte von Hand mittels einer Pipette; auf diese Weise erhielt jeder einzelne Polyp die gleiche Nahrungsmenge. Die bei 11° und 16° C gehaltenen Kolonien wurden in Intervallen von 24, die bei 6° C gehaltenen Kolonien – wegen ihres wesentlich geringeren Nahrungsbedarfs – in Intervallen von 72 Stunden gefüttert.

Trockengewichtbestimmung: Die *Clava*-Kolonie wurde mit Hilfe einer Pipette in Meerwasser gründlich von Faeces und Nahrungsresten gesäubert; unmittelbar danach erfolgte der gleiche Vorgang zweimal je 25 Sekunden lang in jeweils 500 ml destilliertem Wasser zur Entfernung des anhaftenden Meerwassers. Sodann wurde die Kolonie mit einer Rasierklinge ohne die Stolonen zu verletzen von der Glasplatte abgelöst, auf eine kleinere Glasplatte (15 × 20 mm) übertragen, mit Präpariernadeln ausgebreitet, in ein Wägegglas gelegt, einmal 60 Minuten und – nach erfolgter Wägung – nochmals 30 Minuten bei 105° C getrocknet (LOVEGROVE 1963, 1966). Die Glasplatte erkalte innerhalb von 3 Minuten im geschlossenen Wägegglas und wurde sofort danach auf einer Analysenschnellwaage (Genauigkeit ± 0,01 mg) dreimal gewogen. Die Differenz Glasplatte plus Kolonie minus Glasplatte ergab das Kolonietrockengewicht. Die getrocknete Substanz wurde bis zur Kalorimetrierung in einem Exsiccator über Silicagel aufbewahrt.

Jeweils 250 *Artemia*-Larven wurden 20 Stunden nach der letzten Fütterung abpipettiert und zweimal 60 Sekunden lang in jeweils 300 ml destilliertem Wasser belassen. Die Trocknung der Larven erfolgte auf einer kleinen Glasplatte. Trocknungstemperatur, -dauer, Wägung und Aufbewahrung waren die gleichen, wie sie vorstehend für *Clava multicornis* beschrieben worden sind. Die von zahlreichen Autoren angegebene Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 105° C führte bei *Artemia salina* – wie eigens angestellte Untersuchungen zeigten – zu einem Verlust von mehr als 4 % der organischen Substanz. Dieser hohe Verlust hätte zu einem erheblichen Fehler bei den nachfolgenden kalorimetrischen Untersuchungen geführt.

Aschegehaltbestimmung: Zur Ermittlung des Anteils der organischen Substanz am Trockengewicht wurden *Clava*-Kolonien und *Artemia*-Larven 4 Stunden lang bei 510° C in einem Muffelofen verascht. Die zu veraschende Substanz befand sich in Mikroporzellantiegeln. Nachdem Tiegel samt Inhalt (Asche) erkalte waren, wurden sie 30 Minuten lang bei 105° C in einem Trockenschrank aufbewahrt. Anschließend wurden Tiegel und Asche dreimal gewogen.

Kalorimetrierung: Zur Bestimmung des Energiegehalts der *Clava multicornis*-Kolonien und der *Artemia salina*-Larven wurde das Semi-Mikrokalorimeter No. 1412 der Firma PARR (Moline, Illinois, USA) verwendet. Dieses Bombenkalorimeter erlaubt die Verbrennung kleiner Substanzmengen bis zu 5 mg herab unter Hinzunahme von Benzoësäure, deren Kaloriengehalt bekannt war. Die Kalorimetrierungen fanden in einem Raum statt, dessen Temperatur sich während der etwa eine Stunde währenden Bestimmung maximal um 0,4° C änderte.

Messung des Trockengewichts lebender Polypenkolonien: Um den Polypenkolonien eine Nahrungsmenge verabreichen zu können, die der Menge ihrer organischen Trockensubstanz direkt proportional war, mußte das Gewicht dieser organischen Substanz an der lebenden Kolonie bestimmt werden. Nach FULTON (1963) ist bei unterschiedlich großen *Cordylophora*-Kolonien die Anzahl aller Polypen dem Kolonietrockengewicht direkt proportional. Da die Polypenknospung jedoch zeitlich gewissen Fluktuationen unterlag (siehe auch FULTON 1963) und die Polypenvermehrung durch Knospung bei 6° C nur langsam vonstatten ging, wurde zur Wachstumsbestimmung die Längenzunahme aller Polypen einer Kolonie gewählt. Im Gegensatz zur Polypenknospung nimmt die Polypengesamtlänge gleichmäßig, das heißt ohne Schwankungen zu. Die Messung der Polypenlängen erfolgte nur bei vollständiger Streckung aller Individuen einer Kolonie: Die Länge der einzelnen Polypen einer Kolonie wurde unter einem Binokularmikroskop mittels eines Okularmikrometers bei einer 12,5fachen Vergrößerung – frühestens 15 Stunden nach der vorhergehenden Fütterung – bestimmt. Die Kulturschalen, welche die Kolonien enthielten, befanden sich stets im Wasserbad und wurden keiner Erschütterung, die eine Kontraktion der Polypen nach sich gezogen hätte, ausgesetzt. Bei unzureichendem Raumlicht wurden die einzelnen Kolonien während der Messung mit einer schwachen Lampe angestrahlt. Es wurden nur Polypen mit einer Mindestlänge von 0,5 mm und mindestens 2 Tentakeln gemessen und gezählt.

Größe der untersuchten Kolonien: Für sämtliche Untersuchungen wurden Kolonien verwandt, die aus mindestens 20 bis 25 Polypen bestanden. Die größte im Rahmen dieser Arbeit aufgezogene Kolonie besaß 230 Polypen. Individuenreichere Kolonien wurden aus meßtechnischen Gründen nicht aufgezogen.

Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs: Der Sauerstoffverbrauch der *Clava multicornis*-Kolonien wurde mittels der Mikro-WINKLER-Methode bestimmt (FOX & WINGFIELD 1938). Die Meerwasserentnahme erfolgte mit einer 8 ml fassenden, aus Glas bestehenden und durch einen Metallrahmen gehaltenen Schraubpipette (KROGH 1935) mit einer langausgezogenen Spitze und einer Meßgenauigkeit von $\pm 0,01$ ml. Zur Titration wurde eine Mikrometerbürette der Firma BURROUGHS (WELLCOME & Co., London) verwandt, die auf 0,0005 ml genau arbeitete. Das Volumen der Schraubpipette wurde chemisch bestimmt: Die Pipette wurde mit einer $\frac{n}{100}$ Standardlösung Kaliumjodidjodat gefüllt und die Lösung dann in ein 25 ml fassendes Titrationsgefäß ausgedrückt; anschließend wurde die Pipette dreimal mit je 3 ml destilliertem Wasser ausgespült und 0,2 ml 84%ige Phosphorsäure sowie danach 0,2 ml 20%iges Polyviol hinzugefügt. Die Titration erfolgte mit $\frac{n}{100}$ Natriumthiosulfat.

Der Sauerstoffverbrauch der *Clava multicornis*-Kolonien wurde ermittelt, indem die Sauerstoffkonzentration des Meerwassers, in dem sich die Kolonien befanden, jeweils am Beginn und Ende des Versuchs bestimmt wurde. Die resultierende Differenz ergab den Sauerstoffverbrauch der Kolonien. Weitere Einzelheiten über die Sauerstoffbestimmung werden im folgenden angeführt.

Bestimmung der nicht verwerteten Nahrung (Faeces = Exkreme): Zur Ermittlung des Nahrungsanteils, der von den Polypen nicht verwertet

wurde, kam ein Verfahren zum oxydativen Nachweis gelöster organischer Substanz im Meerwasser zur Anwendung (GILLBRICHT 1956). Diese Methode liefert zwar relativ grobe Werte, reicht jedoch in diesem Fall zur quantitativen Bestimmung aus.

ERGEBNISSE

Nahrungsaufnahme

Nahrungsqualität

Neben Larven des Salinenkrebses *Artemia salina*, welche sämtlichen *Clava*-Kolonien als Futter dienten, wurden am Beginn unserer Zuchtversuche auch andere Nahrungstiere verabreicht; es sollte herausgefunden werden, ob diese Futtertiere aufgenommen und bei Dauerfütterung Schädigungen oder Anomalien bewirkten.

Ausschließliche Fütterung (20 Tage lang) mit dem Oligochaeten *Enchytraeus albidus* ergab bei *Clava multicornis* Strukturanomalien wie bleibende Hydranthenkrümmungen, Reduzierung der Tentakelzahl und Verkürzung der Tentakel; ferner kam die Knospung weiterer Polypen zum Stillstand. Nach 22 Tagen nahmen die Polypen keine Nahrung mehr auf und wurden zurückgebildet.

Der Harpacticide *Tisbe helgolandica* konnte von *Clava multicornis* nur mit Schwierigkeiten verschlungen werden, was offenbar durch die Sperrigkeit der Furca verursacht wurde.

Artemia-Larven, die bei 60° bis 80° C getrocknet und in Würfel von 0,3 mm Kantenlänge gepreßt worden waren, wurden verschlungen, jedoch nur zum Teil resorbiert (durch Wägung der getrockneten Faeces wurde eine unter 50 % der aufgenommenen Nahrung liegende Resorption ermittelt). Nach 3- bis 4wöchiger Fütterung mit dieser getrockneten Nahrung traten bei *Clava multicornis* Anomalien auf: Übermäßige Streckung der Polypen bei gleichzeitiger Tentakelverkürzung. Diese unbefriedigenden Fütterungsuntersuchungen führten zu dem Entschluß, den *Clava multicornis*-Polypen lebende *Artemia*-Larven zu verabreichen. Eine dreimonatige Fütterung der Polypen mit *Artemia*-Larven hatte keine Polypenanomalien ergeben.

Ermittlung des Trockengewichts

Zur Ermittlung des Kolonietrockengewichts verschieden großer, lebender *Clava multicornis*-Kolonien, das für die jeweils verabreichte Nahrungsmenge bestimmend war, wurden Kolonien verschiedener Größe, die über 3 bis 5 Wochen hin eine exakt bestimmte Nahrungsmenge pro Tag und Polypengesamtlänge erhalten hatten (Tab. 1) und deren Polypenlängenzuwachs alle 2 bis 5 Tage gemessen worden war, bei 105° C getrocknet und danach sowohl ihr Gewicht als auch ihr Aschegehalt ermittelt. Anhand zahlreicher Trockengewichtsbestimmungen, die sämtlich in Abbildung 1 eingetragen sind, wurde die quantitative Relation zwischen Polypengesamtlänge und Trockengewicht ermittelt. Abbildung 1 gibt die Beziehung Polypengesamtlänge zu Kolonie-

trockengewicht bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen wieder. Jeder einzelne Trockengewichtswert wurde eingetragen und anschließend die Regressionen errechnet.

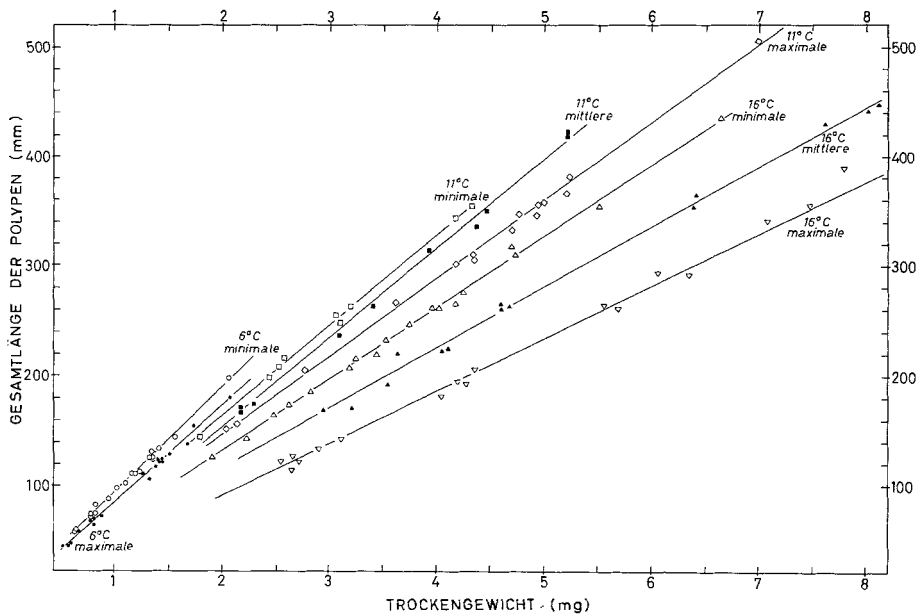


Abb. 1: *Clava multicornis*, Beziehung zwischen Polypengesamtlänge und Kolonietrockengewicht bei 3 Temperaturstufen und verschiedenen Tagesrationen. Angegeben sind jeweils einzelne Meßergebnisse. (min = minimale, mitt = mittlere, max = maximale Tagesration)

Abbildung 2 stellt die Beziehung zwischen Polypengesamtlänge und Trockengewicht der organischen Substanz dar. Diese Werte ergeben sich, wenn vom Kolonietrockengewicht der Ascheanteil abgezogen wird.

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen, daß das Kolonietrockengewicht und das Trockengewicht der organischen Substanz mit wachsender Polypenlänge linear zunehmen. Da die Polypen bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen neben unterschiedlicher Maximallänge auch verschiedenen Durchmesser aufwiesen, ferner das Stolonennetz eine differente Dichte besaß, mußte für jede Temperatur-Tagesration gesondert die Beziehung Polypengesamtlänge zu Trockengewicht der Kolonie ermittelt werden. Anhand der dabei errechneten Regressionen konnte nun abgelesen werden, welches Kolonietrockengewicht bei gemessener Polypengesamtlänge vorlag, das heißt, es konnte das Trockengewicht der lebenden Kolonie bestimmt werden.

Zu Beginn der Untersuchungen mußte ferner das Trockengewicht der als Futter dienenden *Artemia*-Larven verschiedener Länge ermittelt werden. Von 250 abgezählten Larven wurden 30 bis 50 lebende Tiere auf eine Glasplatte pipettiert und ihre Länge auf 0,05 mm genau gemessen. Daraus wurde die mittlere Länge der 250 Larven errechnet, die anschließend getrocknet und gewogen wurden (Trocknungs- und Wiegeverfahren siehe unter METHODIK). Das Gewicht wurde auf 100 Larven umgerechnet.

Dieses Verfahren wurde 17mal mit unterschiedlich großen Tieren durchgeführt und die Ergebnisse graphisch dargestellt (Abb. 3). Aus Abbildung 3 kann man nun das Trockengewicht der zu verfütternden lebenden *Artemia*-Larven bekannter Länge (die Längenmessung erfolgte 30 Minuten vor der Fütterung) ablesen. Diese indirekte Methode der

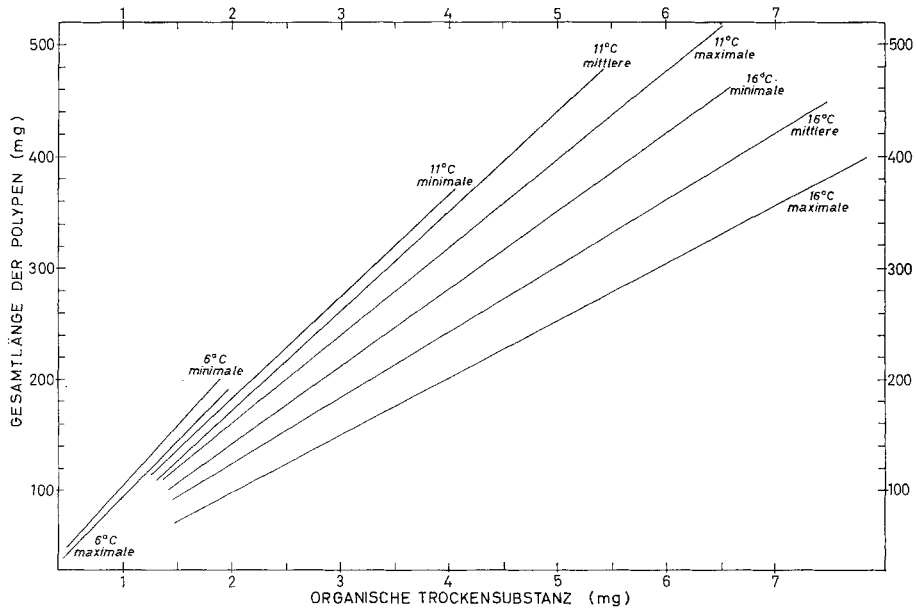


Abb. 2: Beziehung zwischen der Polypengesamtlänge und dem Trockengewicht der organischen Substanz von *Clava multicornis*-Kolonien bei 3 Temperaturstufen und verschiedenen Tagesrationen. (min = minimale, mitt = mittlere, max = maximale Tagesration)

Trockengewichtsermittlung lebender *Clava multicornis*-Kolonien und *Artemia*-Larven ist präziser als ein Rückschluß vom Feuchtgewicht dieser Tiere auf ihr Trockengewicht.

