

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

MEERWASSER ALS NAHRUNGSQUELLE: AUFNAHME GELÖSTER ORGANISCHER VERBINDUNGEN

D. SCHLICHTER

Abstract

Anemonia sulcata resorbs and accumulates amino acids dissolved in artificial sea water in their natural concentrations. Resorption takes place mainly through the apical membrane of the ectoderm. Even after longer incubation periods, autoradiographs reveal that the amino acids resorbed are located in the ectoderm; this is attributable to its cytological structure. Electron-micrographs show that only the ectoderm bears microvilli. The concentration of glycine, for example, is greater by a factor of 10^7 in tissue than in the medium in which resorption takes place, showing that uptake is an active process. The rate of uptake depends also on temperature and is susceptible to inhibitors. The actinians are well adapted to get "energy" from the sea, not only morphologically (enlarged surfaces by microvilli) but also physiologically. Calculations reveal that the actinians satisfy a substantial proportion of their metabolic requirement by resorbing dissolved organic material from the environment.

A. Einleitung

Sterben tierische oder pflanzliche Organismen im Wasser ab, zerfallen sie zunächst autolytisch; der weitere Abbau erfolgt durch Bakterien. Als Folge dieser Prozesse gelangen Verbindungen ins umgebende Medium, die in den Zellen frei vorliegen also z.B. Aminosäuren, Kohlenhydrate, Fettsäuren sowie höhermolekulare Verbindungen. Ferner geben Tiere und Pflanzen, insbesondere Algen, kontinuierlich Sekret- und Exkretstoffe ins Wasser ab (THOMAS 1971). Daher können die soeben aufgezählten Substanzen im Meerwasser nachgewiesen werden; vorausgesetzt man verfügt über genügend empfindliche Nachweisverfahren, denn sämtliche Verbindungen kommen nur in äusserst geringen Mengen vor. Kohlenhydrate und Aminosäuren können in Konzentrationen auftreten, die im Bereich von einigen 100 bis 1000 nMol/l Meerwasser liegen (VACCARO *et al.* 1968; BOHLING 1970). Obwohl die Konzentration der gelöst vorliegenden organischen Verbindungen in den aquatischen Lebensräumen so gering ist, entspricht ihre Masse ungefähr der der partikulär vorliegenden organischen Verbindungen der terrestrischen Lebensräume (TAIT 1971). Die gelösten organischen Verbindungen stellen also ein fast unerschöpfliches Nahrungsreservoir dar, vorausgesetzt Organismen verfügen über Mechanismen diese Substanzen energetisch auszunutzen.

Bereits 1909 äusserte PÜTTER die Vermutung, dass aquatisch lebende Organismen dem umgebenden Medium organische Verbindungen entnehmen können und zwar nicht nur oral/intestinal, sondern über die Körperoberfläche, und dass sie dadurch einen wesentlichen Teil ihres Energiebedarfs decken können. Von KROGH 1934 wurde für Metazoen diese Möglichkeit der Ernährung völlig in Frage gestellt. Anfang der sechziger Jahre konnte STEPHENS (1962, 1963, 1968) für einige marin und im Brackwasser lebende Tierarten nachweisen, dass sie tatsächlich organische Verbindungen aufnehmen. Dieser Nachweis war möglich geworden, nachdem radioaktiv markierte organische Verbindungen für biologische Experimente zur Verfügung standen. In den folgenden Jahren konnte durch verschiedene Untersucher für

Arten aus den unterschiedlichsten Tierstämmen gezeigt werden, dass sie gelöste organische Verbindungen aufnehmen.

Tabelle 1. Einige Beispiele für Tierarten, die aus Meerwasser gelöste organische Verbindungen aufnehmen können.

Tierstamm	Organische Verbindung	Autor
COELENTERATA		
<i>Corymorpha</i>	Aminosäuren	CHAPMAN & PARDY 1972
<i>Aurelia</i>	Aminosäuren	SHICK 1973
<i>Fungia</i>	Glucose	STEPHENS 1962
<i>Anemonia</i>	Aminosäuren, Glucose	SCHLICHTER 1971, 1973
PLATHELMINTHES		
<i>Bdelloura</i>	Aminosäuren	JOHANNES et al. 1969
MOLLUSCA		
<i>Ostrea</i>	Aminosäuren, Glucose	COLLIER et al. 1953
<i>Crassostrea</i>	Glucose	GILLESPIE et al. 1964
<i>Mytilus</i>	Glucose, Aminosäuren	PÉQUIGNAT 1973
SIPUNCULIDA		
<i>Golfiniga</i>	Aminosäuren	VIRKAR 1963
ANNELIDA		
<i>Nereis</i>	Aminosäuren	CHAPMAN & TAYLOR 1969
<i>Clymenella</i>	Aminosäuren	STEPHENS 1963
<i>Neantes</i>	Aminosäuren	REISH & STEPHENS 1969
<i>Stauronereis</i>	Fettsäuren	TESTERMAN 1972
<i>Nainereis</i>	Fettsäuren	TESTERMAN 1972
ARTHROPODA		
Arktische Garnelen	Glucose	McWHINNIE & JOHANNECK 1966
POGONOPHORA		
<i>Siboglinum</i>	Aminosäuren Fettsäuren	LITTLE & GUPTA 1969 SOUTHWARD & SOUTHWARD 1968
ECHINODERMATA		
<i>Ophiactis</i>	Aminosäuren	STEPHENS & VIRKAR 1966
<i>Psamechinus</i>	Aminosäuren	PÉQUIGNAT 1969
<i>Asterias</i>	Aminosäuren, Glucose	FERGUSON 1967, 1968
VERTEBRATA		
<i>Eptatretus</i>	Aminosäuren	STEPHENS 1968

Der Aufstellung ist zu entnehmen, dass zur Aufnahme nur Organismen fähig sind, die im Meer bzw. im Brackwasserbereich vorkommen, und dass fast alle eine weichhäutige Körperoberfläche besitzen; zumindest aber weichhäutige Körperareale wie z.B. das Ambulacralsystem der Echinodermen.

