

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

## ÜBER DIE BEDEUTUNG DER NAHRUNG FÜR WACHSTUM UND ENTWICKLUNG VON TIEREN

H. REMMERT

### *Abstract*

As a rule animals consume a very low percentage of the food available. Food, therefore, should be no minimum factor in ecology. But it is.

Examples are put forward to demonstrate and to explain these two contradictory results. Quality and quantity of food changes in the course of the year, in the population of the food organism, and in different localities. Often, food is present but not available. Besides, the nutrient requirement of the animals change as well. The result is food as a minimum factor in the growth of populations. Predictions concerning the energy flow in ecosystems are only possible, if the mechanisms of population control have been studied.

Pflanzenfresser verbrauchen nur wenige Prozent der ihnen im Ökosystem zur Verfügung stehenden Nahrung. Das gleiche gilt für Räuber. Dieses Ergebnis der Ökosystemforschung lässt sich umkehren. Nahrung ist im Lebensraum immer reichlich vorhanden und nie der limitierende Faktor. Aber: Diese Umkehrung ist falsch. Nahrung ist nach Quantität und Qualität fast niemals in unbegrenzter Menge greifbar. Dieser Widerspruch ist das eigentliche Thema meines Referates.

### 1. Experimentelle Daten über Nahrungsmangelercheinung.

Zur Beurteilung der Frage, was überhaupt als Mangelerscheinung im Freiland zu deuten ist, müssen streng kontrollierte physiologische Experimente über die Wirkung von Nahrungsmenge und Nahrungsqualität herangezogen werden. Über dieses Thema liegt eine Fülle von Arbeiten, vorzugsweise bei Insekten und Säugetieren vor (z.B. JOHANSON 1964, SCHWERTFEGER 1963, KLEIBER 1967). Eine geringe gebotene Nahrungsmenge scheint auf den ersten Blick nichts weiter zu sein als eine Angabe darüber, wie lange das gegebene Tier hungern kann. Das dürfte bei Säugetieren im allgemeinen auch zutreffen. Dass hier eine starke Grössenabhängigkeit besteht, ist allgemein bekannt: Spitzmäuse verhungern innerhalb weniger Stunden, ein Grossraubtier kann lange Zeit ohne Nahrung auskommen. Wechselwarme Tiere brauchen weniger Nahrung und können länger hungern als warmblütige. Bei Nahrungsmangel können viele Insekten sehr rasch zur endgültigen Verwandlung schreien und dann zwar kleine, aber voll fertile Imagines liefern. Das gilt vor allem für parasitische Formen, ist aber auch bei vielen anderen zu beobachten. So kann die Strandfliege *Coelopa frigida* je nach Nahrungsmenge zwischen 2,5 und 10,5 mm lang werden. Die kleinsten Individuen können mit den grössten ohne weiteres kopulieren, natürlich ist die Eizahl bei kleinen und grossen Individuen unterschiedlich. Mit dieser unterschiedlichen Grösse sind Färbungs- und Beborstungsdifferenzen korreliert (REMMERT 1955).

Wichtiger ist die Frage nach unterschiedlicher Qualität des Futters. Hier sind im Augenblick zwei grundsätzlich verschiedene Dinge zu trennen. In Wirklichkeit ist

diese Trennung vermutlich nicht so scharf, sie lässt sich jedoch bei den augenblicklichen Befunden gut aufrechterhalten.

Manche Tieren wachsen bei den verschiedensten Futtersorten ausgezeichnet. Sie brauchen jedoch zur Erlangung der Geschlechtsreife eine ganz spezifische Futtersorte. Dabei genügt es, wenn diese relativ spät dem bereits grossen Tier gegeben wird. So wachsen Seepocken (*Balanus*) ausgezeichnet heran bei irgendwelcher undifferenzierten Detritusnahrung. Sie sind äusserlich dann nicht von normalen Balaniden zu trennen. Zur Erreichung der Geschlechtsreife ist es jedoch nötig, dass sie ganz spezifische planktonische Diatomeen erhalten. Meeresasseln der Gattung *Idothea* lassen sich genauso mit den verschiedensten Futterarten aufziehen. Geschlechtsreif werden sie jedoch nur, wenn sie bestimmte Grünalgen erhalten (JANSSON 1967). Mit Hilfe dieses Mechanismus wird eine ungefähre zeitliche Synchronisation in der Fortpflanzung der Tiere erreicht. Man könnte die unbekanntesten wesentlichen Stoffe als Zeitgeberstoffe bezeichnen. Pollen enthalten relativ grosse Mengen an Sexualhormonen und beeinflussen so möglicherweise die Fortpflanzungszeit blütenfressender Säugetiere (z. B. TAST & KALELA 1971). Raupen des Segelfalters (*Iphidicles*) gehen in Diapause, wenn ihnen altes oder Herbstlaub zur Nahrung geboten wird (WOHLFAHRT 1957).