Minimale Nahrungsaufnahme

Als minimale Nahrungsaufnahme pro Zeiteinheit und Kolonie bestimmter Größe wird das niedrigstmögliche täglich aufgenommene Nahrungsquantum (minimale Tagesration) bezeichnet, welches Koloniewachstum ohne frühzeitige Rückbildung von Polypen gestattet. *Clava*-Polypen haben bei 16° C eine durchschnittliche Lebensdauer von 4 bis 6 Wochen; danach werden sie zurückgebildet. Ist das täglich aufgenommene Nahrungsquantum (Tagesration) unzureichend, so setzt diese Rückbildung früher (1 bis 3 Wochen nach Knospungsbeginn) ein.

Die minimale – und die weiter unten besprochene maximale – Tagesration wurde in Vorversuchen bei verschiedenen Temperaturen ermittelt. Es ließ sich relativ leicht erkennen, welche Nahrungsmenge maximal – ohne binnen weniger (5 bis 7) Tage auftretender Anomalien (Hydranthenverformungen) – aufgenommen werden konnte.

Pro ausgewachsener Polyp (2 bis 3 mm Länge) beträgt das maximale Nahrungsquantum bei 16° C 1 *Artemia*-Larve von 1,8 mm Länge pro Tag. Bei 16° C wurden 1,5, 2, 2,5, 3 und 3,5 Polypen pro neu angesetzter Kolonie mit jeweils 1 *Artemia*-Larve pro Tag gefüttert und auf diese Weise die minimale Tagesration herausgefunden.

Gemäß Tabelle 1 liegt bei 16° C die minimale Tagesration bei 0,190 mg organischer Trockensubstanz pro 100 mm Polypengesamtlänge, die maximale Tagesration bei 0,376 mg. Zu Beginn der Versuchsreihen bei 16° C erhielten alle Kolonien täglich 0,282 mg organische Trockensubstanz pro 100 mm Polypengesamtlänge; sie wurden dann innerhalb von 5 Tagen schrittweise bei täglicher Verminderung bzw. Erhöhung der Tagesrationen um 0,020 mg an den jeweiligen Extremwert herangeführt. Die bei 11° und 6° C gehaltenen Kolonien wurden in gleicher Weise schrittweise auf die entsprechenden Tagesrationen gebracht, und zwar innerhalb von 7 Tagen.

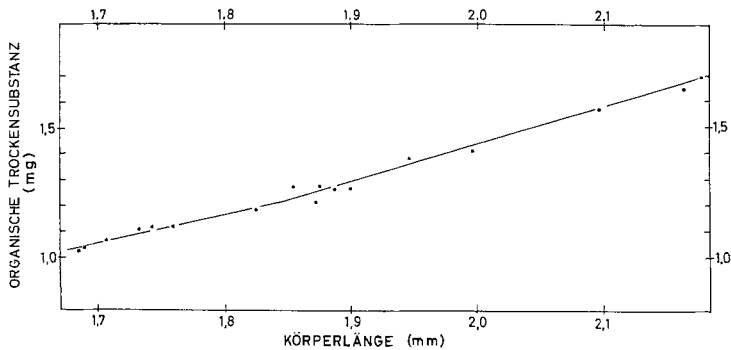


Abb. 3: Beziehung zwischen der Körperlänge und dem Trockengewicht der organischen Substanz von 100 *Artemia salina*-Larven bei 20° C. Die angegebenen Werte sind einzelne Meßergebnisse

Die täglich verschlungene Nahrungsmenge wird als Tagesration bezeichnet; die Tagesration wird auf 100 mm Polypengesamtlänge bezogen und in Prozent des Kolonietrockengewichts (organische Substanz) angegeben ("rate of food intake" nach PANDIAN 1967).

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, stieg die minimale Tagesration von 0,022 mg bei 6° C über 0,044 mg bei 11° C auf 0,190 mg bei 16° C. Diese Werte betragen, ausgedrückt in Prozent des Kolonietrockengewichts, bei 6° C 2,3 %, bei 11° C 4,0 % und bei 16° C 13,4 %. Ferner wurde die minimale Tagesration auf Kalorien bezogen er-

rechnet nach der Relation
$$\frac{\text{Tagesration (cal)}}{\text{Kaloriengehalt der Kolonie}}$$

Im Gegensatz zur gewichtsbezogenen Tagesration, die bei bisherigen Untersuchungen – namentlich bei Fischen – ermittelt wurde, gibt die kalorienbezogene Tagesration die energiebezogene Nahrungsaufnahme wieder: Der Kaloriengehalt der minimalen Tagesration betrug bei 6° C 2,4 %, bei 11° C 4,4 % und bei 16° C 14,1 % des Kaloriengehaltes der Kolonie.

Maximale Nahrungsaufnahme

Als maximale Nahrungsaufnahme wird die höchstmögliche Tagesration bezeichnet, die eine Kolonie aufnehmen kann, ohne daß auf Grund von Überfütterung anomale, irreversible Schäden oder Veränderungen wie Tentakelverkürzung und Verformung des Hydranthen auftreten (vgl. STRESEMANN 1961). Die maximale Tagesration betrug

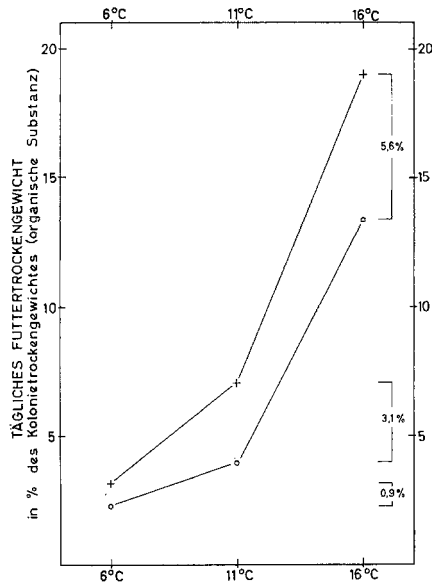


Abb. 4: Minimale (○) und maximale (+) Tagesrationen von *Clava multicornis*-Kolonien bei 3 Temperaturstufen

bei 16° C 1 *Artemia*-Larve von 1,8 mm Länge. Erhielt jeder Polyp 1,5 *Artemia*-Larven pro Tag, so trat nach 8 bis 12 Tagen eine Deformation des Hydranthen ein. Nicht überfütterte Polypen innerhalb der gleichen Kolonie blieben bis zur Rückbildung voll gestreckt und zeigten keine Tentakelverkürzung.

Tabelle 1 zeigt die maximalen Tagesrationen, die bei 6° C 0,033 mg, bei 11° C 0,088 mg und bei 16° C 0,376 mg organische Substanz pro 100 mm Polypengesamtlänge betragen. Ausgedrückt als aufgenommene Nahrung in Prozent des Kolonietrockengewichts, ergab die maximale Tagesration folgende Werte: Bei 6° C 3,2 0/0, bei 11° C 7,1 0/0 und bei 16° C 19,0 0/0. Für die kalorienbezogene maximale Tagesration wurden schließlich folgende Daten errechnet: Bei 6° C 3,1 0/0, bei 11° C 7,0 0/0 und bei 16° C 18,5 0/0 (Tab. 1). Abbildung 4 zeigt, daß die Tagesrationen mit steigender Temperatur nicht linear, sondern exponentiell zunehmen und daß die Differenz zwischen minimaler und maximaler Tagesration mit steigender Temperatur wächst: Bei 6° C beträgt der Bereich zwischen täglich verabreichter minimaler und maximaler Nahrungsmenge 0,9 0/0 des Kolonietrockengewichts (organische Substanz), steigt bei 11° C auf 3,1 0/0 und erreicht bei 16° C 5,6 0/0.

Stoffumsatz

Allgemeines

Der Terminus „Stoffumsatz“ umfaßt sämtliche Vorgänge innerhalb eines Organismus, die an der Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung beteiligt bzw. durch die Verarbeitung selbst bedingt sind. Folgende Komponenten des Stoffumsatzes werden in dieser Arbeit erörtert: Wachstum (Zunahme an organischer Substanz), Stoffwechselintensität (Sauerstoffverbrauch), geschlechtliche Vermehrung durch Gonophorenbildung, Abgabe von Exkrementen sowie Änderung des Kaloriengehalts. Aus Nahrungsaufnahme, Wachstum und Abgabe von Exkrementen der Kolonien werden Rückschlüsse gezogen auf die Nahrungsabsorption und die Nahrungsausnutzung.

Aschegehalt von Artemia salina und Clava multicornis

Die meisten in dieser Arbeit angeführten Meß- oder Berechnungswerte werden auf das Trockengewicht der organischen Substanz bezogen. Der Gehalt eines marinen wirbellosen Tieres an anorganischen Salzen kann nicht nur interspezifisch, sondern auch intraspezifisch auf Grund unterschiedlicher Ernährung oder differenter Salzgehaltsbedingungen schwanken (PAFFENHÖFER 1967). Es ist daher angebracht, Stoffumsatzuntersuchungen in Relation zum Trockengewicht minus Aschegehalt, also zum Trockengewicht der organischen Substanz zu stellen.

Der Aschegehalt einer 1,8 mm langen *Artemia salina*-Larve wurde insgesamt 8mal an jeweils 1500 Individuen ermittelt; er beträgt 11,7 % des Trockengewichts; die einzelnen Aschegehaltsbestimmungen erfolgten in Abständen von mehreren Wochen.

Tabelle 2

Aschegehalt von *Clava multicornis* bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen in % des Trockengewichts. (Anzahl der Meßwerte in Klammern)

Temperatur	minimal	Tagesration mittel	maximal
6° C	10,9 % (2)	—	10,9 % (2)
11° C	8,9 % (3)	10,0 % (2)	10,0 % (3)
16° C	7,5 % (3)	7,5 % (3)	7,9 % (3)

Der Aschegehalt der *Clava multicornis*-Kolonien erreicht je nach Tagesration und Temperatur unterschiedliche Werte (Tab. 2). Während die durch unterschiedliche Tagesrationen bedingten Schwankungen gering sind, verursachen die 3 verschiedenen Temperaturstufen größere Abweichungen: Mit abnehmender Temperatur nimmt der Aschegehalt bei minimaler Tagesration von 7,5 auf 10,9 %, bei maximaler Tagesration von 7,9 auf 10,9 % zu.

Kaloriengehalt

Zur Bestimmung des Kaloriengehaltes von *Artemia salina*-Larven und *Clava multicornis*-Kolonien wurden die Testindividuen 90 Minuten lang bei 105 °C getrocknet, sodann gewogen und mittels einer Presse zu einer Tablette geformt. Lag das Gewicht der Tablette unter 50 mg, so wurden 100 bis 125 mg Benzoësäure, deren Energiegehalt 6318 cal pro g betrug, zusammen mit der tierischen Substanz verbrannt. Durch die hinzugefügte Benzoësäure ergab sich bei der Verbrennung eine größere Temperaturerhöhung, die eine genauere Ermittlung des Kaloriengehalts zuließ.

Das benutzte PARR-Semi-Mikrokalorimeter No. 1412 gehört zum Typ der isothermischen Kalorimeter und arbeitet nach folgendem Prinzip: 450,00 ± 0,03 g destilliertes Wasser, dessen Temperatur um 0,3° bis 0,7° C unter der Temperatur des Kalorimetergehäuses lag, wurden in ein Dewar-Gefäß gefüllt, das anschließend in das Kalorimetergehäuse gestellt wurde. Die zur Tablette geformte, zu verbrennende tierische Substanz lag zusammen mit der Benzoësäure (ebenfalls in Tablettenform) auf einem Platintiegel in der Kalorimeterbombe und stand mit dem Zünddraht in Kontakt. Die Bombe war mit einem Schraubenschlüssel fest verschlossen und danach mit reinem Sauerstoff gefüllt worden, dessen Druck in der Bombe 25 atü betrug. Nun wurde die Bombe mit dem Zündkabel verbunden und vollständig in das Wasser des Dewar-Gefäßes eingetaucht. Das Kalorimetergehäuse wurde mit einem Deckel abgedichtet, in den ein Rührer eingebaut war, der das Wasser im Dewar-Gefäß ständig umwälzte. Ferner befand sich im Deckel ein Thermometer, das in das Wasser eintauchte und auf 0,001° C genau abgelesen werden konnte. 5 Minuten nach Einschalten des Rührers wurde mit der Temperaturablesung begonnen, die in einminütigen Abständen erfolgte. 6 Minuten nach Beginn der Temperaturregistrierung wurden tierische Substanz und Benzoësäure gezündet. Aus der freiwerdenden Wärmeenergie resultierte ein Temperaturanstieg des Wassers, der mit dem Thermometer erfaßt wurde. Die letzte Thermometerablesung erfolgte 18 Minuten nach Beginn der Temperaturregistrierung.

Mittels der folgenden Gleichung (PARR Manual No. 128, 1958), in der das Gewicht der tierischen Substanz und der Temperaturanstieg die Hauptfaktoren darstellten, wurde nun der Kaloriengehalt dieser Substanz errechnet und in cal pro g organische Substanz ausgedrückt:

$$H = \frac{(t - RC) W - e - f}{m}$$

H = Verbrennungswärme (cal/g), t = Temperaturerhöhung (°C), RC = Wärmestrahlungskorrektur (°C), e = Korrektur für gebildete Salpetersäure (cal), f = Korrektur für die elektrische Energie, die zum Schmelzen des 7 cm langen Zünddrahts aufgewandt wird (cal) und m = Masse der verbrannten Substanz (mg).

Weitere Einzelheiten über Bau und Handhabung von Bombenkalorimetern liefern die PARR Manuals Nos. 128 (1958) und 130 (1960).

Kaloriengehalt der *Artemia salina*-Larven

Der Kaloriengehalt von 1,8 mm langen *Artemia*-Larven wurde in regelmäßigen Abständen während der gesamten Untersuchungsdauer bestimmt. Das Mittel aus 10 Be-

stimmungen betrug 5854 cal pro g organischer Trockensubstanz. Die mittlere Abweichung S lag bei $\pm 77,93$, der Variabilitätskoeffizient betrug 1,33 %. Der Kaloriengehalt des Futtertieres *Artemia salina* hat also während der gesamten Untersuchungsdauer nur sehr geringfügig fluktuiert. Da der Aschegehalt der Tiere 11,7 % des Trockengewichts betrug, lag der Kaloriengehalt pro g Trockengewicht bei 5241 cal.

Kaloriengehalt der *Clava multicornis*-Kolonien

Tabelle 3 gibt den Kaloriengehalt von *Clava multicornis*-Kolonien bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen wieder. Jeder Wert stellt das Mittel aus 3 bis 5 Bestimmungen dar. In allen 3 Temperaturstufen nimmt der Kaloriengehalt mit der Tagesration zu. Große tägliche Nahrungsaufnahmen bedingen einen hohen, kleine einen niedrigen Kaloriengehalt. Reichlich gefütterte Kolonien speichern mehr Reservestoffe als mäßig ernährte. Des weiteren ist aus Tabelle 3 zu erkennen, daß die Kalorienwerte in allen 3 Temperaturstufen bei minimaler bzw. maximaler Tagesration weitgehend übereinstimmen: Während die Kalorienwerte bei minimaler Tagesration bei 6° C mit 5503 cal pro g organischer Substanz und 16° C mit 5549 cal pro g nahezu übereinstimmen, fällt der Wert für 11° C mit 5367 cal pro g etwas ab, liegt aber deutlich unter dem Kaloriengehalt bei mittlerer Tagesration; von allen 3 Tagesrationen liegen die ermittelten Kaloriengehalte bei maximalen Tagesrationen am engsten beisammen. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Kaloriengehalt von der Tagesration, nicht aber von der Wassertemperatur abhängt.