Im folgenden soll über Untersuchungen an Aktinien berichtet werden.

B. Versuche und deren Erörterung

I. Das Aufnahmeverhalten

Der Versuchsablauf war in allen Fällen folgender: Völlig intakte Aktinien (*Anemonia sulcata*) oder auch nur von den Tieren abgetrennte Tentakel oder Gewebestücke wurden unterschiedlich lange in Meerwasser inkubiert. Es handelte sich hierbei um künstliches, sterilisiertes Meerwasser, das mit radioaktiv markierten Aminosäuren oder Glukose versetzt worden war. Die Konzentrationen der angebotenen organischen Substanzen betrug 100 bis max. 600 nMol/l Meerwasser, was einigen Mikrogramm pro Liter entspricht. Diese Mengen decken sich mit jenen, die BOHLING (1970) für Oberflächenwasser der Nordsee bestimmte. (Der Gehalt an organischen Verbindungen von Meerwasser, das an den benthischen Standorten z.B. von Aktinien entnommen wurde, wurde noch nicht bestimmt. STEPHENS (1963) analysierte interstitielles Wasser und erhielt Werte, die 100 bis 1000 mal über denen von Oberflächenwasser lagen.)

Während der Inkubation der Aktinien wurde 1. die Konzentrationsabnahme der zugegebenen organischen Verbindungen im Meerwasser gemessen und 2. wurden von den Aktinien Tentakel abgetrennt. Im Gewebematerial wurden anschliessend die aufgenommenen und eingebauten radioaktiv markierten Substanzen nachgewiesen. Dies geschah auf die Weise, dass von Tentakelgewebe Homogenat hergestellt, und dann in diesem die radioaktiv markierten Verbindungen bestimmt wurde. Dabei wurde zwischen dem Gesamtgehalt an radioaktiv markierten Substanzen unterschieden und dem Gehalt, der in höhermolekulare Verbindungen eingebaut wurde. Von Tentakelgewebe wurden auch histologische Schnitte und von diesen Autoradiogramme angefertigt. Diese Präparate ermöglichten die exakte Lokalisation der aufgenommenen radioaktiv markierten Verbindungen im Gewebe.

Die folgenden Abbildungen zeigen einige Ergebnisse dieser Untersuchungen: Abb. 1: Zum Zeitpunkt Null befand sich eine bestimmte Aminosäurenkonzentration im Meerwasser; im dargestellten Fall handelte es sich um ^3H -Phenylalanin. Nach dem Hinzusetzen von Aktinien nahm diese im Verlauf der ersten Stunden sehr stark, nach dem Erreichen einer geringeren Konzentration, nur noch langsam ab. Dieser untere Konzentrationsbereich lag, abhängig vom zugesetzten Aminosäuretyp, zwischen <10 und 30 nMol/l. Kontrollversuche (gestrichelt) zeigten, dass die Abnahme tatsächlich auf die Anwesenheit der Aktinien zurückzuführen war und nicht z.B. auf bakteriellen Abbau. Abb. 2: In diesem Diagramm ist dargestellt, in welchem Umfang die resorbierten Aminosäuren (^3H -Phenylalanin) im Gewebe nachzuweisen waren. Die gestrichelte Kurve gibt an, wieviel ^3H -Phenylalanin sich in Abhängigkeit von der Zeit insgesamt im Tentakelgewebe befand d.h. wieviel aufgenommen wurde. Die durchgezogene Kurve zeigt, wieviel von dem aufgenommenen Material in Proteine eingebaut wurde (Fällung mit Trichloressigsäure). Die Aufnahme lief dem Einbau zunächst voraus. Aber bereits nach 6 stündiger Inkubation lag der Grossteil der resorbierten Aminosäuren eingebaut vor. Dies gilt für die Aminosäuren Phe, Leu, Lys, His und Pro. Gly und Ser und auch Glukose wurden in gleichem Umfang aufgenommen, sie wurden aber in geringerem Mass in fällbares Material eingebaut. Dies hängt zum einen damit zusammen, dass sie im Stoffwechsel in andere Kanäle geschleust werden, zum andern kommen diese Verbindungen in den Zellen in relativ hohen Konzentrationen frei vor; dies bedeutet, dass die aufgenommenen radioaktiv markierten Substanzen in diesem Fall im Zellinnern viel stärker