Während in diesem Fall offenbar wirklich in der Nahrung eine Art Zeitgeberstoff enthalten ist, kann es sich bei der Mücke *Aedes triseriatus* um etwas anderes handeln. Bei undifferenzierten Mangeldiäten im vierten Larvenstadium gehen die Tiere unter Kurztag in Dormanz. Bei einer Vollnahrung bleibt die Dormanz aus. Bei Mangeldiäten ist die Entwicklung langsamer und die Tiere sind in dem empfindlichen Stadium daher länger dem photoperiodischen Einfluss ausgesetzt. Wir haben hier also eine Art kumulative Dormanzinduktion vor uns (CLAY & VENARD 1972).

Auch bei dem Rädertier *Asplanchna* gibt es einen vergleichbaren Mechanismus. Erhalten Kulturen dieses Rädertieres als Nahrung nur Pantoffeltiere (*Paramecium*), so pflanzen sich die Rädertiere stets parthenogenetisch fort. Gibt man als Nahrung jedoch zusätzlich Grünalgen (*Chlamydomonas* oder *Euglena*), so tritt zusätzlich bisexuelle Vermehrung auf. Das entscheidende Agens ist ein in Pflanzen enthaltenes Neutralfett und zwar Alpha-Tocopherol (GILBERT 1968a, 1968b).

Diesen Zeitgeberstoffen stehen andere gegenüber, die für das normale Wachstum und die normale Fortpflanzung Bedeutung haben. Dieses Kapitel ist vor allen Dingen bei der Entwicklung synthetischer Diäten von einer sehr grossen Anzahl von Forschern angegangen worden. Ich beschränke mich daher auf ganz wenige Beispiele.

Ein Stamm der bereits genannten Strandfliege *Coelopa frigida* braucht zum normalen Wachstum faulende Braunalgen und faulendes tierisches Eiweiss. Eine genauere Analyse der einzelnen Komponenten ergab folgendes: Entwicklungsfähige Puppen lieferte in vernünftigem Masse nur die Gabe von Braunalgen (*Fucus*) und tierischem Eiweiss. Etwas schlechtere Resultate erhielt man, wenn der getrocknete *Fucus* in destilliertem Wasser extrahiert wurde und mit einem mit Salzwasser versetztem Extrakt aus Brennesselpulver wieder aufgeweicht wurde. Noch schlechter waren die Resultate, wenn anstelle des *Fucus* Brennesselpulver gegeben wurde, welches in destilliertem Wasser extrahiert und dann mit Fucusextrakt wieder angesetzt wurde. Nahezu parallel läuft die Kurve der gleichen Stoffe jedoch ohne tierisches Eiweiss. Diese Kurve zeigt jedoch ein eindeutig schlechteres Resultat. Erstaunlicherweise leben Larven ohne tierisches Eiweiss länger als solche mit tierischem Ei-