Wachstum der *Clava multicornis*-Kolonien

Für die Erfassung des Koloniewachstums wurden 3 Kriterien verwandt: (1) Polypenzahl pro Kolonie, (2) Gesamtlänge aller Einzelpolypen einer Kolonie und (3) organische Trockensubstanz einer Kolonie.

Die Versuchsdauer währte – wegen der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten – bei 6° C im Mittel 40 Tage, bei 11° C zwischen 30 und 45 Tage, bei 16° C zwischen 23 und 40 Tage. Alle 3 Kriterien ergeben ein exponentielles Koloniewachstum. In Tabelle 4 werden die Wachstumsregressionen, die Wachstumsraten und die Zeit in Tagen angeführt, die zur Verdoppelung der Polypenzahl, der Polypengesamtlänge und der organischen Trockensubstanz benötigt wird. Die Wachstumsgeschwindigkeit erhöht sich mit steigender Temperatur und zunehmender Tagesration. Die längsten Verdoppelungszeiten ergeben sich bei 6° C und minimalen Tagesrationen, die kürzesten Verdoppelungszeiten bei 16° C und maximalen Tagesrationen. Bei 6° C und minimaler Tagesration verdoppelte sich die organische Trockensubstanz in 76,6 Tagen, bei 16° C und maximaler Tagesration in 11,6 Tagen.

Die Verdoppelungszeiten und Regressionen, die für die organische Trockensubstanz, die Polypengesamtlänge und die Polypenzahlen jeder einzelnen Tagesration errechnet wurden, stimmen – mit Ausnahme der 6° C-Polypen – miteinander überein und sind auch einzeln kennzeichnend für die Wachstumsgeschwindigkeit.

Tabelle 3

Kaloriengehalt von *Clava multicornis* bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen. (S = mittlere Abweichung vom Mittelwert; V = Variabilitätskoeffizient; org. Tr. = organische Trockensubstanz; Tr. = Trockengewicht)

Temperatur	Minimale Tagesration		Mittlere Tagesration		Maximale Tagesration		
	S	V	S	V	S	V	
6° C	5503 cal/g org. Tr.	± 21,9	0,4 %	—	5943 cal/g org. Tr.	± 12,0	0,2 %
	4962 cal/g Tr.			—	5359 cal/g Tr.		
11° C	5367 cal/g org. Tr.	± 40,6	0,8 %	5624 cal/g org. Tr.	± 60,3	1,1 %	5952 cal/g org. Tr.
	4928 cal/g Tr.			5113 cal/g Tr.			5411 cal/g Tr.
16° C	5549 cal/g org. Tr.	± 73,6	1,3 %	5842 cal/g org. Tr.	± 99,6	1,7 %	6003 cal/g org. Tr.
	5162 cal/g Tr.			5414 cal/g Tr.			5563 cal/g Tr.

Tabelle 4

Wachstum von *Clava multicornis*-Kolonien bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen: (a) Regressionen, (b) Verdoppelungszeiten (Tage), (c) Wachstumsraten als Zuwachs an organischer Substanz pro Tag (mg) dividiert durch die Kolonigröße (mg). Anzahl der Meßwerte in Klammern (S = mittlere Abweichung vom Mittelwert, V = Variabilitätskoeffizient)

Temperatur	Tagesration	Organische Trocken-substanz	S	V	Polypen-gesamtlänge	S	V	Polypenzahl	S	V		
6° C	minimal	(a) 0,00456	± 0,000513	11,2 %	0,00457	± 0,000543	11,9 %	0,00331	± 0,000844	25,5 %		
		(b) 76,6 (12)									76,6	112,8
		(c) 1,3 %									1,3 %	0,9 %
6° C	maximal	(a) 0,00593	± 0,000570	9,6 %	0,00602	± 0,000828	13,8 %	0,00349	± 0,000654	18,7 %		
		(b) 61,0 (10)									58,8	104,5
		(c) 1,6 %									1,7 %	1,0 %
11° C	minimal	(a) 0,00625	± 0,000743	11,9 %	0,00619	± 0,000851	13,7 %	0,00668	± 0,001084	16,2 %		
		(b) 54,2 (10)									56,0	45,2
		(c) 1,8 %									1,8 %	2,2 %
11° C	mittel	(a) 0,00931	± 0,000817	8,8 %	0,00953	± 0,000557	5,8 %	0,01001	± 0,001162	11,6 %		
		(b) 32,3 (8)									31,8	30,2
		(c) 3,1 %									3,1 %	3,3 %
11° C	maximal	(a) 0,01212	± 0,00131	10,8 %	0,01174	± 0,00131	11,2 %	0,01161	± 0,00101	8,7 %		
		(b) 25,0 (8)									25,3	25,4
		(c) 4,0 %									3,9 %	3,9 %
16° C	minimal	(a) 0,02105	± 0,00176	8,4 %	0,02025	± 0,00166	8,2 %	0,01808	± 0,00182	10,1 %		
		(b) 14,3 (11)									14,9	16,6
		(c) 7,0 %									6,7 %	6,0 %
16° C	mittel	(a) 0,02664	± 0,00208	7,8 %	0,02509	± 0,00175	7,0 %	0,02191	± 0,00174	8,0 %		
		(b) 11,4 (8)									12,0	13,8
		(c) 8,8 %									8,3 %	7,2 %
16° C	maximal	(a) 0,02612	± 0,00138	5,3 %	0,02730	± 0,00186	6,8 %	0,02429	± 0,00317	13,1 %		
		(b) 11,6 (8)									11,1	12,3
		(c) 8,6 %									9,0 %	8,1 %

Im Gegensatz zu 6° und 11° C liegen die Verdoppelungszeiten bei 16° C für die verschiedenen Tagesrationen eng beisammen. Anhand von Abbildung 5 kann dies erklärt werden: Die Verdoppelungszeiten nehmen mit steigender Tagesration (und gleichzeitig steigender Temperatur) ab und nähern sich schließlich asymptotisch einem

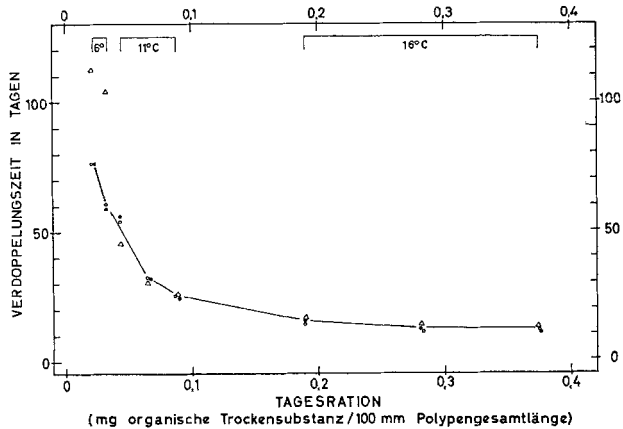


Abb. 5. Verdoppelung des Trockengewichts der organischen Substanz (○), der Polypengesamtlänge (●) und der Polypenzahl (△) von *Clava multicornis*-Kolonien bei 3 Temperaturstufen und verschiedenen Tagesrationen

Minimalwert. Eine noch höhere Tagesration, die nur bei einer Temperatur über 16° C bewältigt werden kann, bedingt nur eine geringfügig höhere Wachstumsgeschwindigkeit, weil die maximale Wachstumsrate bereits nahezu erreicht ist. Ferner ist auf Abbildung 5 zu erkennen, daß die Tagesration auch im Minimalbereich asymptotisch einem Grenzwert zustrebt, einer Mindestration.

Neben den Regressionen und den Verdoppelungszeiten wurde noch der tägliche Zuwachs bestimmt, und zwar mit Hilfe der Wachstumsrate, die nach folgender Gleichung berechnet wurde:

$$\text{Wachstumsrate} = \frac{\text{Zuwachs an organischer Trockensubstanz/Tag (mg)}}{\text{organisches Trockengewicht der Kolonie (mg)}}$$

Die Wachstumsrate wurde ausgedrückt in Prozent des organischen Trockengewichts der Kolonie. Tabelle 4 zeigt, daß die Wachstumsrate mit steigender Temperatur und Tagesration zunimmt: Die organische Trockensubstanz einer Kolonie vermehrt sich täglich bei 6° C und minimaler Tagesration um 1,3 ‰, bei 16° C und maximaler Tagesration um 8,6 ‰.

Sauerstoffverbrauch von Clava-Kolonien bei 16° C

Um eine Verfälschung der Messungen des Sauerstoffverbrauchs von *Clava multicornis* durch Bakterien, Blaualgen etc. weitgehend auszuschalten, wurden die Glasplatten, auf denen die Kolonien wuchsen, 6 bis 7 Stunden vor Versuchsbeginn mit

Hilfe eines sehr feinen Pinsels gesäubert. 60 Minuten vor Versuchsbeginn wurden Glasküvetten von 100 mm Länge, 24 mm Breite und 130 mm Höhe mittels einer Vollpipette mit $200 \pm 0,1$ ml Meerwasser gefüllt, das 30 bis 60 Minuten zuvor filtriert worden war. Die Küvetten wurden sofort danach in das Temperierbad bei 16° C gestellt. 30 Minuten vor dem Einsetzen in die Küvetten erfolgte die Fütterung der *Clava*-Kolonien. Um das Meerwasser in den Küvetten mit Sauerstoff zu sättigen, wurden 15 Minuten lang Luftblasen durch die Küvetten geleitet. Die Sättigung des Meerwassers betrug danach 95 % (MONTGOMERY, THOM & COCKBURN 1964) und sank während der Versuche bis auf 75 % ab. Je eine gefütterte Kolonie wurde nun in eine Küvette eingesetzt und die darin befindlichen 200 ml Meerwasser mit Paraffinöl überschichtet (Schichtdicke 5 mm). Vergleichsmessungen ergaben, daß die mit dem Umsetzen in die Küvette auftretende, 15 Minuten lang währende Kontraktion der Polypen keinen merklichen Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch hatte. Ebenso wie die mit Kolonien bewachsenen Platten wurden gleich große, unbewachsene Platten, die wochenlang in gleichen Kulturgefäßen wie die Polypenkolonien aufbewahrt worden waren, 6 Stunden vor Versuchsbeginn auf die gleiche Weise gereinigt, in Küvetten gestellt und die Sauerstoffzehrung in der gleichen Zeitspanne gemessen wie der Sauerstoffverbrauch der Kolonien. Diese jeweils zweifach durchgeführte Kontrolle war unerlässlich, da sich die Mikroorganismen auf den mit *Clava*-Kolonien bewachsenen Glasplatten innerhalb der Versuchszeitspanne von 20 Stunden stark vermehrten und großen Anteil am Gesamtsauerstoffverbrauch hatten. Schon ZOBELL & ANDERSON (1936) stellten fest, daß die Vermehrung von Meerwasserbakterien an Substraten bedeutend schneller verläuft als im freien Wasser. Nach Versuchsende wurden die Küvetten 2 Minuten lang mit dem Reinigungsmittel „Spüli“ gesäubert, anschließend in Regenwasser gewässert und schließlich mehrmals mit destilliertem Wasser ausgespült. Dadurch wurde verhindert, daß sich während der Sauerstoffverbrauchsmessungen Bakterien an den Küvettenwänden vermehren konnten (Ergebnis separater, eigener Untersuchungen).

Der Sauerstoffgehalt des Meerwassers in den Küvetten wurde nach der MikrowINKLER-Methode (FOX & WINGFIELD 1938) bestimmt: Nachdem zunächst 0,72 ml MnCl_2 (Konzentration 20 g auf 100 ml destilliertes Wasser) in die Spitze der Schraubpipette eingesogen und die dabei eingetretene Luftblase entfernt worden war, wurden 5,02 ml Meerwasser aus der Küvette einpipettiert, danach 0,65 ml $\text{NaOH} + \text{KJ}$ (8 g NaOH und 2,5 g KJ auf 100 ml destilliertes Wasser). Die Pipette wurde jetzt 50 Sekunden lang geschüttelt, um den gesamten im Wasser gelösten Sauerstoff an Manganhydroxyd zu binden. Hierauf wurden 0,56 ml 84%ige Phosphorsäure eingesogen und die Pipette solange geschüttelt, bis im jetzt sauren Medium der gesamte Niederschlag aufgelöst war und die Phosphorsäure sich vollständig verteilt hatte. Jetzt wurde der Pipetteninhalt in ein 25 ml fassendes Titrationsgefäß gefüllt, die Pipette dreimal mit je 3 ml destilliertem Wasser ausgespült und 0,3 ml 2%iges Polyviol als Indikator hinzugefügt. Die feine, ausgezogene Bürettenspitze tauchte während der folgenden Titration mit $\frac{n}{37}$ Natriumthiosulfat etwa 1 mm in die zu titrierende Flüssigkeit ein. Die gesamte Sauerstoffbestimmung wurde bei stets gleicher Lichtintensität (Neonlampe) in einem abgedunkelten Raum durchgeführt, dessen Temperatur durch einen Thermostaten konstant auf 20° C gehalten wurde.

Wie bereits erwähnt, werden Sauerstoffverbrauchsmessungen an Substrathaftern wie Ascidien, Kamptozoen, Anthozoen und Hydroidpolypen durch sessile Mikroorganismen beeinflusst, die sich auf festen Substraten rasch vermehren. Oftmals wurde im Rahmen früherer Arbeiten versucht, Vermehrung und Atmung der unerwünschten Mikroorganismen durch Antibiotica zu hemmen. In der vorliegenden Arbeit wurden vor Beginn der Sauerstoffbestimmungen Wachstumsversuche mit *Clava multicornis* bei Tetracyclin-Konzentrationen von 5, 25 und 100 mg pro 1000 ml Meerwasser durch-

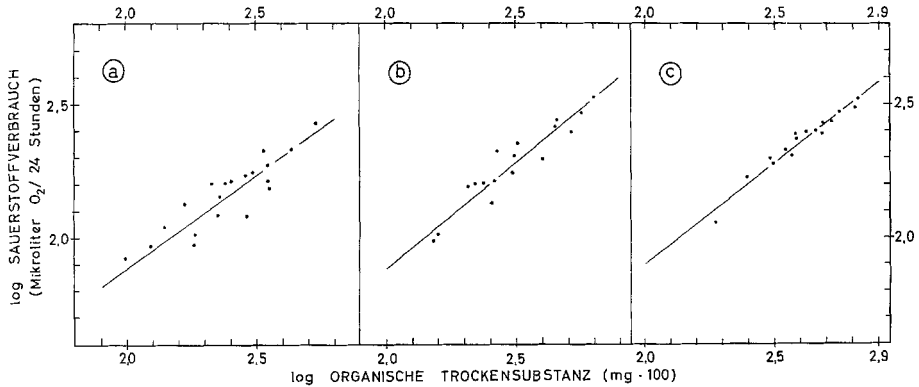


Abb. 6: Sauerstoffverbrauch von *Clava multicornis*-Kolonien bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen. (a = minimale, b = mittlere, c = maximale Tagesration)

geführt. Die Konzentration von 100 mg pro Liter führte innerhalb von 7 Tagen zu Hydranthenveränderungen und Tentakelverkürzungen. Bei 5 und 25 mg pro Liter traten keine Veränderungen an den Polypen auf. Bei allen 3 Tetracyclin-Konzentrationen hatte sich nach 3 bis 5 Tagen auf den einzelnen Glasplatten, die von den Kolonien bewachsen waren, ein „Teppich“ von Mikroorganismen gebildet. Tetracyclin hemmte also nicht in den genannten Konzentrationen die Vermehrung von Mikroorganismen.