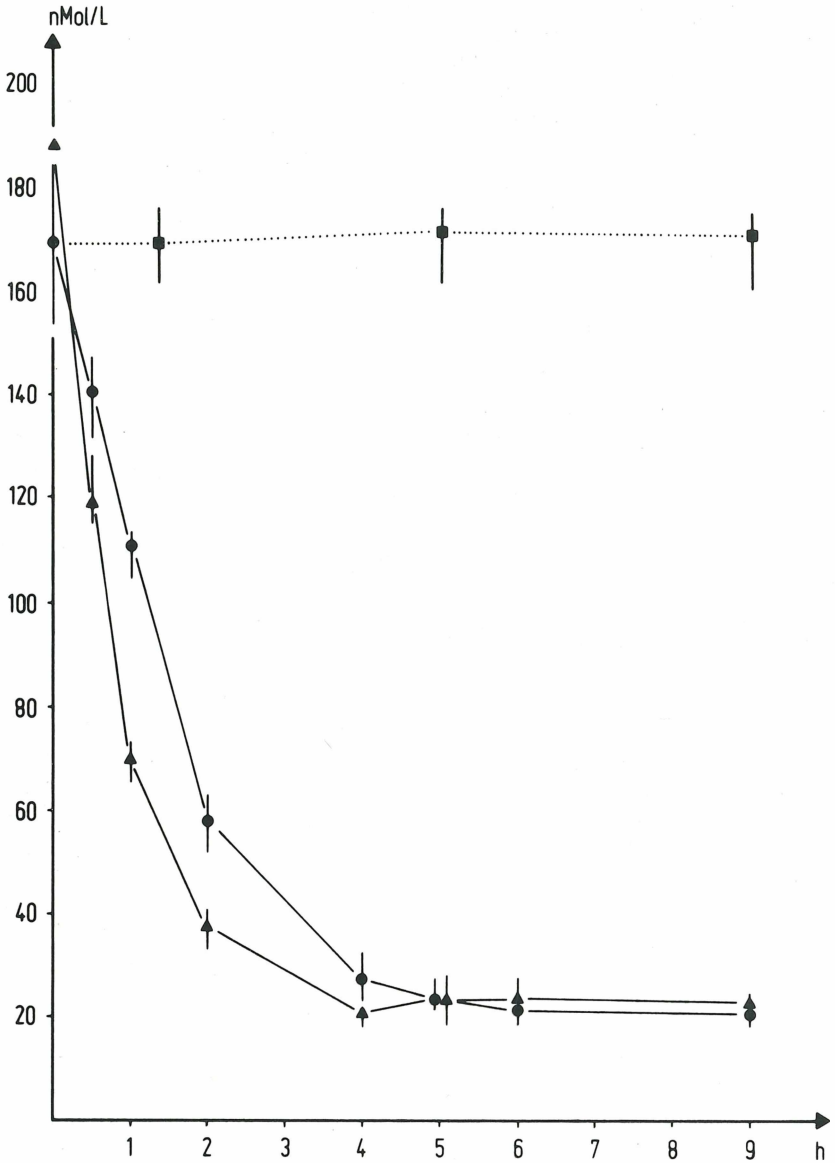


Abb. 1: Konzentrationsabnahme von ^3H -Phenylalanin in Meerwasser in Abhängigkeit von der Dauer der Inkubation von *Anemonia sulcata*. Die beiden Kurven geben die Verhältnisse für Individuen verschiedener Grösse wieder. Punktiert: Kontrollversuche. Mittelwerte aus 4 Einzelmessungen. Weitere Erklärungen im Text.

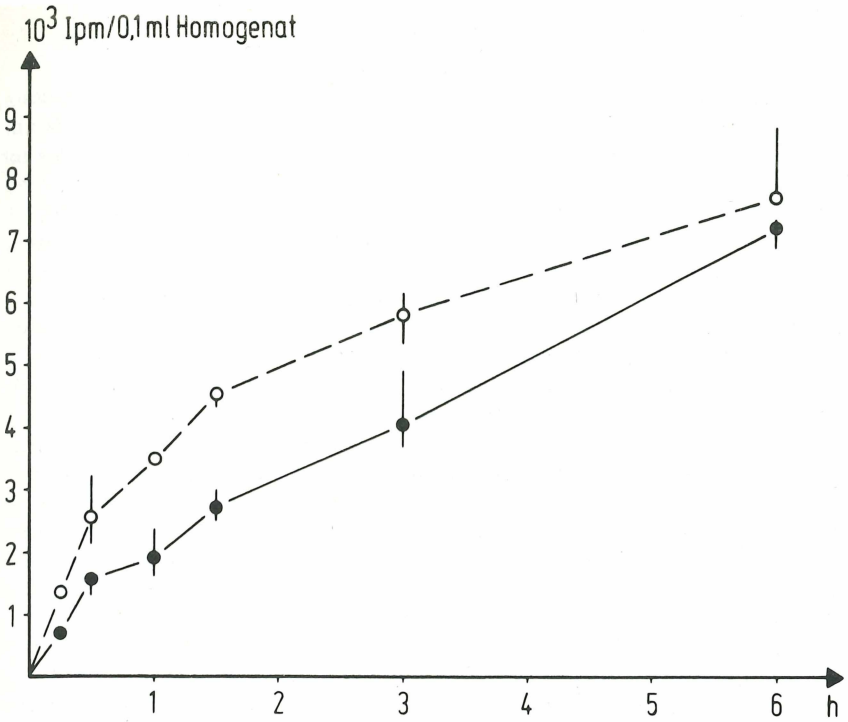


Abb. 2: Aufnahme und Einbau von ³H-Phenylalanin ins Tentakelgewebe. Gestrichelte Kurve: Die insgesamt nachweisbaren radioaktiv markierten Aminosäuremoleküle. Durchgezogene Kurve: Radioaktiv markierte Aminosäuremoleküle, die in Proteine eingebaut wurden. Weitere Erklärungen im Text.

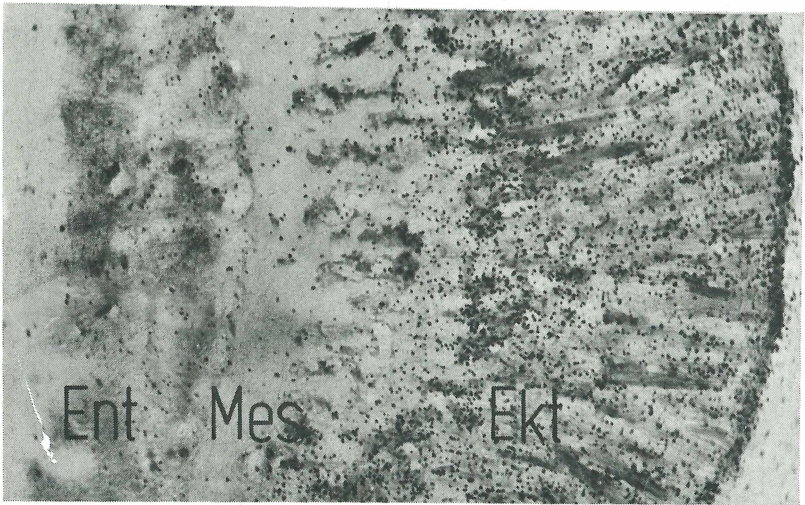


Abb. 3: Silberkorndichte und Verteilung nach 80 minütiger Inkubation in ³H-Phenylalanin. Tentakelquerschnitt, das Ektoderm zeigt nach rechts. Ent = Entoderm, Mes = Mesogloea, Ekt = Ektoderm. An der apikalen Seite des Tentakektoderms kommt es zur Anreicherung von markiertem Material (vgl. Abb. 4) 500 fach. Weitere Erklärungen im Text.