weiss. Für einen solchen Detritusfresser ist also schon eine sehr spezifische Nahrung notwendig. Noch deutlicher wird das bei phytophagen Tieren. Die Heuschrecke *Melanoplus mexicanus* gilt als Tier, welches bei nahezu jeder Pflanzennahrung gedeiht. Das tut sie auch: am besten aber gedeiht sie, wenn ihr eine Mischkost aus verschiedenen Pflanzen geboten wird. Faktisch das gleiche Resultat wurde auch für den Goldafter (*Euproctis*) erarbeitet. Andere Insekten gedeihen auf bestimmten Pflanzen etwas besser als auf anderen (BÖHME 1960). Die Stoffe, die sich günstig auf die Entwicklung der Heuschrecke auswirken, lassen sich weitgehend durch Wasser aus den Pflanzen extrahieren und dann in eine synthetische Diät eingeben (MULKERN & TOCZEK 1972). Damit sind wir unmittelbar an einer rein synthetischen Diät angelangt. Eine solche ist bisher nur bei sehr wenigen Tieren möglich. Eine genaue Darstellung wird den Rahmen dieses Referates sprengen. Hingewiesen sei vor allen Dingen auf die Arbeiten von ERHARD, KUNKEL & MITTLER über den Stoffbedarf von Pflanzensaugern. Diese Tiere brauchen ein sehr genau abgestimmtes Nahrungsangebot im Pflanzensaft. Sie können zwar bei abweichenden Verhältnissen relativ lange hungern, aber für ihre Entwicklung ist ein zuviel eines Stoffes genauso schädlich wie ein zuwenig. Diese Tatsache lässt sich verhältnismässig leicht bei verschiedensten Tieren nachweisen. So haben wir in unserem Institut Grillen (*Gryllus bimaculatus*) mit synthetischen Diäten gefüttert und hier den Gehalt der Fette und Proteine verändert. Die Tiere gedeihen am besten bei einer Nahrung, die in der Trockensubstanz etwa 35% Proteine enthält. Deutlich höhere oder deutlich tiefere Werte gestatten nur ein schlechtes oder schliesslich gar kein Wachstum. Ähnlich bessere Wachstumsergebnisse mit proteinreicher Nahrung erzielte SCHRAMM bei Schaben. Auf der anderen Seite kann ein geringes zuviel an Proteinen leicht schädliche Wirkungen haben, die sich in geringer Lebensdauer und hoher Mortalität äussern. Ein entsprechend geringes Minderangebot an Proteinen wirkt sich dagegen kaum aus (MERKEL). Auch Pflanzenfressern (Käfern und Schmetterlingen), denen von verschiedenen Untersuchern in der synthetischen Diät der Proteingehalt erhöht wurde, gediehen nur schlecht. Auch Räuber sind in ihren Ansprüchen sehr viel spezifischer als man normalerweise anzunehmen geneigt ist. Die Schlupfwespe *Trichogramma* kann sich in Bettwanzeneiern nur entwickeln, wenn diese Bettwanze mit Menschenblut gefüttert wurde, nicht aber, wenn sie Schweineblut erhielt. Für Wanzen der Gattung *Anthocoris* haben verschiedene Beutetiere sehr unterschiedliche Qualität (ANDERSON 1962).

Eigentlich ist das alles gar nicht so leicht einzusehen. Ein zuviel an Proteinen könnte leicht desaminiert werden und zum Teil über die malpighischen Gefässe exkretiert, zum anderen in den Zitronensäurezyklus eingeschleust werden. Ein zuwenig an bestimmten Fetten, Aminosäuren oder Spurenstoffen müsste sich durch allgemeine Erhöhung der Nahrungsmenge (Hyperphagie) ausgleichen lassen. Da aus dem Darm sowieso selektiv aufgenommen wird, könnten zuviel gefressene Stoffe sowieso unverwertet direkt wieder ausgeschieden werden. Wir fragen uns also, ob Kompensationen möglich sind. Das ist tatsächlich in der verschiedensten Weise der Fall. Ein Teil der Zeitgeberstoffe kann durch abiotische Faktoren ersetzt werden. So geht der Segelfalter auch in Diapause, wenn er trotz frischen Futters unter Kurztag gehalten wird. Wenn der Mehrstrandassel *Ligia oceanica* ein ideales Substrat und ein günstiger Salzgehalt im Trink- und Badewasser geboten wird, kann die Nahrung nahezu beliebig variiert werden. Gibt man aber ein ungünstiges Substrat oder einen ungünstigen Salzgehalt im Wasser, so ist eine günstige Nahrung notwendig. Einer

dieser drei Faktoren kann also stets im Pessimum sein, zwei müssen optimal sein (REMMERT 1967). In manchen Fällen lässt sich eine ungünstige Nahrung durch eine günstige Temperatur kompensieren. Bei manchen Fliegenmaden kann sogar die bekannte Temperaturabhängigkeit der Entwicklung durch spezifische Futterarten umgekehrt werden (HOUSE 1972). SCHRAMM (1972) konnte Käfer und Schmetterlinge bei einer Nahrung züchten, die als Kohlenhydrate nur Cellulose enthielt. Offenbar konnten hier symbiotische Bakterien im Darm eine Aufbereitung dieser sonst unverdaulichen Substanz erzielen. Das gelang jedoch nur bei Temperaturen von mehr als 13°. Bei tieferen Temperaturen funktionierte das System nicht mehr. Es funktionierte ebenfalls nicht, wenn der Nahrung Aureomycin zugesetzt wurde.