Um eine eventuell kurzzeitige Wirkung der möglichen Maximalkonzentration von 25 mg pro Liter auf die Atmung dieser sessilen Mikroorganismen festzustellen, wurden Sauerstoffverbrauchsmessungen an *Clava*-Kolonien mit und ohne Tetracyclinzugabe vorgenommen. Beide Untersuchungsreihen ergaben identische Daten; dieser Befund läßt vermuten, daß Tetracyclin bei einer Konzentration von 25 mg pro Liter die Atmung der Mikroorganismen nicht sonderlich beeinflusste. Die Beziehung zwischen dem Sauerstoffverbrauch und dem Gewicht eines Tieres wird durch die allometrische Formel wiedergegeben (vgl. KRÜGER 1960):

$$y = a \cdot x^b$$

wobei y = Stoffwechselgröße, x = Tiergewicht, a und b = Konstanten. Die durch Logarithmierung entstehende Gleichung

$$\log y = \log a + b \cdot \log x$$

ergibt im doppellogarithmischen System eine Gerade; b ist der Tangens des Steigungswinkles der Geraden und stellt das Maß der Beziehung des Sauerstoffverbrauchs zum

Körpergewicht dar; die Konstante a gibt die Atmungsgröße des Tieres in Abhängigkeit von der Einheit des gewählten Gewichts an. In Abbildung 6 wird im doppellogarithmischen System die Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und der organischen Trockensubstanz von *Clava multicornis* bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen wiedergegeben. Bei minimaler Tagesration wurden Kolonien im Gewichtsbereich 1,0 bis 5,6 mg, bei mittlerer von 1,5 bis 6,5 mg, bei maximaler von 1,9 bis 8,0 mg organischen Trockengewichts zur Sauerstoffmessung verwandt. Die Atmungsgröße (Konstante a) ist für alle 3 Tagesrationen nahezu gleich: a = 1,17; 1,11 und 1,16. Die Regression b der minimalen Tagesration ist mit 0,6998 um rund 12 % niedriger als die der mittleren Tagesration mit 0,7912 und liegt um 9 % unter der Regression der maximalen Tagesration mit 0,7599. Unterschiedliche Tagesrationen verursachen keine signi-

Tabelle 5

Stoffwechselenergieverbrauch von *Clava multicornis*-Kolonien in Prozent der aufgenommenen Nahrung bei 16° C (cal). (n = Anzahl der Meßwerte, S = mittlere Abweichung vom Mittelwert, V = Variabilitätskoeffizient)

Größe der Tagesration	%	n	S	V
minimal	39,2	7	± 2,06	5,2 %
mittel	31,7	8	± 1,90	6,0 %
maximal	27,7	8	± 0,84	2,7 %

fikante Veränderung von a, der Atmungsgröße. Die Differenzen der Regressionen beruhen auf individuellen Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs der einzelnen Kolonien.

Anhand der errechneten Regressionen log Sauerstoffverbrauch in 24 Stunden pro log organische Trockensubstanz konnte der Sauerstoffverbrauch einzelner Kolonien über einen bestimmten Zeitraum hin ermittelt werden. Ein Milliliter Sauerstoff kommt – einen Respirationsquotienten von 1,0 eingesetzt – einem Energieverbrauch von 4,85 cal gleich. So wurde bestimmt, wieviel Energie in einem festgelegten Zeitraum von einer Polypenkolonie im Stoffwechsel verarbeitet wurde. Die aufgenommene Nahrungsmenge (cal) und die im Stoffwechsel verbrauchte Energie wurden in Beziehung zueinander gesetzt. Dabei ergaben sich für die einzelnen Tagesrationen bei 16° C die in Tabelle 5 niedergelegten prozentualen Anteile des Stoffwechselenergieverbrauchs an der aufgenommenen Nahrung. Mit steigender Tagesration ergibt sich eine prozentuale Abnahme des Stoffwechselenergieverbrauchs.

Materialverluste der *Clava*-Kolonien

Im Rahmen unserer Stoff- und Energiebilanz treten zwei Größen auf, deren Kaloriengehalt nicht ermittelt werden konnte: (1) Die Gonophoren, welche die Geschlechtsprodukte der Polypen enthalten; sie fallen nach deren Abgabe ab. (2) Die Exkreme (Faeces) der Polypenkolonien, die den nicht resorbierten Teil der Nahrung

darstellen. In unserem Fall handelte es sich im wesentlichen um das Chitinskelett und den Darminhalt des Futtertieres *Artemia salina* sowie vermutlich um einen Bruchteil der Körpersubstanz von *Artemia*, der extrazellulär fermentiert, jedoch nicht absorbiert wurde.

Gonophoren

Sämtliche bei 11° und 16° C aufgezogenen Kolonien bildeten Gonophoren, während bei keiner der 6°-C-Kolonien Gonophoren, ja nicht einmal ein Ansatz zur Gonophorenbildung beobachtet wurde. Jeder einzelne *Clava multicornis*-Polyp entwickelt nur einmal Gonophoren. Die Anzahl der Gonophoren, die an einem ausgewachsenen Polypen knospen, ist abhängig von Tagesration und Temperatur. Eine Abhängigkeit der Größe der Gonophoren von Temperatur und Tagesration war dagegen nicht festzustellen.

Tabelle 6 zeigt, daß Tagesration und Temperatur die Anzahl der gebildeten Gonophoren beeinflussen: Mit steigender Tagesration nimmt die Gonophorenzahl pro Kolonie zu; bei 11° C werden mehr Gonophoren gebildet als bei 16° C. Die Ermittlung der Gonophorenzahl ist für die Bestimmung der Nahrungsausnutzung und damit für den später aufgestellten Energiehaushalt von Bedeutung. Nachdem sich die Gonophoren voll entwickelt haben, geben sie ihre Geschlechtsprodukte ins umgebende Wasser ab und werden später von den Polypen abgeworfen. Es tritt also ein Substanzverlust ein.

Der Umfang dieses Substanzverlustes wurde auf zweierlei Weise ermittelt. (1) Einzelne Kolonien wurden zu Anfang, im Verlauf und am Ende der Untersuchungen photographiert. Anhand der Photographien konnte die Anzahl der verlorengegangenen Gonophoren ermittelt werden. Gleichzeitig wurden ausgewachsene Polypen ohne bzw. mit Gonophoren sorgfältig von den Stolonen abgetrennt, ihre Gonophorenanzahl bestimmt und ihre Länge gemessen. Anschließend wurden sie 60 Minuten bei 105° C getrocknet und dreimal gewogen. Die Gewichts-differenz zwischen gleichgroßen Polypen mit bzw. ohne Gonophoren ergab das Gonophorengewicht. Da die Anzahl der Gonophoren, die sich an den Polypen befunden hatten, bekannt war, konnte das mittlere Gewicht eines einzigen Gonophors errechnet werden. (2) Der Durchmesser einzelner Gonophoren wurde gemessen und ihr Rauminhalt errechnet. Danach wurden Länge und Durchmesser zahlreicher ausgewachsener Polypen bestimmt, und diese dann von ihren Stolonen abgetrennt, getrocknet und gewogen. Aus Längen und Durchmessern konnte so der Rauminhalt der Polypen und das Trockengewicht eines mm³ lebender Substanz errechnet werden. Unter der Voraussetzung, daß Polypen- und Gonophorensbstanz gleiches Gewicht pro mm³ besitzen, wurde das Gewicht eines Gonophors errechnet. Nach (1) ergab sich das Gewicht eines Gonophors zu 0,0017 mg, nach (2) zu 0,0018 mg.

Die Berechnung des Gonophorenverlustes pro Kolonie sei an folgendem Beispiel erläutert: Kolonie 88 wurde bei 16° C und mittlerer Tagesration gezüchtet. Bei Abschluß der Untersuchungen hatten von den 62 Polypen der Kolonie 14 ihre Gonophoren abgeworfen; mit 5 (mittlere Anzahl Gonophoren pro Polyp) multipliziert, ergibt dies einen Gesamtverlust von 70 Gonophoren. Die Zahl 70 wird mit dem Gewicht

Tabelle 6

Mittlere Anzahl der Gonophoren pro ausgewachsener Polyp von *Clava multicornis* bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen. (S = mittlere Abweichung vom Mittelwert, V = Variabilitätskoeffizient)

Temperatur	Minimale Tagesration	S	V	Mittlere Tagesration	S	V	Maximale Tagesration	S	V
11° C	9	± 1,95	22,2 %	11,5	± 2,10	18,5 %	12,5	± 1,74	13,7 %
16° C	3	± 1,00	34,8 %	5	± 1,59	31,2 %	6	± 0,99	17,4 %

Tabelle 7

Gonophorenverluste von *Clava multicornis*-Kolonien während einer Untersuchungsdauer von 12 bis 40 Tagen: (a) in Prozent des Kolonietrockengewichts; (b) in Prozent der aufgenommenen Nahrung. (S = mittlere Abweichung vom Mittelwert, V = Variabilitätskoeffizient)

Temperatur	Minimale Tagesration	S	V	Mittlere Tagesration	S	V	Maximale Tagesration	S	V
11° C	(a) 7,0 %	± 1,35	18,7 %	6,2 %	± 0,35	5,5 %	4,6 %	± 0,53	11,4 %
	(b) 2,6 %			2,5 %			2,0 %		
16° C	(a) 1,6 %	± 0,30	18,3 %	2,5 %	± 0,37	15,2 %	3,3 %	± 0,56	17,0 %
	(b) 0,6 %			1,0 %			1,3 %		

eines Gonophors (0,0018 mg) multipliziert, so daß der durch Gonophorenabstoßung eingetretene Gewichtsverlust für Kolonie 88 0,126 mg beträgt.

Tabelle 7 gibt die Gonophorenverluste während der Untersuchungsdauer (12 bis 40 Tage) in Prozent des Kolonietrockengewichts und in Prozent der aufgenommenen Nahrung an. Die Verluste bei 11° C liegen deutlich über denen bei 16° C; dieses Ergebnis steht in direkter Beziehung zur Anzahl der pro Polyp bei 11° und 16° C gebildeten Gonophoren (Tab. 6). Es war bei diesen Untersuchungen nicht möglich, den Energiegehalt der Gonophoren kalorimetrisch zu bestimmen, da die Gonophoren bei Abtrennung von den Polypen derart verletzt wurden, daß die Geschlechtsprodukte ausströmten.

Exkreme (Faeces) der *Clava*-Kolonien bei 16° C

Der Energiegehalt der Exkreme konnte ebenfalls nicht kalorimetrisch erfaßt werden, da diese, selbst bei den größten Kolonien mit etwa 200 Polypen, nur maximal 0,2 bis 0,5 mg Trockensubstanz ergaben. Ich bestimmte daher ihr Trockengewicht durch Oxydation mittels Kaliumpermanganat nach GILLBRICHT (1956). Direkt nach der Fütterung wurden individuenreiche, zuvor mittels Pinsel gesäuberte *Clava*-Kolonien in Glasküvetten überführt, die $200 \pm 0,1$ ml Meerwasser enthielten. 20 Stunden nach der Fütterung – die Polypen hatten nach 8 Stunden die Exkreme abgegeben – wurde jede Kolonie unter gründlichem Abspülen (Pipette) aus ihrer Küvette herausgenommen, die 200 ml Meerwasser in eine 250 ml fassende Enghalsflasche gefüllt und mit NaOH-Plätzchen alkalisiert. Anschließend wurden 5 ml $\frac{n}{10}$ Kaliumpermanganat hinzugefügt und die Flaschen 90 Minuten lang in ein kochendes Wasserbad gestellt. Als Kontrollen dienten Flaschen mit jeweils 200 ml Meerwasser, in dem sich keine Kolonien befunden hatten. Sämtliche Enghalsflaschen wurden während des 90minütigen Kochens zweimal geschüttelt, um den am Boden befindlichen NaOH-Niederschlag zu verteilen. Nach dem Abkühlen wurde der Flascheninhalt mit 30%iger Schwefelsäure angesäuert und anschließend 3 ml 50%ige KJ-Lösung zugegeben. Bei der Titration mit $\frac{n}{100}$ Natriumthiosulfat wurde 2%iges Polyviol als Indikator verwandt. Die bei der Titration auftretende Differenz gegenüber der Kontrolle im Verbrauch von Natriumthiosulfat ergab den Anteil der von den Kolonien ausgeschiedenen organischen Substanz (Faeces). Nun mußte noch bestimmt werden, wieviel mg Trockensubstanz der Exkreme 1 ml $\frac{n}{100}$ Natriumthiosulfat entsprach. Hierzu wurden jeweils 40 lebende *Artemia*-Larven mit bekanntem Trockengewicht mittels des Homogenisators „Ultra-Turrax“ (Firma JANKE & KUNKEL, Staufen/Breisgau) 2 Minuten lang bei 25 000 Umdrehungen pro Minute zerkleinert, anschließend mit der Kaliumpermanganatmethode in 200 ml Meerwasser oxydiert und mit Natriumthiosulfat titriert. Der Verbrauch an Natriumthiosulfat war dem Trockengewicht der *Artemia*-Larven proportional. Man konnte nun anhand dieser Ergebnisse das Trockengewicht der Faeces mittels des Natriumthiosulfats, das bei der Faecestitration verbraucht wurde, bestimmen.

Beispiel: Bei der Titration von 0,425 mg oxydierter organischer Trockensubstanz

von 40 *Artemia salina*-Larven wurden $1,80 \text{ ml} \frac{n}{100}$ Natriumthiosulfat verbraucht. $1,46 \text{ ml} \frac{n}{100}$ Natriumthiosulfat, die bei der Titration der oxydierten Faeces einer *Clava*-Kolonie verbraucht wurden, entsprechen demnach 0,344 mg organischer Trockensubstanz. Der prozentuale Anteil (Trockengewicht der organischen Substanz) der nicht absorbierten Nahrung an der gesamten, von der jeweiligen Kolonie aufgenommenen Nahrungsmenge betrug bei 16° C (Mittel aus jeweils 3 Bestimmungen): Minimale Tagesration = 26,0 %, mittlere Tagesration = 34,6 % und maximale Tagesration = 39,3 %. Mit steigender Tagesration nimmt der Anteil der nicht absorbierten Substanz zu. Das läßt darauf schließen, daß nicht nur das Chitinskelett und der Darminhalt der *Artemia*-Larven abgegeben werden, sondern auch in zunehmendem Maße ein Teil der restlichen organischen Substanz des Futtertieres *Artemia salina* unresorbiert ausgeschieden wird.

Nahrungsausnutzung

Bruttonahrungsausnutzung

Als Bruttonahrungsausnutzung wird das Verhältnis des Kaloriengehalts der neu gebildeten Körpersubstanz zu dem Kaloriengehalt der aufgenommenen Nahrung, ausgedrückt in Prozent, bezeichnet ("gross efficiency", RICHMAN 1958). In unserem Fall ist die aufgenommene Nahrung die während der Untersuchungszeit gefressene Menge an *Artemia*-Larven, die neu gebildete Körpersubstanz der im gleichen Zeitraum registrierte Koloniezuwachs, dem die abgefallenen Gonophoren hinzuzufügen sind. In Tabelle 8 wird die Bruttonahrungsausnutzung von *Clava multicornis*-Kolonien bei verschiedenen Temperaturstufen und Tagesrationen wiedergegeben. Während bei 6° und 11° C die Bruttonahrungsausnutzung mit steigender Tagesration zunimmt, liegen bei 16° C ihre Werte für die 3 verschiedenen Tagesrationen eng beisammen.

Die Bruttonahrungsausnutzung steigt bei minimaler Tagesration von 38,5 % bei 16° C über 39,7 % bei 11° C auf 44,6 % bei 6° C; bei maximaler Tagesration verläuft die Zunahme von 39,9 % bei 16° C über 42,6 % bei 11° C bis 49,3 % bei 6° C. Vergleicht man die Bruttonahrungsausnutzung der minimalen, mittleren und maximalen Tagesrationen bei den einzelnen Temperaturen miteinander, so ergibt sich folgende Reihenfolge bezüglich des Grades der Ausnutzung: 6° C – 11° C – 16° C. Niedrige Temperaturen erlauben also eine bessere Ausnutzung der aufgenommenen Nahrung als hohe.