verdünnt wurden, und die Wahrscheinlichkeit ihres Einbaus in Proteine daher viel geringer war. Abb. 3: Das Autoradiogramm zeigt den Einbau von ^3H -Phenylalanin in das Tentakelgewebe nach 80 minütiger Inkubation. (Autoradiogramme entstehen dadurch, dass histologische Schnitte mit einer dünnen Filmschicht überzogen werden. Die radioaktiv markierten Verbindungen schwärzen diese Filmschicht. Nach fotografischer Entwicklung und Fixierung kann dann mit Hilfe des Mikroskops festgestellt werden, an welchen Stellen im Gewebe diese Verbindungen eingebaut sind). Die Intensität der Schwärzung ist über dem Ektoderm (dieses zeigt nach rechts) viel stärker als über dem Entoderm. Dies überrascht, denn bekanntlich werden ja geformte Nahrungspartikel – z.B. dem Gastralraum zugeführte Krebschen – mit dem Entoderm aufgenommen. Auch nach längerer Inkubation blieb die Schwärzung im Entoderm gering. Am apikalen Ende des Ektoderms (ganz rechts) ist eine deutliche Anhäufung von Silberkörnern zu erkennen, und auch die generelle Silberkornverteilung im Ektoderm ist nicht gleichmässig. Die Erwartung, dass im Ektoderm spezifische Strukturen zur Aufnahme vorhanden sein könnten, wurde bestätigt. Elektronenmikroskopisch konnten im Bereich der besonders starken Schwärzung mikrovillitragende Zellen (Resorptionszellen) nachgewiesen werden, wie Abb. 4 zeigt. Zellen mit derartigen Differenzierungen haben resorbierende Funktion; sie finden sich z.B. auch im Dünndarm von Säugern.

Der Befund, dass die gelösten organischen Verbindungen überwiegend mit dem Ektoderm aufgenommen werden, und dass sich für die Resorption besondere Anpassungen in der Organisation der Tiere nachweisen lassen, lässt den Aufbau der Aktinien unter einem neuen Aspekt erscheinen. Bislang schrieb man den Tentakel folgende Funktionen zu: 1. Beuteerwerb, 2. Verteidigung, 3. Lokomotion und 4. Gas-

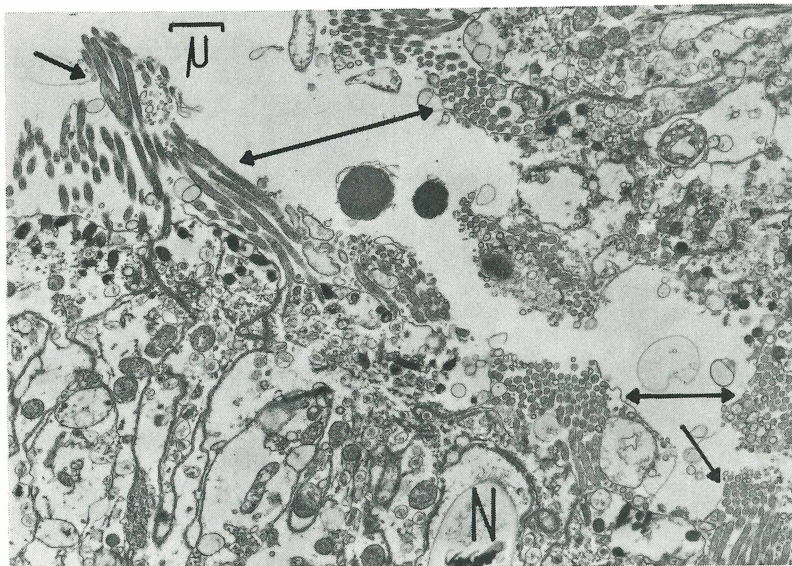


Abb. 4: Übersichtsaufnahme aus dem äusseren Bereich des Tentakektoderms. Angeschnitten sind Nesselzellen (N) und Zellen mit einem dichten Mikrovillibesatz. Die Mikrovilli (Pfeile) sind längs- und quer getroffen.

austausch. Durch die Ausbildung der Tentakel an sich, durch ihre Vervielfachung und in noch stärkerem Masse durch den Mikrovillibesatz, vergrössern die Tiere ganz ausserordentlich ihre äussere Körperoberfläche. Sie gewinnen dadurch riesige Austauschflächen mit dem Meerwasser, wodurch die Resorption gesteigert wird. Ob die Tiere sozusagen in einer Nährlösung sitzen oder anders ausgedrückt, sich im "Schlaffenland auf molekularer Ebene" befinden, wo ihnen sämtliche Bausteine "in den Mund fliegen", soll im nächsten Abschnitt geklärt werden.

II. Der Aufnahmemodus

Bestimmt man den Gehalt an freien Aminosäuren im Tentakelgewebe d.h. in den Zellen, stellt es sich heraus, dass die Aminosäuren dort z.T. in millionenfach höhe-