Absorption der verschlungenen Nahrung

Die absorbierte Nahrungsmenge ist der Anteil, welcher vom Entoderm der Polypen und Stolonen aufgenommen wird. Die absorbierte Nahrungsmenge wurde rechnerisch ermittelt durch Addition von Bruttonahrungsausnutzung und Stoffwechselenergieverbrauch. Der absorbierte Nahrungsanteil kann ferner bestimmt werden durch

Tabelle 8

Bruttonahrungsausnutzung („gross efficiency“) von *Clava multicornis*-Kolonien bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen. Anzahl der Meßwerte in Klammern. (S = Mittlere Abwertung vom Mittelwert, V = Variabilitätskoeffizient)

Temperatur	Minimale Tagesration	S	V	Mittlere Tagesration	S	V	Maximale Tagesration	S	V
6° C	44,6 %/o (11)	± 5,70	12,8 %/o	—			49,3 %/o (11)	± 4,24	8,6 %/o
11° C	37,1 %/o (9)	± 4,65	13,1 %/o	40,1 %/o (8)	± 4,06	10,1 %/o	43,6 %/o (13)	± 3,83	8,8 %/o
	+ 2,6 %/o Gonophorenverlust			+ 2,5 %/o			+ 2,0 %/o		
	Σ 39,7 %/o		Bruttonahrungsausnutzung	Σ 42,6 %/o			Σ 45,6 %/o		
16° C	37,9 %/o (21)	± 2,56	6,7 %/o	39,3 %/o (15)	± 2,14	5,4 %/o	38,0 %/o (18)	± 3,09	8,1 %/o
	+ 0,6 %/o Gonophorenverlust			+ 1,0 %/o			+ 1,3 %/o		
	Σ 38,5 %/o		Bruttonahrungsausnutzung	Σ 40,3 %/o			Σ 39,3 %/o		

Tabelle 9

Nahrungsabsorption von *Clava multicornis*-Kolonien bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen in Prozent der aufgenommenen Nahrungsmenge

Stoffwechselgrößen	Minimale Tagesration	Mittlere Tagesration	Maximale Tagesration
Bruttonahrungsausnutzung	38,5 0/0	40,3 0/0	39,3 0/0
Stoffwechsellenergie	39,2 0/0	31,7 0/0	27,7 0/0
Nahrungsabsorption	Σ 77,7 0/0	Σ 72,0 0/0	Σ 67,0 0/0

Subtraktion des Faecesgewichts von dem aufgenommenen Nahrungsgewicht. Dabei ist die Resorptionsleistung des Entoderms der für die Absorption ausschlaggebende Faktor. In Tabelle 9 wird die Absorption in Prozent der aufgenommenen Nahrung bei verschiedenen Tagesrationen angegeben. Im Gegensatz zu der mit steigender Tagesration erheblich wachsenden Nahrungsmenge nimmt die absolute Absorption (cal) pro Zeiteinheit nur langsam zu. Das bedeutet, daß mit steigender Tagesration der prozentuale Anteil der absorbierten Nahrung sinkt.

Nettonahrungsausnutzung

Die absorbierte Nahrung wird zum einen Teil in Körpersubstanz umgewandelt, zum anderen als Stoffwechsellenergie verbraucht. Die Nettonahrungsausnutzung bezieht sich auf die Menge der absorbierten Nahrung und gibt an, wieviel Prozent der absorbierten Energie in Körpersubstanz transformiert wurde („net efficiency“, RICHMAN 1958). Sie errechnet sich nach folgender Gleichung:

$$\text{Nettonahrungsausnutzung} = \frac{\text{Bruttonahrungsausnutzung} \cdot 100}{\text{Absorption}}$$

In Tabelle 10 wird die Nettonahrungsausnutzung von *Clava multicornis*-Kolonien für 16° C und 3 verschiedene Tagesrationen angegeben. Im Gegensatz zur Bruttonahrungsausnutzung steigt die Nettonahrungsausnutzung mit wachsender Tagesration.

Tabelle 10

Nettonahrungsausnutzung von *Clava multicornis*-Kolonien bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen

Größe der Tagesrationen	Minimale Tagesration	Mittlere Tagesration	Maximale Tagesration
Prozentwerte	49,5	56,0	58,7

Während die Bruttonahrungsausnutzung bei 16° C bei allen 3 Tagesrationen annähernd gleichgroß ist, sinkt die Absorption offenbar mit steigender Tagesration und bedingt dadurch die mit zunehmender Tagesration wachsende Nettonahrungsausnutzung.

Konversionsrate

Neben der Bruttonahrungsausnutzung, die den Anteil der in Körpersubstanz umgewandelten Nahrungsmenge zeitunabhängig wiedergibt, wurde bestimmt, welchen Prozentsatz der aufgenommenen Nahrung die Polypen täglich einbauten. Diese zeitunabhängige Größe wurde als Konversionsrate bezeichnet. Sie ist das Produkt aus

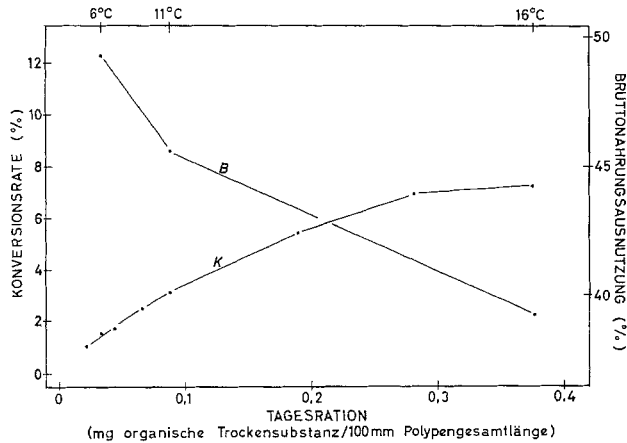


Abb. 7: Konversionsrate (K) und Bruttonahrungsausnutzung (B) von *Clava multicornis*-Kolonien bei 3 Temperaturstufen und verschiedenen Tagesrationen

Bruttonahrungsausnutzung und täglich pro 1 mg Polypensubstanz (cal) verabreichte Futtermenge (cal). Während die Bruttonahrungsausnutzung von Temperatur und Tagesration abhängig ist, wird der Kaloriengehalt der Polypenkolonien von der Tagesration beeinflusst (Tab. 3). Die täglich verabreichte Futtermenge ist identisch mit der Tagesration.

Tabelle 11 gibt die Konversionsraten bei verschiedenen Temperaturstufen und Tagesrationen wieder. Mit steigender Temperatur und zunehmender Tagesration wächst

Tabelle 11

Konversionsraten von *Clava multicornis*-Kolonien bei verschiedenen Temperaturen und Tagesrationen

Temperatur	Minimale Tagesration	Mittlere Tagesration	Maximale Tagesration
6° C	1,09 ‰	—	1,56 ‰
11° C	1,73 ‰	2,53 ‰	3,18 ‰
16° C	5,44 ‰	6,94 ‰	7,28 ‰

die Konversionsrate. Wie Abbildung 7 zeigt, verläuft diese Zunahme nicht linear, sondern nimmt mit wachsender Tagesration ab: Die Kurve nähert sich asymptotisch einem Maximalwert. Es besteht offensichtlich eine Parallele zwischen Wachstumsrate (Verdop-

pelungszeit) der Polypenkolonien (Abb. 5) und Konversionsrate; beide sind in ähnlicher Weise abhängig von Tagesration und Temperatur.

Energiehaushalt der *Clava*-Kolonien bei 16° C

Um die Verarbeitung der Nahrungsenergie durch Kolonien des Hydroidpolypen *Clava multicornis* insgesamt zu erfassen, wurde ein Energiehaushalt für diese Kolonien aufgestellt; dabei wurde die Gleichung des Energiebudgets von RICHMAN (1958) übernommen, jedoch die Bezeichnung der einzelnen Summanden geändert:

$$\begin{array}{rcccl} \text{aufgenommene} & & \text{in Körpersubstanz} & & \text{im Stoffwechsel} & & \text{Energie der nicht} \\ \text{Nahrungsenergie} & = & \text{umgewandelte} & + & \text{umgesetzte} & + & \text{verwerteten} \\ & & \text{Energie} & & \text{Energie} & & \text{Nahrung} \end{array}$$

Der in Tabelle 12 dargestellte Energiehaushalt ermöglicht einen übersichtlichen Vergleich seiner separat ermittelten 3 Summanden bei 3 verschiedenen Nahrungsverhältnissen. Die 3 Summanden jeder Gleichung sind jeweils das Mittel aus 8 bis 15 Meßwerten. Sämtliche sich ergebenden Summen liegen über dem erwarteten Wert von 100 %.

Tabelle 12

Energiehaushalt von *Clava multicornis*-Kolonien bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen

Tagesration	Aufgenommene Nahrungsenergie	=	In Körpersubstanz umgewandelte Energie	+	Im Stoffwechsel umgesetzte Energie	+	Faecestrockengewicht
minimal	103,7 %	=	38,5 %	+	39,2 %	+	26,0 %
mittel	106,6 %	=	40,3 %	+	31,7 %	+	34,6 %
maximal	106,3 %	=	39,3 %	+	27,7 %	+	39,3 %

Die um 3,7 % bis 6,6 % von 100 % abweichenden Werte für die aufgenommene Nahrungsenergie sind dadurch bedingt, daß der Anteil der ungenutzten Nahrung nicht in Kalorien, sondern in mg Trockengewicht ausgedrückt wurde.

Die während der Untersuchungsdauer von den Polypen verschlungenen *Artemia*-Larven bilden die aufgenommene Nahrungsmenge. Die in Körpersubstanz umgewandelte Energie ist identisch mit der Bruttonahrungsausnutzung und setzt sich zusammen aus dem Zuwachs an Polypensubstanz und den gebildeten Gonophoren. Die Stoffwechselenergie ist der Energieaufwand für sämtliche im Organismus ablaufende chemischen Prozesse und wird durch Messung des Sauerstoffverbrauchs bestimmt unter Zugrundelegung der Umrechnung 1 ml Sauerstoff = 4,85 cal bei einem angenommenen Respiratorischen Quotienten von 1,0. Sinkt der R. Q. von 1,0 auf 0,71, so verändert sich der energetische Wert von 1 ml Sauerstoff um 7 % (RICHMAN 1958). Kleine Schwankungen des R. Q. würden somit nur geringe Fehler verursachen. Die Energie der nicht verwerteten Nahrung, das heißt der nicht absorbierten Nahrung (Faeces)

konnte nicht kalorimetrisch erfaßt werden, da (1) die Menge des Chitinskeletts samt Darminhalt der *Artemia*-Larven gering war und (2) der andere Teil der nicht absorbierten Nahrung gelöst im Meerwasser vorlag. So konnte lediglich das Trockengewicht der nicht absorbierten Substanz bestimmt werden. Das Ausmaß des Abbaus der Faeces durch Mikroorganismen war offenbar gering, da bei der Sauerstoffverbrauchsmessung im Meerwasser keine bzw. nur eine äußerst schwache Mikroorganismenatmung festgestellt werden konnte. Nach DAVIES (1964) wurden während Untersuchungen in unbewegtem Wasser an dem Goldfisch *Carassius auratus* die Faeces nicht durch Bakterien abgebaut, obwohl sich die Exkremeute bis zu 3 Wochen im Wasser befanden.

Bei einem Vergleich des Energiehaushalts der mit minimaler und maximaler Tagesration versorgten Versuchstiere wird ersichtlich, daß die Anteile von Stoffwechsellenergie und ungenutzter Nahrung gegenläufig sind, sich jedoch jeweils zu einem Wert gleicher Höhe ergänzen, da die ermittelte Zuwachsenenergie (Bruttonahrungsausnutzung) bei beiden Tagesrationen etwa gleichgroß ist. Während mit Zunahme der Tagesration der prozentuale Anteil der Stoffwechsellenergie sinkt, steigt der Anteil der ungenutzten Nahrung: Der Organismus ist nicht in der Lage, höhere Nahrungsaufnahmen in gleichem Maße wie niedrige Nahrungsaufnahmen auszunutzen.

DISKUSSION

Viele marine Hydroidpolypen bilden Kolonien, die im Tierreich sonst nur noch bei Tunicaten (Asciadiacea), Bryozoen (Zoarienbildung), Kamptozoen (Pedicellinidae, Urnatellidae) und Einzellern zu finden sind. Mit der Koloniebildung ist eine starke Reduktion bzw. völliger Verlust der Fähigkeit zur Ortsbewegung sensu stricto eingetreten. Koloniebildung und relative Unbeweglichkeit sind zu berücksichtigen beim Vergleich unserer Untersuchungen an *Clava multicornis*-Kolonien mit Ergebnissen, welche an Anneliden, Krebsen, Mollusken und Fischen gewonnen wurden. Die Vertreter dieser Tiergruppen sind durch die Fähigkeit zur aktiven Ortsveränderung zum Teil durch erhebliche Lokomotionsaktivitäten ausgezeichnet und existieren in mehr oder minder lockeren Individualverbänden. Ferner besitzen sie ein wesentlich stärker zentralisiertes Nervensystem mit größeren Fähigkeiten in bezug auf die Koordination von Lebensprozessen. Derartige Unterschiede zwischen Hydroidpolypenkolonien und den genannten freibeweglichen Tieren können zu erheblichen physiologischen Leistungsunterschieden führen und im Energiehaushalt daher unterschiedliche Akzente setzen.

Nahrungsaufnahme

Über die Nahrungsaufnahme mariner Tiere in Abhängigkeit von der Wassertemperatur liegt lediglich eine Arbeit von KINNE (1960) vor, die an dem euryplastischen Teleosteer *Cyprinodon macularius* durchgeführt wurde. Im Rahmen dieser Untersuchungen wurden bestimmten Individuen einmal täglich lebende Oligochaeten

(*Enchytraeus albidus*) gleicher Größe bis zur völligen Sättigung angeboten („restricted food supply“-Individuen). Dabei wurde unter anderem die Anzahl der Würmer ermittelt, welche 18 bis 20 mm lange Fische innerhalb von 2 Wochen aufnahmen. Es ergaben sich bei 5 verschiedenen Temperaturen folgende Durchschnittswerte:

15° C	20° C	25° C	30° C	35° C
7,2	8,0	24,2	45,0	33,2 Würmer

Diese Resultate zeigen, daß *Cyprinodon* ebenso wie *Clava* mit steigender Temperatur eine größere Nahrungsmenge aufnimmt. Das von 30° auf 35° C erkennbare Absinken der aufgenommenen Nahrungsmenge ist darauf zurückzuführen, daß eine konstante Temperatur von 35° C für *Cyprinodon* eine supraoptimale Temperatur darstellt, und daß eine Fütterung pro Tag offenbar für diese extrem hohe Temperatur nicht ausreicht.

PAINÉ (1965) verfütterte bei 17° C – der durchschnittlichen Temperatur des Pazifischen Ozeans an der Küste vor San Diego – an den Opisthobranchier *Navanax inermis* andere Opisthobranchier der Ordnung Bullacea und bestimmte die durchschnittliche tägliche Nahrungsaufnahme. Kleine *Navanax* fraßen täglich 9,5 % ihres Trockengewichts; auf den Kaloriengehalt der Beute und des fressenden Tieres bezogen, betrug dieser Wert 11,5 %.

Für den Fisch *Megalops cyprinoides* mit einem Gewicht von 1,3 g ermittelte PANDIAN (1967) bei einer Temperatur von 28° C eine tägliche Freßrate von 9,2 % des Körpergewichts; der Fisch befand sich bei diesem Gewicht in seiner stärksten Wachstumsphase. Mit zunehmendem Körpergewicht (Alter) sank die Freßrate.

Bei einem Vergleich der täglichen Freßraten von *Navanax* und *Megalops* mit den Tagesrationen von *Clava* bei 16° C erreicht *Clava* die höchsten Werte: Die täglich von *Clava* verschlungene Nahrung liegt zwischen 13,4 % und 19,0 % des Kolonietrockengewichts. Bei 11° C, einer für die Nahrungsaufnahme suboptimalen Temperatur, beträgt die täglich aufgenommene Nahrungsmenge minimal 4,0 %, maximal 7,1 % des Kolonietrockengewichts. Es ist durchaus möglich, daß bezüglich der pro Zeiteinheit aufnehmbaren Nahrungsmenge die Temperaturen für *Navanax* (17° C) und *Megalops* (28° C) nicht optimal waren. *Navanax* (Südkalifornien) ist in subtropischen, *Megalops* in subtropisch-tropischen Gewässern (Südindien) beheimatet, wo Wassertemperaturen bis 30° C gemessen werden, während in der südlichen Nordsee, dem Lebensraum unserer *Clava multicornis*, maximal 17° bis 19° C ermittelt wurden.