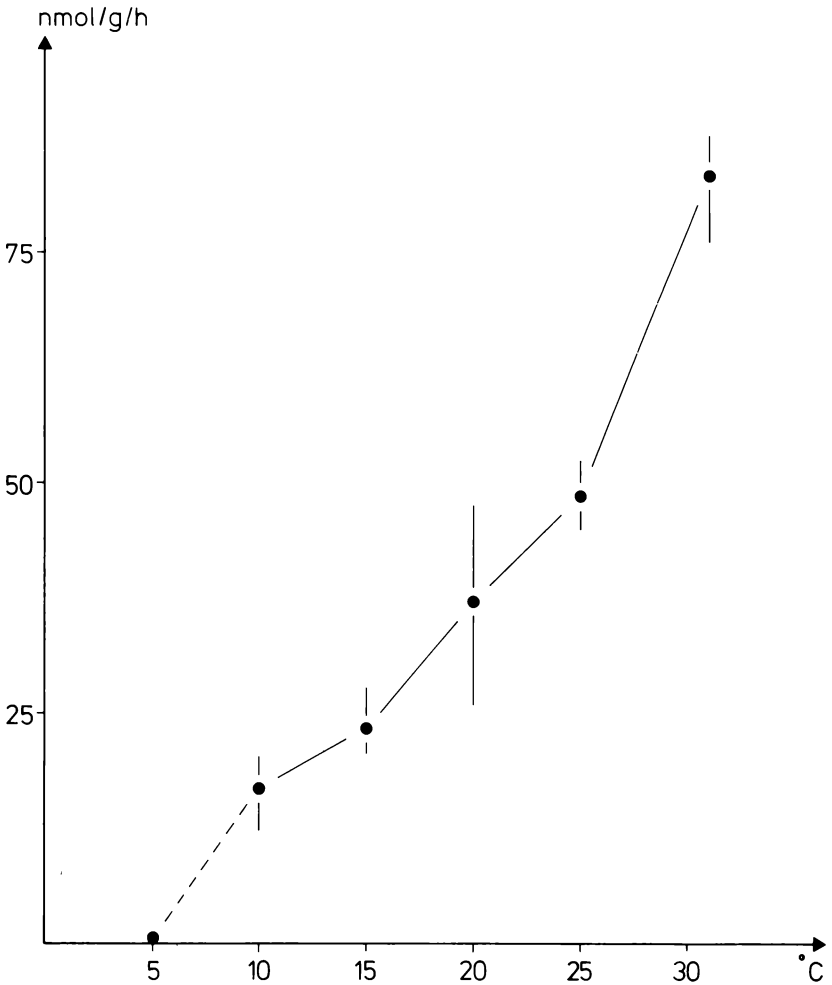


Abb. 5: Abhängigkeit der Aufnahme von ^3H -Phenylalanin von der Temperatur.

ren Konzentrationen vorliegen als im Meerwasser, aus dem noch resorbiert wird. Dieser Konzentrationsgradient macht deutlich, dass die Aufnahme nicht auf Diffusion beruht, sondern dass sie nur unter Energieverbrauch ablaufen kann. Die Energieabhängigkeit der Aufnahme wurde durch Untersuchungen bestätigt, bei denen der Einfluss der Temperatur und von Stoffwechselblockern überprüft wurde.

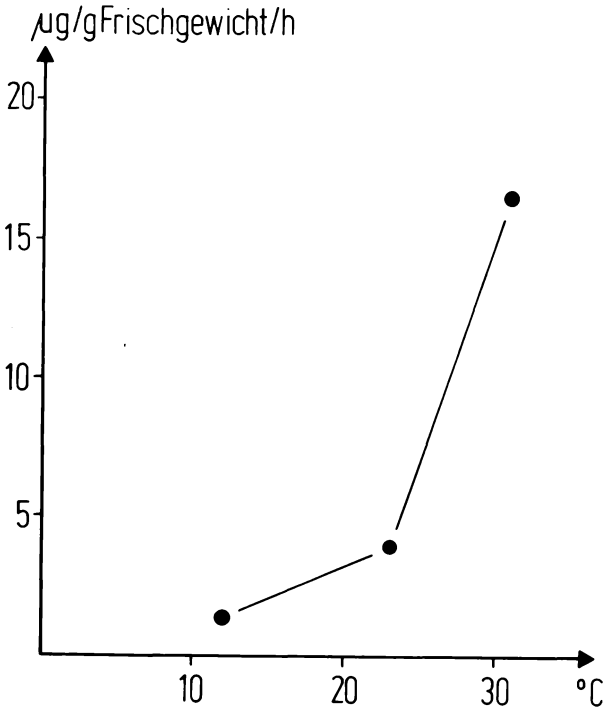


Abb. 6: Abhängigkeit der Aufnahme von ^3H -Glucose von der Temperatur.

In Abb. 5 ist der Temperatureinfluss auf die Aufnahme von ^3H -Phenylalanin dargestellt. Die Aufnahmeraten verdreifachen sich bei einer Temperaturerhöhung um 10°C . Abb. 6 gibt die Verhältnisse für ^3H -Glucose wieder.

Unter dem Einfluss verschiedener Stoffwechselblocker, d.h. unter dem Einfluss von Substanzen, die energieliefernde Prozesse in den Zellen hemmen, kommt die Aufnahme zwar nicht völlig zum Erliegen, sie wird aber wesentlich verringert. Die Abb. 7 und 8 geben hierfür Beispiele. In Abb. 7 ist der Einfluss von Monojodacetat auf die Aufnahme von ^3H -Phenylalanin dargestellt. Der untere Kurvenverlauf zeigt die ungestörte Normalaufnahme. Abb. 8 ist zu entnehmen, wie Phlorizin auf die Resorption von ^3H -Glucose wirkt.