Hydroidpolypen können nach STEPHENS & SCHINSKE (1963) auch gelöste organische Substanz absorbieren. STEPHENS & SCHINSKE untersuchten die Aufnahme der gelösten Aminosäure Glycin durch verschiedene Tiere. Die Hydroidpolypen *Tubularia crocea* und *Schizotricha tenella* nahmen in einem Zeitraum von 18 Stunden 19 bis 25 % des gelösten Glycins auf. Dieser Wert war die Differenz zwischen der zu Beginn und Ende der Untersuchungen gemessenen Glycinkonzentrationen, die allerdings sehr hoch waren und bei Versuchsbeginn 150 mg pro 1000 ml Meerwasser betrug. Diese Ergebnisse sind kritisch zu betrachten, da über den Ernährungszustand der Tiere keine Angaben gemacht wurden. Außerdem ist zu bemerken, daß 150 mg gelöste organische Substanz pro 1000 ml Wasser in der Natur nicht vorkommen. Der höchste, bisher gemessene Wert liegt bei 30 mg pro Liter (tropische Meere). Der Gehalt des zur *Clava*-

Kultivierung verwandten Meerwassers an gelöster organischer Substanz lag zwischen 0,7 und 1,2 mg pro Liter. Die *Clava*-Kolonien, welche jeweils zu viert in 1 Liter Meerwasser gezüchtet wurden, konnten demnach – falls sie überhaupt durch die verschlungene Nahrungsmenge dazu in der Lage waren – nur eine geringe Menge an gelöster organischer Substanz resorbieren.

Kaloriengehalt

Der Kaloriengehalt zahlreicher aquatischer wirbelloser Tiere wurde in größerem Umfang bestimmt von RICHMAN (1958), SLOBODKIN & RICHMAN (1961), SLOBODKIN (1962), COMITA & SCHINDLER (1963), PAINE (1964, 1965) und COMITA, MARSHALL & ORR (1966). Dabei wurden nur zum Teil Angaben über den Ernährungszustand und das Alter der Tiere gemacht. Besonders der Ernährungszustand beeinflusst den Kaloriengehalt eines Tieres, was an *Artemia salina*-Larven nachgewiesen werden konnte (PAFFENHÖFER 1967). Die an *Clava* verfütterten *Artemia*-Larven wurden stets so ernährt, daß ihr Darm zum Zeitpunkt der Verfütterung noch etwa zu einem Viertel mit unverdauten einzelligen Grünalgen (*Dunaliella*) gefüllt war. Die jederzeit ausreichende Ernährung der *Artemia*-Larven ließ deren Kaloriengehalt von 5854 cal pro g organischer Trockensubstanz nur gering schwanken (Variabilitätskoeffizient 1,33 %). Der Kaloriengehalt der *Artemia*-Larven liegt im Bereich der Werte, die für andere Krebse bestimmt wurden: COMITA & SCHINDLER (1963) ermittelten für *Calanus finmarchicus* 5232 bis 6626 cal pro g organischer Trockensubstanz, für *Diaptomus siciloides* 5334 bis 5643 cal pro g. SLOBODKIN & RICHMAN (1961) bestimmten den Kaloriengehalt von *Chlorohydra viridissima* mit 5729 cal pro g organischer Trockensubstanz; für *Hydra littoralis* erhielten sie 6034 cal pro g. Über Herkunft und Ernährungszustand der untersuchten Tiere wurden keine Angaben gemacht. Beide angegebenen Werte liegen im Bereich der für *Clava multicornis* ermittelten Daten, die von 5367 bis 6003 cal pro g organischer Trockensubstanz reichen.

Die für *Clava* erhaltenen Kalorienwerte zeigen eine deutliche Beziehung zur Tagesration (Tab. 5): Unabhängig von der Versuchstemperatur ergaben hohe Tagesrationen einen hohen, niedrige Tagesrationen einen vergleichsweise geringen Kaloriengehalt pro Gewichtseinheit. Die Abhängigkeit des Kaloriengehaltes von der Größe der Tagesration ist bedingt durch die Bildung von Reservestoffen, namentlich Lipiden, die einen hohen kalorischen Wert besitzen (1 g Fett = 9000 bis 9400 cal). Dies wurde durch die Angaben von COMITA & SCHINDLER (1963) bestätigt: Von Oktober bis Februar gefangene *Calanus*-Copepodite besaßen auf Grund gespeicherter Lipide einen höheren Kaloriengehalt als die während des Sommers gefangenen Copepoditstadien der gleichen Art. Fett- und Glykogenspeicherung, wobei der Fettanteil deutlich überwog, wurde durch BEUTLER (1926) für Hydroidpolypen, die im Freiland gewachsen waren, nachgewiesen (*Pennaria*, *Sertularella*, *Aglaophenia*, *Laomedea* und *Eudendrium*). Die Speicherung erfolgte hauptsächlich in der Hydorrhiza der genannten Tiere. YONGE (1930) wies im Rahmen verschiedener Untersuchungen an Anthozoen tropischer Meere Fettspeicherung im Ento- und Ektoderm nach.

Wachstum

Wachstumsmessungen an Hydroidpolypenkolonien wurden bisher durch Ermittlung der Zunahme der Polypenzahl (Knospung) und durch Bestimmung der Längenzunahme der Stolonen durchgeführt (LOOMIS 1954, LOOMIS & LENHOFF 1956, KINNE 1956, FULTON 1962, 1963, KINNE & PAFFENHÖFER 1966).

Neben Salzgehalt und Futtermenge beeinflusst die Temperatur das Wachstum von Hydroidpolypenkolonien. Das zeigten die Untersuchungen von KINNE (1956) über die ungeschlechtliche Vermehrung (Knospung) des euryplastischen Polypen *Cordylophora caspia*, die bei 10° und 20° C durchgeführt wurden. Wie in dieser Arbeit an *Clava* wurden die Experimente an *Cordylophora* mit je einem Ausgangspolypen begonnen. Bei einem Salzgehalt von 16,7 ‰ vermehrte sich innerhalb von 26 Tagen die Anzahl der Polypen bei 10° C auf 3,1, bei 20° C auf 39,5. KINNE & PAFFENHÖFER (1966) führten ähnliche Untersuchungen an einem Klon von *Clava multicornis* bei 12°, 17° und 22° C durch. In diesem Fall wurde die Zeitspanne ermittelt, innerhalb derer sich die Polypenzahl verdoppelt hatte. Bei einem Salzgehalt von 32 ‰ betrug die Verdoppelungszeit bei 12° C 24 Tage, bei 17° und 22° C jeweils 16 Tage. LOOMIS (1954) untersuchte in der relativ kurzen Zeitspanne von 6 Tagen die ungeschlechtliche Polypenvermehrung (Knospung) des Süßwasserpolypen *Hydra littoralis* bei Temperaturen zwischen 7° und 32° C. Die Wachstumsrate (Zunahme der Polypenzahl pro Tag) stieg in der genannten Reihenfolge: 7°, 13°, 16°, 20° C. Mit weiter ansteigender Temperatur, die supraoptimal war, nahm die Wachstumsrate dann wieder ab.

Die Resultate dieser 3 Veröffentlichungen zeigen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit bis zu einem kritischen Maximalwert mit steigender Temperatur zunimmt. Das gleiche gilt für das Wachstum von *Clava*-Kolonien: Bei allen Tagesrationen nahm die Wachstumsgeschwindigkeit mit steigender Temperatur zu. Es ist zu vermerken, daß die für die Untersuchungen von KINNE & PAFFENHÖFER (1966) und der vorliegenden Arbeit verwandten *Clava*-Polypen verschiedener Herkunft waren; es handelte sich um 2 verschiedene Klone.

Anhand von Abbildung 8 (siehe auch Abb. 5) wird gezeigt, daß die Wachstumsrate von *Clava*-Kolonien mit steigender Temperatur zunimmt und sich asymptotisch einem Maximalwert nähert. Gleiches wurde von ZEIN-ELDIN & GRIFFITH (1966) bei Wachstumsuntersuchungen an postlarvalen *Penaeus aztecus* (Crustacea) gefunden. Diese Tiere wurden bei Temperaturen von 15° bis 35° C durch Ernährung mit *Artemia*-Nauplien aufgezogen und ihre Längenzunahme gemessen. Dabei zeigte sich, daß die Wachstumsrate mit zunehmender Temperatur anstieg und sich asymptotisch einem Maximalwert näherte, der bei 33° C erreicht wurde. Oberhalb dieser Temperatur fiel die Wachstumsrate steil ab und lag bei 35° C nahe Null, bei 35° C fand also kein Wachstum mehr statt. Die auf das Gewicht von *Penaeus aztecus* bezogenen Wachstumswerte wurden von mir auf Wachstumsrate umgerechnet und ergaben gleiche Verhältnisse wie die auf die Tierlänge bezogene Wachstumsrate.

Außer der Temperatur beeinflusst die verabreichte und aufgenommene Nahrungsmenge das tierische Wachstum. Das bewiesen LOOMIS (1954) an *Hydra littoralis* und REEVE (1963) an *Artemia salina*. LOOMIS bestimmte bei 25° C die Polypenzuwachsrates (Knospung), indem er in verschiedenen Zeitintervallen Nahrung verab-

reichte (Fütterungsintervalle). Bei Intervallen von 8, 16 und 24 Stunden zwischen den Fütterungen blieb die Wachstumsrate konstant, nahm jedoch bei längeren Intervallen ab. REEVE züchtete bei 20° C den Salinenkrebs *Artemia salina* bei 4 verschiedenen Nahrungskonzentrationen: 25, 50, 75 und 100 einzellige Algen der Gattung *Phaeodactylum* (Stamm: Chrysophyta) pro mm³ pro Tag. Nach 20 Tagen hatten die Tiere in der Reihenfolge der obengenannten Konzentrationen folgende Längen erreicht: 4,6; 6,1; 8,1 und 8,5 mm. Wie bei den zuvor zitierten Untersuchungen nimmt auch bei

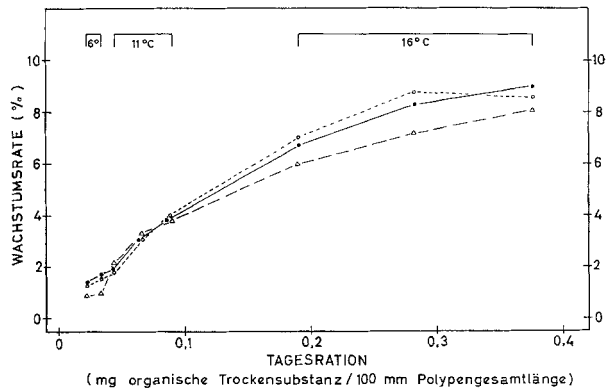


Abb. 8: Wachstumsrate von *Clava multicornis*-Kolonien bei 3 Temperaturstufen und verschiedenen Tagesrationen (siehe auch Tabelle 4). (○ = Trockengewicht der organischen Substanz, ● = Polypengesamtlänge, △ = Polypenzahl)

Clava multicornis (Abb. 8) die Wachstumsrate bei allen 3 Versuchstemperaturen mit steigender Tagesration zu. Die Wachstumsgeschwindigkeit steigt jedoch nicht linear, sondern verringert sich allmählich und nähert sich, wie bei den Untersuchungen über den Einfluß steigender Temperaturstufen, einem Maximalwert. Dies kann man auch an den Ergebnissen von LOOMIS und REEVE erkennen: (1) Bei den höchsten Rationen, der Nahrungsverabreichung in Intervallen von 8, 16 und 24 Stunden, ist die Wachstumsrate von *Hydra littoralis* konstant und erreicht ihren maximalen Wert LOOMIS (1954). (2) Bei *Artemia salina* liegen die bei den 2 höchsten Nahrungskonzentrationen erreichten Längenwerte eng beisammen. Durch höhere Nahrungsmengen wird also nur noch ein geringer Zuwachs erreicht (REEVE 1963).

Sauerstoffverbrauch

Der Sauerstoffverbrauch von Coelenteraten ist bisher nur bei wenigen Arten bestimmt worden, wobei als Untersuchungsobjekte hauptsächlich Anthozoen herangezogen wurden (LENHOFF & LOOMIS 1957, FRANZISKET 1964, BRAFIELD & CHAPMAN 1965, 1967). An Kolonien mariner Hydroidpolypen sind bisher noch keine Sauerstoffverbrauchsmessungen vorgenommen worden.

Der Vergleich der für *Clava multicornis* erhaltenen Daten mit den Ergebnissen anderer Autoren wird dadurch erschwert, daß die erhaltenen Resultate verschieden

bezogen wurden: auf Feuchtgewicht, Stickstoffgehalt und Trockengewicht. BRAFIELD & CHAPMAN bestimmten den Sauerstoffverbrauch verschiedener Anthozoen in stehendem (1965) und in fließendem Wasser (1967) von 16° C und bezogen ihre Ergebnisse auf das Trockengewicht der einzelnen Individuen, die zwischen 0,31 g und 5,2 g wogen. Um die für *Clava multicornis* erhaltenen Daten (Kolonietrockengewicht von 1,0 bis 8,0 mg) mit den Ergebnissen von BRAFIELD & CHAPMAN vergleichen zu können, wurde die Regressionsgerade $b = 0,75$ (das Mittel der 3 Regressionen der 3 Tagesrationen) im doppellogarithmischen System bis auf den Logarithmus von 1 g extrapoliert, die den Trockengewichten der Anthozoen von BRAFIELD & CHAPMAN entsprechenden Sauerstoffverbrauchswerte abgelesen und auf mg Sauerstoff pro g organische Substanz und Stunde umgerechnet. Die so für *Clava multicornis* erhaltenen Werte werden in Tabelle 13 mit Ergebnissen von Anthozoen (BRAFIELD & CHAPMAN), von *Navanax* (PAINE) und von *Patella vulgata* (DAVIES) verglichen. Sie stimmen – mit Ausnahme von *Calliactis parasitica* – mit den an Anthozoen ermittelten Werten überein, die sich etwas erhöhen würden, wenn man sie auf g organische Trockensubstanz bezöge; ein solches Vorgehen würde die generelle Übereinstimmung mit unseren Resultaten nicht beeinflussen.

Tabelle 13

Sauerstoffverbrauch verschiedener Anthozoen (BRAFIELD & CHAPMAN 1965, 1967) bei 16° C, von *Navanax inermis* (PAINE 1965) bei 17° C, von *Patella vulgata* (DAVIES 1967) bei 15° C und *Clava multicornis* bei 16° C

Species	g Trockengewicht	mg O ₂ /g/Stunde
<i>Veretillum cynomorium</i>	0,31	0,90
<i>Calliactis parasitica</i>	0,43	0,60
<i>Pennatula rubra</i>	0,69	0,80
<i>Pteroides griseum</i>	0,79	0,95
<i>Navanax inermis</i>	0,50	0,56
<i>Patella vulgata</i>	0,50	1,05–1,19

Species	g organische Trockensubstanz	mg O ₂ /g/Stunde
<i>Clava multicornis</i>	0,31	1,05
	0,43	1,00
	0,69	0,89
	0,79	0,86

Die Sauerstoffverbrauchswerte dieser sessilen Coelenteraten liegen im Bereich der Verbrauchswerte wirbelloser Tiere mit Eigenbewegung. Dies ergibt sich aus dem Vergleich mit dem Hinterkiemer *Navanax* und der Napfschnecke *Patella*. Die Annahme von VERWEY (1931) und YONGE (1932), Coelenteraten besäßen eine geringe Stoffwechselintensität und daher einen vergleichsweise niedrigeren Sauerstoffverbrauch als andere Wirbellose, hat sich als nicht zutreffend erwiesen. Diese Tatsache geht auch aus Sauerstoffverbrauchsmessungen an Riffkorallen in fließendem Meerwasser hervor, bei denen die Ergebnisse auf den Stickstoffgehalt der Versuchstiere bezogen wurden (FRAN-

ZISKET 1964). Die Atmungsintensität der Riffkorallen ist nach FRANZISKET eine Funktion der Weichkörperoberfläche und entspricht der Regression $b = 0,66$. Unsere für *Clava multicornis*-Kolonien errechneten Regressionen ergaben für den Sauerstoffverbrauch bei 16° C jedoch bei den 3 verschiedenen Tagesrationen Werte von 0,699, 0,791 bzw. 0,760. HEMMINGSEN (1960) legt in seiner umfassenden Arbeit über den Energiestoffwechsel in Abhängigkeit von der Körpergröße dar, daß im gesamten Tierreich für den Sauerstoffverbrauch bezogen auf das Körpergewicht eine Regression von 0,75 wahrscheinlich ist; dieser Wert besagt, daß die Atmungsintensität von der Oberfläche und vom Körpergewicht des Tieres bestimmt wird. Die für *Clava multicornis* errechneten Regressionen liegen in der Nähe des von HEMMINGSEN genannten Wertes und stützen somit dessen Annahme.