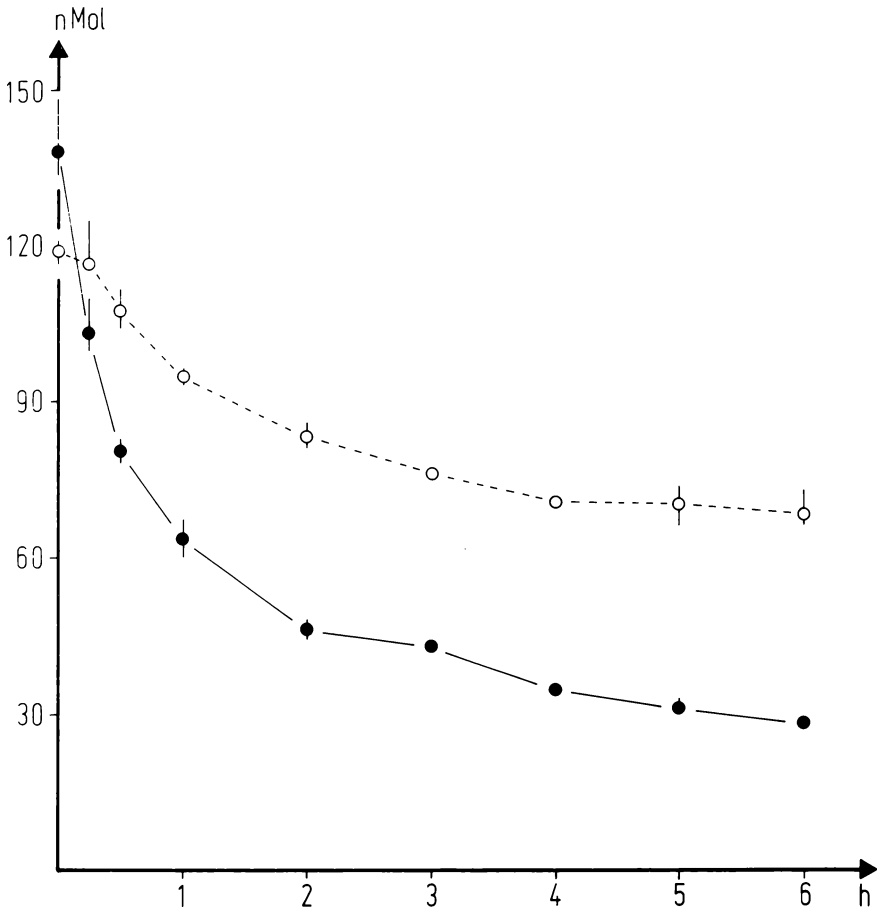


Abb. 7: Die Wirkung von Monojodacetat auf die Resorption von ^3H -Phenylalanin. Durchgezogene Kurve: Resorption unter Standardbedingungen. Gestrichelte Kurve: Resorption des identischen Individuums unter dem Einfluss des Hemmstoffs (0,5 mM).

III. Energetische Betrachtungen

Bei den nun folgenden energetischen Überlegungen werden zwei Gesichtspunkte berücksichtigt: 1. Wie gross ist der Energieaufwand für den Transport gelöster organischer Verbindungen aus dem Meerwasser ins Zellinnere? 2. Erwächst den Tieren trotz des Energieverbrauchs für die Resorption ein Nutzen, d.h. in welchem Umfang trägt die Aufnahme gelöster organischer Verbindungen zur energetischen Gesamtversorgung des Organismus bei?

Die Arbeit, die geleistet werden muss bzw. die Energie, die benötigt wird, um eine Substanz aus einem Raum mit geringer Konzentration in einen mit hoher zu transportieren – also aus dem Meerwasser ins Zellinnere – berechnet sich nach folgender Formel:

$$\Delta G^\circ = R \cdot T \cdot \ln \frac{C_1}{C_2}$$

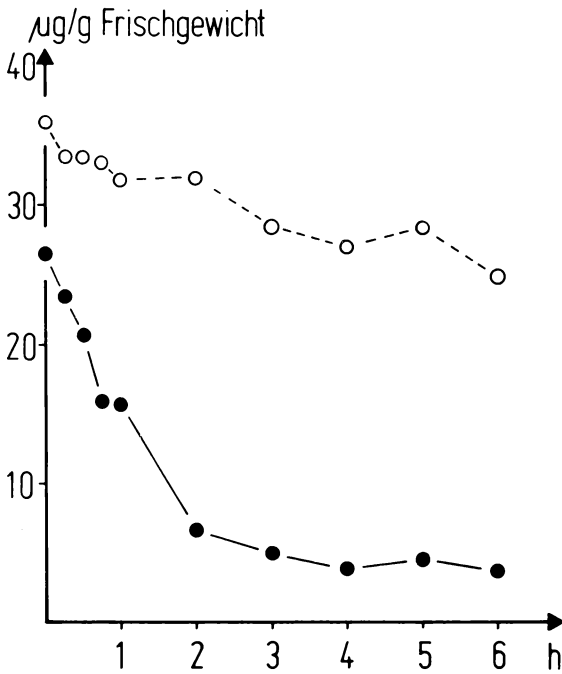


Abb. 8: Die Wirkung von Phlorizin auf die Aufnahme von ^3H -Glucose. Durchgezogene Kurve: Aufnahme unter Standardbedingungen. Gestrichelte Kurve: Aufnahme des identischen Individuums unter dem Einfluss von Phlorizin (0,5 mM).

Hierbei sind C_1 und C_2 die Konzentrationen der organischen Verbindungen im Meerwasser bzw. in den Zellen; sie betragen für Glycin z.B. 600 nMol/l Meerwasser und 87 820 000 nMol/l Zellflüssigkeit. Formal berechnet sich hieraus ein Energiebetrag von 6,7 kcal, den der Organismus braucht, um ein Mol Glycin aus dem Meerwasser aufzunehmen. Realistischer wird diese Angabe wenn man berücksichtigt, dass für den "aktiven" Transport nur mit einer Effektivität von 20% zu rechnen ist. Der Betrag erhöht sich somit auf 35 kcal. Da der Energiegehalt von 1 Mol Glycin aber 234 kcal beträgt, werden von der Gesamtenergie, die in der Verbindung steckt, nur 15% für den Aufnahmeprozess benötigt, d.h. den Tieren entsteht in jedem Fall ein energetischer Nettogewinn.

Um quantitative Aussagen über den Beitrag dieser Ernährungsweise am Gesamtstoffwechsel machen zu können, wurden für die verschiedenen Substanzen Aufnahme-raten bestimmt. Die Ergebnisse sind in Abb. 9 und 10 an zwei Beispielen dargestellt.

Abb. 9: Die Aktinien wurden, nachdem sie für 60 Min in einem Versuchsgefäß waren, in 4 weitere mit ähnlicher Aminosäurenkonzentration (^3H -Leucin) überführt. Abhängig vom Aminosäurentyp und der vorgegebenen Konzentration ergaben sich Aufnahme-raten von 2–10 $\mu\text{g/g}$ Aktinienfrischgewicht/h. Im Falle der Aminosäuren ist zu erkennen, dass die Steilheit der Abnahme annähernd gleich