Ferner sollte an *Clava multicornis* festgestellt werden, ob die Atmungsgröße a von verschiedenen hohen Tagesrationen beeinflusst wird. DAVIES (1967) bestimmte bei Sauerstoffverbrauchsmessungen an *Patella vulgata* bei 15° C Werte von Tieren, die in einem Gebiet reichen Nahrungsangebots (zwischen Fucoideen) vorkamen mit solchen, die in einem nahrungsarmen Bereich (zwischen Balaniden) auftraten. Alle untersuchten Schnecken hatten ein Feuchtgewicht von 10 g. *Patella* im Fucoideengebiet verbrauchte 51,8 Mikroliter Sauerstoff pro g Feuchtgewicht und Stunde, *Patella* aus dem Balanidenbereich 40,8 Mikroliter Sauerstoff pro g und Stunde: Die Stoffwechselrate der Napfschnecken im nahrungsreichen Areal liegt also deutlich über der im nahrungsarmen Bereich. *Clava multicornis* zeigte dagegen keine Unterschiede im Sauerstoffverbrauch bei 3 verschiedenen Tagesrationen bei 16° C: Die Werte für die Atmungsgröße a betrugen, mit der minimalen Tagesration beginnend, 1,17; 1,11 und 1,16.

Versuche mit wirbellosen Tieren verschiedenen Alters und unterschiedlicher Größe, die sowohl im Freiland als auch im Laboratorium aufgewachsen sind, können über die Beeinflussung des Sauerstoffverbrauchs durch verschiedene Nahrungsquantitäten zu detaillierten Aussagen führen.

Gonophoren

Bei Coelenteraten findet Gonophorenbildung in einem bestimmten, oft artspezifisch verschieden gelegenen Temperaturbereich statt. KINNE (1956) und WERNER (1963) untersuchten die geschlechtliche Vermehrung bei verschiedenen Hydroiden und kamen zu dem Ergebnis, daß die Gonophorenentwicklung in einem engeren Temperaturbereich stattfindet als die ungeschlechtliche Vermehrung. *Clava multicornis* entwickelte Gonophoren bei Temperaturen zwischen 11° und 17° C (KINNE & PAFFENHÖFER 1966), vermehrt sich jedoch ungeschlechtlich bei Temperaturen zwischen 6° und 22° C. Auch hier zeigt sich also, daß die Gonophorenbildung auf eine begrenzte Temperaturamplitude beschränkt ist als die asexuelle Vermehrung.

Nahrungsausnutzung

In dem Kapitel Nahrungsausnutzung wurden im Rahmen der Ergebnisse folgende Unterkapitel erfaßt, auf die in der Diskussion einzeln eingegangen wird: (1) Die

Bruttonahrungsausnutzung, die den Anteil der aufgenommenen Nahrung darstellt, die in Körpersubstanz umgewandelt wird; (2) die Absorption der aufgenommenen Nahrung; (3) die Nettonahrungsausnutzung, die den Prozentsatz der absorbierten Nahrungsmenge darstellt, welche in körpereigene Substanz umgewandelt wird.

Die Nahrungsausnutzung durch marine Tiere ist in mannigfaltiger Weise untersucht worden. Neben feucht- und trockengewichtsbezogenen Untersuchungen wurde die Ausnutzung mittels radioaktiver, biochemischer (Protein) und energetischer Bestimmungen ermittelt. Wie RICKER (1946) erwähnte, ist es anzustreben, bei Nahrungsuntersuchungen den Kaloriengehalt von Nahrung und aufnehmendem Tier anzugeben: „The quantity of food consumed each day by a fish, expressed as a fraction or percentage of its total weight, is usually referred to as the daily ration. Ideally it should be expressed in terms of the calorific equivalent of both food and fish.“

Bezüglich Bestimmungen der Nahrungsausnutzung und des Nahrungsumsatzes schrieb KINNE (1960): „A detailed analysis requires determination of caloric intake and output.“

Während über die Nahrungsausnutzung von Fischen schon zahlreiche Ergebnisse vorliegen, sind an wirbellosen aquatischen Tieren bisher nur wenige derartige Untersuchungen vorgenommen worden: IVLEV (1939), RICHMAN (1958), ODUM & SMALLEY (1959), MARSHALL & ORR (1955), LENHOFF (1961), REEVE (1963), PAINE (1965) und LASKER (1966). Die Veröffentlichungen über Nahrungsausnutzung von Fischen wurden von RICKER (1946) sowie PALOHEIMO & DICKIE (1966) zusammengefaßt und diskutiert. Untersuchungen über die Nahrungsausnutzung bei verschiedenen Temperaturen und Nahrungsrationen wurden bisher nur an Fischen durchgeführt (BROWN 1951, BALDWIN 1956, KINNE 1960).

Die Nahrungsausnutzung, das heißt die Umwandlung von Nahrungsenergie in körpereigene Energie, wird in unterschiedlichem Maße von verschiedenen Faktoren beeinflusst: Zum Beispiel Temperatur, Salzgehalt, Nahrungsangebot und damit Nahrungsaufnahme (KINNE 1960), Stoffwechselintensität, Lokomotionsaktivität, schließlich die Fähigkeit des Organismus, aufgenommene Nahrung in Körpersubstanz umzuwandeln.

Die für *Clava multicornis* erhaltenen Resultate werden mit den Ergebnissen der obengenannten Autoren verglichen, wobei zu bemerken ist, daß die Daten über Nahrungsausnutzung und Absorption in den einzelnen Arbeiten jeweils auf verschiedene Größen bezogen werden: Trockengewicht, Kaloriengehalt und in zwei Fällen auf Körpersubstanz, die durch Isotope markiert worden war.

Für die Bruttonahrungsausnutzung ermittelten IVLEV (1939) für *Tubifex tubifex* 31,6 %, PAINE (1965) für *Navanax inermis* 30 % und LASKER (1966) für *Euphausia pacifica* 25,6 %. Alle diese Werte liegen deutlich unter den für *Clava multicornis* bei 16° C erhaltenen 38,5 % bis 40,3 %. Nur die von REEVE (1963) für *Artemia salina* erhaltenen Resultate liegen im Bereich der für *Clava* erarbeiteten Werte: Bei einer Versuchstemperatur von 20° C und einer Konzentration von 75 einzelligen Algen der Gattung *Phaeodactylum* pro Mikroliter wurde eine Bruttonahrungsausnutzung von 28 % bis 60 % je nach Alter der *Artemia salina* ermittelt. Die hohen Werte im Bereich von 40 bis 60 % gelten für junge, rasch wachsende Tiere. Da in *Clava multicornis*-Kolonien stets die Anzahl der wachsenden Polypen größer ist als die der adul-

ten, ausgewachsenen Individuen, erscheinen die 38,5 % bis 40,3 % Bruttonahrungsausnutzung durch den erhöhten Einbau von Nahrungssubstanz in junge Polypen erklärbar.

KINNE (1960) züchtete den Teleosteer *Cyprinodon macularius* in ähnlicher Weise, wie ich es bei *Clava multicornis* tat: Er wählte 5 verschiedene Temperaturen im Bereich von 15° bis 35° C und 2 verschiedenen Nahrungsangebotbedingungen (begrenztes und unbegrenztes Nahrungsangebot). Die Bruttonahrungsausnutzung wurde an 16 bis 20 Wochen alten Tieren ermittelt (Tab. 14). Bei beiden Nahrungsangebotbedingungen

Tabelle 14

Bruttonahrungsausnutzung ("conversion efficiency") von *Cyprinodon macularius* bei verschiedenen Temperaturen und Nahrungsangeboten. (Nach KINNE 1960)

Temperatur	15° C	20° C	25° C	30° C	35° C
Begrenztes Nahrungsangebot	23,1 %	30,7 %	14,8 %	10,9 %	8,5 %
Unbegrenztes Nahrungsangebot	8,2 %	—	—	1,3 %	0,8 %

sank die Bruttonahrungsausnutzung mit steigender Temperatur: Bei begrenztem Nahrungsangebot von 23,1 % auf 8,5 %, bei unbegrenztem Nahrungsangebot von 8,2 % auf 0,8 %. Für *Clava multicornis* ergeben sich gleiche Verhältnisse (Tab. 8): Mit zunehmender Temperatur erniedrigt sich die Bruttonahrungsausnutzung. Diese Tendenz zeigte sich auch bei den Untersuchungen von BALDWIN (1956) an *Salvelinus fontinalis*. Die bei 9°, 13° und 17° C gehaltenen Fische nutzten ihre Nahrung in der Reihenfolge der genannten Temperaturen in folgenden Prozentsätzen aus: 28,1 %, 27,5 % und 25,5 %.

Jedoch können auch umgekehrte Verhältnisse herrschen, was REEVE (1963) für *Artemia salina*-Larven zeigte. REEVE ermittelte die Bruttonahrungsausnutzung von *Artemia*-Larven bis 1,9 mm Länge bei Temperaturen zwischen 5° und 30° C. Im Gegensatz zu *Clava*, *Cyprinodon* und *Salvelinus* zeigten *Artemia*-Larven mit zunehmender Temperatur eine ansteigende Bruttonahrungsausnutzung. Sicherlich dürfte in diesem Zusammenhang eine Unterscheidung von normalen, sub- und supranormalen Temperaturbedingungen wesentlich sein. *Artemia* ist bekanntlich ein ausgesprochen wärmeliebendes Tier mit einer hohen Normaltemperatur.

Nun einige Worte über die Absorption der aufgenommenen Nahrung: IVLEV (1939) fand, daß der Oligochaet *Tubifex tubifex* bei 16° bis 18° C 50,4 % der aufgenommenen Nahrung absorbierte. Bei 17° C ermittelte PAINE (1965) für *Navanax inermis* einen Absorptionsbereich von 50 bis 70 %. Die Absorption der Schnecke *Littorina irrorata* lag bei 45 % der aufgenommenen Nahrung (ODUM & SMALLEY 1959). LASKER (1966) verfütterte an den Krebs *Euphausia pacifica* C-14 markierte Nahrung und ermittelte, daß 84 % absorbiert wurden. Die Nahrungsabsorption von *Daphnia pulex* bei 20° C und 4 verschiedenen Nahrungskonzentrationen wurde von RICHMAN (1958) bestimmt. Dabei sank mit steigendem Nahrungsangebot die Absorption von 31,2 % auf 14,2 %. RICKER (1946) zitierte eine Arbeit von KARZINKIN (1955): Schwach gefütterte Karpfen absorbierten 90 % der Nahrung (Chironomus-

larven), reichlich gefütterte Tiere dagegen nur 78 %. Die Absorptionswerte für Fische sind temperaturabhängig und liegen meist im Bereich von 80 bis 95 % der aufgenommenen Nahrung. In dieser Größenordnung liegen auch die Resultate von PANDIAN (1967): *Megalops cyprinoides* absorbierte 91,5 %, *Ophiocephalus striatus* 90,6 % der gefressenen Nahrungsmenge.

Ein direkter Vergleich der hier angeführten Werte mit den für *Clava multicornis* erhaltenen Daten ist auf Grund der verschiedenen Versuchsbedingungen wie zum Beispiel Freiland- bzw. Laboruntersuchungen nicht möglich. Es kann lediglich für *Clava multicornis* im Vergleich mit RICHMAN (1958) und KARZINKIN (1935) bestätigt werden, daß mit zunehmender Nahrungsmenge die Absorption sinkt: *Clava* absorbierte bei 16° C bei minimaler Tagesration 77,7 %, bei mittlerer 72,0 % und bei maximaler Tagesration 67,0 % der verschlungenen Nahrung. LENHOFF (1961) fütterte *Hydra littoralis* mit ³⁵P markierter Mäuseleber. Der Kulturlösung wurde reduziertes Glutathion zugesetzt, damit die Tiere die Nahrung aufnehmen. 6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme hatten die Hydren, die 24 Stunden vorher nicht gefüttert wurden, 90 % der verschlungenen Nahrung absorbiert. Dieser Wert liegt weit über dem höchsten bei *Clava multicornis* (minimale Tagesration) ermittelten Wert von 77,7 %. Die Differenz scheint hauptsächlich durch die unterschiedliche Nahrungsqualität (Mäuseleber) bedingt zu sein: Der Anteil an Unverdaulichem ist in der Leber geringer als bei lebenden *Artemia*-Larven (Chitinskelett und Darminhalt). Außerdem könnte die Versuchstemperatur von Bedeutung sein; sie wird in LENHOFFS Arbeit nicht angegeben.

Die Nettonahrungsausnutzung wurde nur von drei Autoren bestimmt: IVLEV (1939) erhielt für *Tubifex* eine Nettonahrungsausnutzung von 62 %, PAINE (1965) für *Navanax* 45 % bis 49 % und RICHMAN (1958) für *Daphnia* mit steigender Nahrungskonzentration 56 % bis 73 %. Für *Clava multicornis* wurden bei 16° C mit zunehmender Tagesration 49,5 %, 56,0 % und 58,7 % ermittelt. Der Vergleich der hier angeführten Daten zeigt, daß im Gegensatz zur Bruttonahrungsausnutzung die Nettonahrungsausnutzung der einzelnen Tiere in einem engeren Bereich liegt, also geringere interspezifische Schwankungen aufweist. Betrachtet man die Werte für *Daphnia* und *Clava*, so fällt auf, daß mit steigender Tagesration die Nettonahrungsausnutzung zunimmt. Wie kommt dieser Anstieg zustande? Mit zunehmender Nahrungsmenge sinkt zwar die relative Absorption (Prozent der aufgenommenen Nahrung), nimmt jedoch absolut gerechnet zu. Da sich die Atmungsintensität von *Daphnia* und *Clava* mit wachsender Nahrungsaufnahme kaum ändert, steht dem Tier, das eine große Nahrungsmenge absorbiert hat, mehr Energie zur Bildung von Körpersubstanz zur Verfügung, als dem Individuum, das weniger absorbiert hat: Bei gleichbleibender Stoffwechselintensität bedingt eine hohe absolute Absorptionsrate eine hohe Nettonahrungsausnutzung, eine geringe absolute Absorptionsrate eine niedrige Nettonahrungsausnutzung.