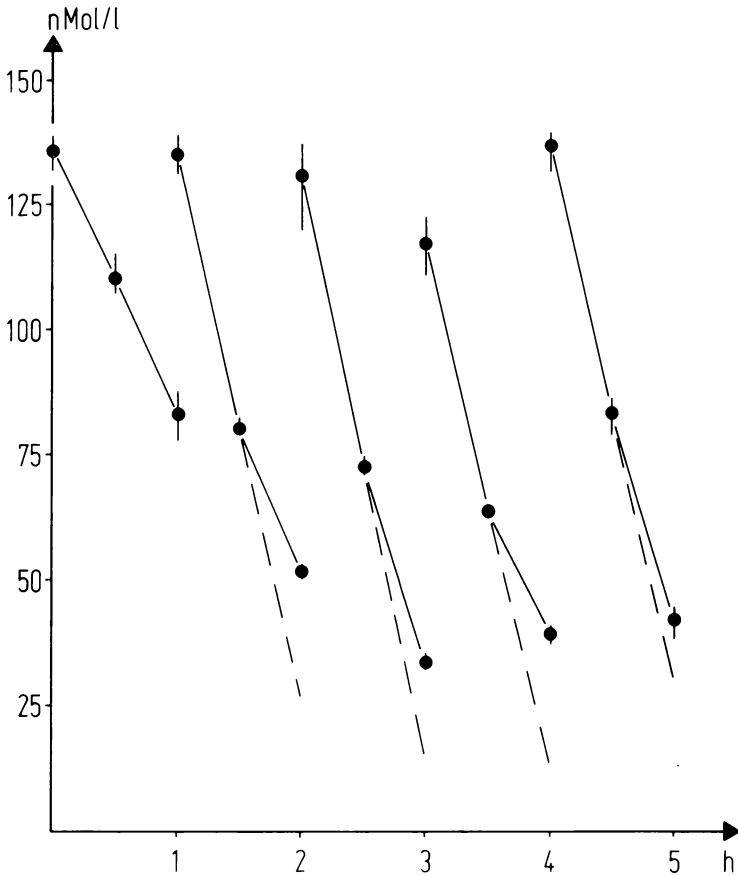


Abb. 9: Reaktion der Aktinien auf mehrmahliges ^3H -Leucinangebot. Die gestrichelten Geraden sind Extrapolationen der Steilheit der Abnahme innerhalb der ersten 30 Min. Weitere Erklärungen im Text.

blieb; d.h. die Aktinien nahmen kontinuierlich Aminosäuren auf und zeigten keine Sättigungsreaktion. Abb. 10 zeigt die Verhältnisse für Glukose; die Aktinien wurden erst nach 2 h umgesetzt. Im Unterschied dazu zeigten sie auf wiederholtes Glukoseangebot eine deutliche Sättigungsreaktion; die Steigung der Regressionsgeraden nahm ab. Die Aufnahme scheint in diesem Fall direkt mit dem aktuellen Glukosebedarf gekoppelt zu sein, während Aminosäuren fortlaufend dem Baustoffwechsel zugeführt werden können. Die durch Berechnung ermittelten Aufnahmeraten betragen für Glucose 15 – 20 $\mu\text{g/g}$ Aktinienfrischgewicht/h.

Die folgenden Berechnungen tragen naturgemäss stark vereinfachte und formale Züge. Aber nur derartige Abschätzungen erlauben quantitative Aussagen d.h. sie geben letztlich Aufschluss darüber, ob die mehr gefühlsmässig ausgesprochene Behauptung – den Tieren entsteht durch die Aufnahme gelöster organischer Verbindungen ein Nutzen – tatsächlich zutrifft. Der Sauerstoffverbrauch von *Anemonia sulcata* wird mit 0,013 ml/g Frischgewicht/h angegeben (FLOREY 1970). Einem

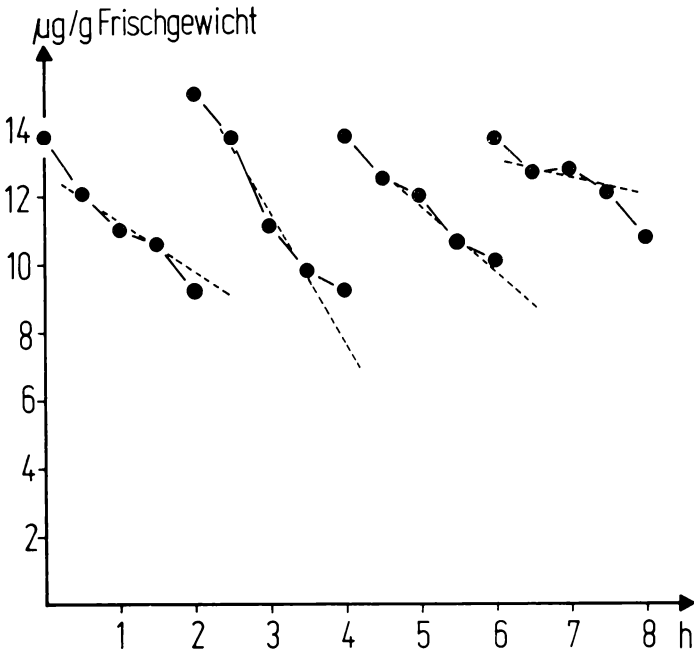


Abb. 10: Reaktion der Aktinien auf mehrmaliges ^3H -Glucoseangebot. Die Steilheit der Regressionsgeraden nimmt nach wiederholtem Angebot ab. Weitere Erklärungen im Text.

Verbrauch von 1 ml O_2 sind 4,8 cal äquivalent. Im vorliegenden Fall bedeutet dies, dass 0,013 ml $\text{O}_2 = 0,064$ cal äquivalent sind.