Energiehaushalt

Die Aufstellung des Energiehaushalts ermöglicht eine Differenzierung der Hauptkomponenten: den Nahrungsanteil, welcher für Wachstum und Stoffwechsel verwendet wird, und die Menge der ungenutzten Nahrung. Bisher wurden Energie-

haushalte für 3 wirbellose Wassertiere erstellt: Für *Tubifex tubifex* (IVLEV 1939) und für *Daphnia pulex* (RICHMAN 1958) erfolgte lediglich die Bestimmung zweier Summanden des 3 Glieder umfassenden Energiehaushalts; der dritte Summand ergab sich durch rechnerische Ergänzung der beiden ersten auf 100 %. Für *Navanax inermis* bestimmte PAINE (1965) alle 3 Glieder des Energiehaushalts gesondert in Untersuchungen an 6 Tieren. Die Mittelwerte der dabei erhaltenen einzelnen Summanden

Tabelle 15

Energiehaushalt des Opisthobranchiers *Navanax inermis* (nach PAINE 1965) bei 17° C

Bruttonahrungs- ausnutzung		Stoffwechselenergie (Sauerstoffverbrauch)		Faecesenergie		Aufgenommene Nahrungsenergie
30,1 %	+	31,0 %	+	37,8 %	=	98,9 %

sind in Tabelle 15 wiedergegeben. Zur Aufstellung des Energiehaushalts ermittelte PAINE den Kaloriengehalt der Geschlechtsprodukte (Eier) und der Faeces; dies konnte bei *Clava multicornis* aus den bereits angeführten Gründen leider nicht erfolgen. Der Kaloriengehalt für *Navanax*-Eier liegt mit 923 cal pro g Trockengewicht (4 Bestimmungen) extrem niedrig und deutlich unter dem Kaloriengehalt eines erwachsenen Tieres (3763 cal pro g organische Trockensubstanz). Der Energiegehalt von Eiern des Krebses *Diaptomus arcticus* erreicht mit 5672 cal pro g Trockengewicht die gleiche Höhe wie das produzierende weibliche Tier mit 5468 cal pro g Trockengewicht (COMITA & SCHINDLER 1963). Der Kaloriengehalt befruchteter Eier des Herings *Clupea harengus* beträgt 5914 cal pro g organische Trockensubstanz (PAFFENHÖFER & ROSENTHAL 1968). Es scheint demnach bezüglich des Kaloriengehalts von Geschlechtsprodukten ein weites Spektrum zu existieren. Der prozentuale Anteil der Gonophoren von *Clava multicornis* an der gebildeten Körpersubstanz ist bei 16° C niedrig und liegt zwischen 0,6 % und 1,3 % des organischen Trockengewichts der aufgenommenen Nahrung. Eine Abweichung des Kaloriengehalts der Gonophoren von dem der Polypen würde somit nur einen geringen Fehler im Energiehaushalt bedingen.

Der Energiehaushalt der Faeces von *Navanax* (Nahrung: Opisthobranchier *Haminoë*) liegt mit 3370 cal pro g Trockengewicht (4 Bestimmungen) um 25 % niedriger als der Kaloriengehalt des Futtertieres mit 4497 cal pro g Trockengewicht. Einzig die Faeces könnten durch einen gegenüber dem Futtertier *Artemia salina* absinkenden Kaloriengehalt zu einer Ungleichung führen.

Zuwachsendenergie, Stoffwechselenergie und Faeces ergänzen sich bei unserer Energiebilanz von *Clava multicornis* zu einer Summe, die über 100 % liegt (Tab. 12). Die Abweichungen von den erwarteten 100 % haben folgenden Grund: Die Faecesmengen wurden in Prozent des Trockengewichts der verschlungenen Nahrungsmenge angegeben. Da jedoch die Faeces einen geringeren Kaloriengehalt als die verabreichte Nahrung besitzen (PAINE 1965, DAVIES 1964), ist ihr energetischer Anteil an der Nahrungsmenge geringer als ihr Gewichtsanteil; demnach müssten die tatsächlichen kalorischen Werte für die Faeces unter den ermittelten (26,0 %, 34,6 % und 39,3 %) liegen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. An dem marinen Hydroidpolypen *Clava multicornis* aus der Umgebung Helgolands wurden Nahrungsaufnahme, Wachstum, Sauerstoffverbrauch, Materialverluste und Nahrungsausnutzung bei verschiedenen Wassertemperaturen und Tagesrationen untersucht. Als Nahrung dienten Larven des Salinenkrebse *Artemia salina*. Die Versuche wurden in Schalen (150 mm Durchmesser, 110 mm Höhe) bei Temperaturen von 6°, 11° und 16° C \pm 0,2° C und einem Salzgehalt von 32 ± 1 ‰ durchgeführt.
2. Die täglich aufgenommenen Nahrungsmengen reichen von 2,3 ‰ (6° C) bis zu 19,0 ‰ (16° C) des Kolonietrockengewichts. Die erforderliche Nahrungsmenge nimmt mit steigender Temperatur zu.
3. Der Kaloriengehalt der 1,8 mm langen *Artemia*-Larven beträgt 5854 cal pro g organische Trockensubstanz.
4. Der Kaloriengehalt der *Clava multicornis*-Kolonien nimmt in allen 3 Temperaturstufen mit steigender Tagesration zu und liegt im Bereich von 5367 cal pro g bis 6003 cal pro g organischer Trockensubstanz.
5. Zur Beurteilung der Wachstumsrate einzelner Kolonien dienen drei Kriterien: Zunahme der Polypenzahl, Zunahme der Polypengesamtlänge und Zunahme des Trockengewichts der organischen Substanz. In allen drei Fällen verlaufen die Zunahmen exponentiell.
6. Niedrige Temperaturen oder niedrige Tagesrationen bedingen langsames Wachstum; hohe Temperaturen oder hohe Tagesrationen ergeben schnelles Wachstum.
7. Der Sauerstoffverbrauch einzelner Kolonien wurde bei 16° C und 3 verschiedenen Tagesrationen ermittelt und auf das Trockengewicht der organischen Substanz bezogen. Die Atmungsintensität ist bei allen 3 Tagesrationen gleich groß. Bei einer organischen Trockensubstanzmenge von 1,5 mg werden 0,107 ml Sauerstoff in 24 Stunden, bei 5,0 mg 0,269 ml in 24 Stunden verbraucht.
8. Bei Kolonien, die bei 6° C gezüchtet wurden, trat keine Gonophorenbildung auf. Dagegen wurde bei 11° und 16° C eine intensive Gonophorenentwicklung beobachtet und deren Ausmaß quantitativ erfaßt.
9. Bei 16° C wurde die von *Clava multicornis* nicht resorbierte organische Substanz (Faeces) durch Oxydation mittels Kaliumpermanganat bestimmt. Mit steigender Tagesration nimmt die Menge der ungenutzten Nahrung von 26,0 ‰ bei minimaler Tagesration bis zu 39,3 ‰ bei maximaler Tagesration zu.
10. Die Bruttonahrungsausnutzung steigt mit sinkender Temperatur und mit zunehmender Tagesration. Die Nahrungsabsorption wurde für 16° C ermittelt. Mit steigender Tagesration nimmt die Menge der pro Zeiteinheit absorbierten Nahrung ab. Die Nettonahrungsausnutzung steigt bei 16° C mit zunehmender Tagesration. Die Konversionsrate (täglich in Körpersubstanz umgewandelte Nahrungsmenge) nimmt mit steigender Temperatur und Tagesration zu.
11. Anhand der erhaltenen Daten wurde bei 16° C für 3 verschiedene Tagesrationen der Energiehaushalt aufgestellt. Die 3 Summanden des Energiehaushalts sind die Zuwachsenenergie (Bruttonahrungsausnutzung), die für den Stoffwechsel aufge-

wandte Energie und die in der ungenutzten Nahrung verbleibende Energie (Faeces). Der Energiehaushalt ist in Tabelle 12 dargestellt.

12. Die Ergebnisse bezüglich Nahrungsaufnahme, Kaloriengehalt, Wachstum, Sauerstoffverbrauch, Materialverluste, Nahrungsausnutzung und Energiehaushalt werden eingehend erörtert und mit Resultaten verglichen, welche vorher an anderen aquatischen Wirbellosen und Fischen erhalten worden waren.

Meinen verehrten Lehrern, den Herren Professor Dr. W. E. ANKEL und Professor Dr. O. KINNE, möchte ich für die wohlwollende Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit herzlich danken. Herr Professor Dr. KINNE gab die Anregung zu diesen Untersuchungen, ermöglichte die Durchführung der Arbeit an der Biologischen Anstalt Helgoland und half mir bei der Ausarbeitung der Dissertation. Herr Professor Dr. ANKEL weckte mein Interesse für die Meeresbiologie und gestattete, die Untersuchungen zu dieser Dissertation an der Biologischen Anstalt Helgoland auf Helgoland durchzuführen. Mein besonderer Dank gilt allen Mitgliedern der Biologischen Anstalt Helgoland, die mich während meiner dortigen Tätigkeit zuvorkommend unterstützten.

ZITIERTE LITERATUR

- BALDWIN, N. S., 1956. Food consumption of brook trout at different temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.* **86**, 323–328.
- BEUTLER, R., 1924. Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei *Hydra*. *Z. vergl. Physiol.* **1**, 1–55.
- 1926. Beobachtungen an gefütterten Hydroidpolypen. *Z. vergl. Physiol.* **2**, 737–775.
- BRAFIELD, A. E. & CHAPMAN, G., 1965. The oxygen consumption of *Pennatula rubra* and some other anthozoans. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 363–370.
- — 1967. The respiration of *Pteroides griseum* (BOHADSCH) a pennatulid coelenterate. *J. exp. Biol.* **46**, 97–104.
- BROWN, M. E., 1951. The growth of brown trout (*Salmo trutta*). IV. The effect of food and temperature on the survival and growth of fry. *J. exp. Biol.* **28**, 473–491.
- BUTCHER, R. W., 1959. An introductory account of the smaller algae of the British coastal waters. Pt I. Introduction and Chlorophyceae. *Fishery Invest., Lond. (Ser. 4)*.
- COMITA, G. W. & SCHINDLER, D. W., 1963. Calorific values of microcrustaceae. *Science, N. Y.* **140**, 1394–1396.
- MARSHALL, S. M. & ORR, A. P., 1966. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XIII. Seasonal changes in weight, calorific value and organic matter. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **46**, 1–17.
- DAVIES, P. M. C., 1964. Aspects of the overall energy exchanges of *Carassius auratus* LIN. Ph. D. Thesis, Dublin.
- DAVIES, P. S., 1967. Physiological ecology of *Patella*. II. Effect of environmental acclimation on the metabolic rate. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **47**, 61–74.
- FOX, H. M. & WINGFIELD, C. A., 1938. A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.* **15**, 437–445.
- FRANZISKET, L., 1964. Die Stoffwechselintensität der Riffforallen und ihre ökologische, phylogenetische und soziologische Bedeutung. *Z. vergl. Physiol.* **49**, 91–113.
- FULTON, C., 1962. Environmental factors influencing the growth of *Cordylophora*. *J. exp. Zool.* **151**, 61–78.
- 1963. The development of a hydroid colony. *Devl Biol.* **6**, 333–369.
- GILLBRICHT, M., 1956. Ein Verfahren zum oxydativen Nachweis von organischer Substanz im Seewasser. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6**, 76–83.

- HEMMINGSEN, A. M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno meml. Hosp.* **9**, 1–110.
- IVLEV, V. S., 1939a. Energy balance of the growing larva of *Silurus glanis*. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **25**, 87–89.
- 1939b. Balance of energy in carps. *Zool. Zh.* **18**, 303–318.
- 1939c. Transformation of energy in aquatic animals. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **38**, 449–458.
- KARZINKIN, G. S., 1935. Zur Kenntnis der Fischproduktivität der Gewässer. II. Mitteilung. Erforschung der Physiologie der Ernährung des Spiegelkarpfens. *Trudy limnol. Sta. Kosine* **19**, 21–66.
- KINNE, O., 1953. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni*. I. *Z. wiss. Zool.* **157**, 427–491.
- 1956a. Über den Einfluß des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (PALLAS), Athecata, Clavidae. *Zool. Jb. (Abt.: Allg. Zool. Physiol. Tiere)* **66**, 565–638.
- 1956b. Zur Ökologie der Hydroidpolypen des Nordostseekanals. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **45**, 217–249.
- 1957. Physiologische Ökologie – ein modernes Forschungsgebiet. Gedanken zur Problematik und Methodik der Ökologie. *Biol. Zbl.* **76**, 475–485.
- 1960. Growth, food intake, and food conversion in an euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol. Zool.* **33**, 288–317.
- & PAFFENHÖFER, G.-A., 1966. Growth and reproduction as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **13**, 62–72.
- KROGH, A., 1935. Precise determination of oxygen in water by syringe pipets. *J. ind. Eng. Chem.* **7**, 131–133.
- KRÜGER, F., 1960. Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 125–148.
- LASKER, R., 1966. Feeding, growth, respiration, and carbon utilization of an euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd Can.* **23**, 1291–1317.
- LENHOFF, H. M., 1961. Digestion of protein in Hydra as studied using radioautography and fractionation by differential solubilities. *Expl. Cell Res.* **23**, 335–353.
- & LOOMIS, W. F., 1957. Environmental factors controlling respiration in hydra. *J. exp. Zool.* **134**, 171–181.
- LOOMIS, W. F., 1954. Environmental factors controlling growth in hydra. *J. exp. Zool.* **126**, 323–334.
- & LENHOFF, H. M., 1956. Growth and sexual differentiation of hydra in mass culture. *J. exp. Zool.* **132**, 555–574.
- LOVEGROVE, T., 1962. The effect of various factors on dry weight values. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* **153**, 86–91.
- 1966. The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In: Some contemporary studies in marine science. Ed. by H. Barnes. Allen & Unwin, London, 429–467.
- MARSHALL, S. M. & ORR, A. P., 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adults and stage V Calanus. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **34**, 495–529.
- MONTGOMERY, H. A. C., THOM, N. S. & COCKBURN, A., 1964. Determination of dissolved oxygen by the Winkler method and the solubility of oxygen in pure water and sea water. *J. appl. Chem.* **14**, 280–296.
- ODUM, E. P. & SMALLEY, A. E., 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit feeding invertebrate in a salt-marsh ecosystem. *Proc. natn Acad. Sci. USA* **45**, 617–622.
- PAFFENHÖFER, G.-A., 1967. Caloric content of larvae of the brine shrimp *Artemia salina*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **16**, 130–135.

- PAFFENHÖFER, G.-A. & ROSENTHAL, H., 1968. Dotterausnutzung und Stoffwechselrate von Eiern des Herings *Clupea harengus* L. während ihrer Entwicklung. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18** (im Druck).
- PAINÉ, R. T., 1964. Ash and caloric determinations of sponge and opisthobranch tissues. *Ecology* **45**, 384–387.
- 1965. Natural history, limiting factors and energetics of the opisthobranch *Navanax inermis*. *Ecology* **46**, 603–619.
- PALOHEIMO, J. E. & DICKIE, L. M., 1966. Food and growth of fishes. 2. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J. Fish. Res. Bd Can.* **23**, 869–908.
- PANDIAN, T. J., 1967. Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes *Megalops cyprinoides* and *Ophiocephalus striatus*. *Mar. Biol.* **1**, 16–31.
- PARR Instrument Company, 1958. Instructions for the 1411 combustion calorimeter. Moline, Ill. (Manual No. 128).
- 1960. Oxygen bomb calorimetry and combustion methods. Moline, Ill. (Manual No. 130).
- REEVE, M. R., 1963. Growth efficiency in *Artemia* under laboratory conditions. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **125**, 133–145.
- RICHMAN, S., 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecol. Monogr.* **28**, 273–291.
- RICKER, W. E., 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monogr.* **16**, 373–391.
- SLOBODKIN, L. B., 1962. Energy in animal ecology. *Adv. ecol. Res* **1**, 69–99.
- & RICHMAN, S., 1961. Calories/gm in species of animals. *Nature, Lond.* **191**, 299.
- STEPHENS, G. C. & SCHINSKE, R. A., 1961. Uptake of amino acids by marine invertebrates. *Limnol. Oceanogr.* **6**, 175–181.
- STRESEMANN, E. (Hrsg.), 1961. Exkursionsfauna von Deutschland. T. 1. Wirbellose. 2. Aufl. Volk und Wissen, Berlin, 494 pp.
- VERWEY, J., 1931. Coral Reef Studies. II. The depth of coral reefs in relation to their oxygen consumption and the penetration of light in the water. *Treubia* **13**, 169–198.
- WERNER, B., 1963. Experimentelle Beobachtungen zur Wirksamkeit von Außenfaktoren auf die Entwicklung der Hydrozoen und Erörterung ihrer Bedeutung für die Evolution. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (Sonderbd [1]), 153–177.
- YONGE, C. M., 1930. Studies on the physiology of corals. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* **1**.
- YONGE, M. J. & NICHOLLS, A. G., 1932. Studies on the physiology of corals. The relationship between respiration in corals and the production of oxygen by their zooxanthellae. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* **1**, 213–249.
- ZEIN-ELDIN, Z. P. & GRIFFITH, G. W., 1966. The effect of temperature upon the growth of laboratory-held postlarval *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **131**, 186–196.
- ZOBELL, C. E. & ANDERSON, D. Q., 1936. Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water and the influence of oxygen tension and solid surfaces. *Biol. Bull. mar. Lab., Woods Hole* **71**, 324–342.