Die Aufnahme rate für Glycin betrug z.B. $10 \mu\text{g/g}$ Frischgewicht/h. 1 g Glycin liefert im Kalorimeter 3,12 Kcal. Das resorbierte Glycin würde 0,031 cal liefern, wovon 15% für den Resorptionsprozess abgehen; es verbleiben 0,027 cal. Da in biologischen Systemen die Substanzen nicht wie im Kalorimeter völlig verbrannt werden, muss dieser Betrag nochmals halbiert werden, so dass 0,013 cal übrig bleiben. Dieser Energiebetrag macht aber immerhin über 20% des Energiebedarfs aus, der dem O_2 -Verbrauch äquivalent ist. Für Glukose ergeben die energetischen Abschätzungen, dass durch deren Aufnahme über 45% des Ruhestoffwechsels gedeckt werden können. Neben den beiden hier aufgeführten Beispielen werden auch Phe, Leu, Lys, Pro, Ser, Cys, Ribose und z.B. auch 5 Hydroxytryptamin von Aktinien aufgenommen. Summiert man die Energiegewinne, die durch die Resorption sämtlicher organischer Verbindungen entstehen, ergibt sich ein Betrag, der über dem des Ruhestoffwechsels liegt. Für Aktinien trifft also die vor über 60 Jahren von PÜTTER (1909) ausgesprochene Hypothese, dass aquatisch lebende Tiere einen wesentlichen Teil ihres Energiebedarfs durch die Resorption gelöster organischer Verbindungen decken können, in vollem Umfang zu.

LITERATUR

- BOHLING, H. (1970): Untersuchungen über freie gelöste Aminosäuren in Meerwasser. *Mar.Biol.* 6: 213–225.
- CHAPMAN, G. & R.L. PARDY (1972): The movement of glucose and glycine through the tissues of *Corymorpha palma* TORREY (Coelenterata, Hydrozoa). *J.exp.Biol.* 56: 639–645.
- CHAPMAN, G. & G.A. TAYLOR (1968): Uptake of organic solutes by *Nereis virens*. *Nature (Lond.)* 217: 763–764.
- COLLIER, A., S.M. RAY, A.W. MAGUISTSKY & J.O. BELL (1953): Effect of dissolved organic substances on oysters. U.S. Fish Wildlife Serv., *Fisbery Bull.* 54: 167–185.
- FERGUSON, J.C. (1967): An autoradiographic study of the utilization of free exogenous amino acids by starfishes. *Biol.Bull.* 133: 317–329.
- FERGUSON, J.C. (1968): An autoradiographic analysis of the uptake of exogenous glucose by three species of starfishes. *Amer.Zool.* 8, 805.
- GILLESPIE, L., R.M. INGLE & W.K. HAVENS (1964): Glucose nutrition and longevity in oysters. *Quart.J.Florida Acad.Sci.* 27: 279–288.
- JOHANNES, R.E., S.J. COWARD & K.L. WEBB (1969): Are dissolved amino acids an energy source for marine invertebrates? *Comp.Biochem.Physiol.* 29: 283–288.
- KROGH, A. (1931): Dissolved substances as food of aquatic organisms. *Biol.Rev.* 6: 412–442.
- LITTLE, C. & B.L. GUPTA (1969): Studies on *Pogonophora*. III. Uptake of nutrients. *J.exp. Biol.* 51: 759–773.
- McWHINNIE, M.A. & R. JOHANNECK (1966): Utilization of inorganic and organic carbon compounds by antarctic zooplankton. *Antarctic J. of the U.S.* 1, 210.
- PÉQUIGNAT, E. (1969): Sur l'absorption et l'utilisation de molécules dissoutes ainsi que des particules en suspension par les oursins réguliers et irréguliers. *Compt.rend.des séances de la Sc.de Biol.* 163, 100.
- PÉQUIGNAT, E. (1973): A kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar.Biol.* 19: 227–244.
- PÜTTER, A. (1909): Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena: Fischer.
- REISH, D.J. & G.C. STEPHENS (1969): Uptake of organic material by aquatic invertebrates. V. The influence of age on the uptake of glycine- C^{14} by the polychaete *Neanthes arenaceodentata*. *Mar.Biol.* 3: 352–355.
- SCHLICHTER, D. (1971): Aktinien nehmen Aminosäuren und Glucose aus dem Meerwasser auf. *Naturwissenschaften* 58: 455–456.
- SCHLICHTER, D. (1973): Ernährungsphysiologische und ökologische Aspekte der Aufnahme in Meerwasser gelöster Aminosäuren durch *Anemonia sulcata* (Coelenterata, Anthozoa). *Oecologia (Berl.)* 11: 315–350.
- SHICK, J.M. (1973): Effects of salinity and starvation on the uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* polyps. *Biol.Bull.* 144: 172–179.
- SOUTHWARD, A.J. & E.C. SOUTHWARD (1968): Uptake and incorporation of labelled glycine by Pogonophores. *Nature (Lond.)* 218: 875–876.
- STEPHENS, G.C. (1962): Uptake of organic material by aquatic invertebrates. I. Uptake of glucose by the solitary coral, *Fungia scutaria*. *Biol.Bull., Woods Hole* 123: 648–659.
- STEPHENS, G.C. (1963): Uptake of organic material by aquatic invertebrates. II. Accumulation of amino acids by the bamboo worm, *Clymenella torquata*. *Comp.Biochem.Physiol* 10: 191–202.
- STEPHENS, G.C. (1968): Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine animals. *Amer.Zool.* 8:95–106.
- STEPHENS, G.C. & R.A. VIRKAR (1966): Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence of salinity on the uptake of amino acids by the brittle star, *Ophiactis arenaosa*. *Biol.Bull.* 131: 172–185.
- TAIT, R.V. (1971): Meeresökologie, 305 pp. Stuttgart: Thieme.
- TESTERMAN, J.K. (1972): Accumulation of free fatty acids from sea water by marine invertebrates. *Biol.Bull.* 142: 160–177.
- THOMAS, J.P. (1971): Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. *Mar.Biol.* 11: 311–323.

- VACCARO, R.F., S.E. HICKS, H.W. JANNASCH & F. CAREY (1968): The occurrence and role of glucose in seawater. *Limn. and Oceanogr.* 13: 356–360.
- VIRKAR, R.A. (1963): Amino acids in the economy of the sipunculid worm, *Golfingia gouldii*. *Biol.Bull. Woods Hole* 125: 396–397.

Danksagung:

Frl. H. KRISCH danke ich für ihre gewissenhafte Hilfe, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Sachbeihilfe.

Anschrift des Verfassers:

Priv. Doz. Dr. D. SCHLICHTER, 5 Köln 41, Zoologisches Institut der Universität,
Lehrstuhl: Physiologische Ökologie, Weyertal 119, BRD.