Allerdings sind diese Ergebnisse nicht allgemein gültig: Notwendig ist, dass die Tiere überhaupt noch genügend Nahrung bei Temperaturen unter etwa 13° C aufnehmen. Ist das nicht der Fall, wird man die Differenz nicht nachweisen können. Das gilt etwa für die Feldgrille (*Gryllus*). Aber auch hier lässt sich Nahrung, die ganz geringfügig vom Optimum abweicht, durch besonders günstige Temperatur kompensieren (STOCKMEIER 1973). Grosse Bedeutung haben derartige Kompensationen in der praktischen Tierhaltung gewonnen. Bei der Möglichkeit, verschiedene stickstoffhaltige Produkte billig in Massen herzustellen, erschien es reizvoll, Haustieren diese Produkte als Ersatz für Proteine anzubieten (Zusammenfassung SCHENKE 1969, vergl. auch LINTERN-MOORE 1973). Vor allen Dingen Wiederkäuer produzieren ja aus kleinen stickstoffhaltigen Verbindungen mit Hilfe ihrer Symbionten Proteine. Dementsprechend gelang es der Arbeitsgruppe von VIRTANEN, die Produktion von Kuhmilch zu erreichen bei vollständig protein- und aminosäurefreier Ernährung: Als Stickstoffquelle dienten Harnstoff und Ammoniumsalze. Inzwischen hat sich gezeigt, dass auch monogastrische Säugetiere zumindest mit Eiweissaustauschstoffen — nämlich Ammoniumsalzen — und relativ geringer Zugabe der essentiellen Aminosäuren am Leben gehalten werden können. Entsprechende Versuche an Insekten scheinen bisher nicht durchgeführt zu sein. Ob allerdings eine Diät, die etwa eine essentielle Aminosäure in zu geringer Menge enthält, die sonst aber günstig ist, durch entsprechende Hyperphagie zu einer Volldiät aufgewertet werden kann, ist unsicher. Meist scheint die Nahrungsmenge nur über den Energiebedarf geregelt zu werden. Echte Hyperphagie im angedeuteten Sinne kommt wohl nur bei Pflanzensaugern regelmässig vor.

## 2. Bedeutung dieser Resultate für das Freiland.

Dass allgemeine Nahrungsverknappungen im Freiland auftauchen können, wird uns jetzt allen gerade sehr bewusst. Vor der peruanischen Küste hat in den letzten 15 Jahren ein massiver Raubbau stattgefunden und alljährlich wurden etwa 10 Mill. to Anshovis gefischt, das sind 22% der gesamten Weltfischereierträge. Ganz plötzlich ist der Fang auf 1 Mill. to gesunken. Die Gründe dieses Zusammenbruchs liegen erstens in der Überfischung und zweitens in einer einmaligen — aber auch sonst gelegentlich vorkommenden — Änderung im Verlauf des Humboldtstromes: Dieser verlagerte sich in tiefere Wasserschichten und sein nahrungsreiches Wasser konnte nicht von Planktonalgen ausgenutzt werden. Der durch die Überfischung dezimierte Bestand der Fische wurde so nocheinmal massiv geschädigt. Er wird nun sehr lange brauchen bis er sich regeneriert hat — falls man ihn zur Regeneration über-

haupt kommen lässt. Hier zeigt sich eine Nahrungsverknappung in doppelter Form. 1. für den Fisch, der nur zum sehr geringen Teil die Nahrungsverknappung überleben konnte, und 2. für die dahinter liegende Nahrungskette, für die Guanovögel (Rückgang auf weniger als  $\frac{1}{2}$ !) und für uns Menschen. Denn die Fischereierträge gingen ja fast hundertprozentig in die Fischmehlfabriken; die Schweinemästereien auf der ganzen Erde wurden mit Fischmehl aus Peru versorgt. Die Futterpreise auf der Erde sind ganz plötzlich auf das drei- bis vierfache geschnellt und wir merken das an unseren Speisekarten (IDYLL 1973).

Ein anderes Beispiel: Winterfütterungen für Rehe und Rothirsche können den Bestand dieser Tiere konstant erhöhen. Wir bringen sie damit über die futterarme knappe Zeit des Winters und des Frühjahrs hinweg. Tierarten, die nicht an Winterfütterungen gehen, aber letztenendes von der gleichen Nahrung leben wie Rothirsche und Rehe, müssen nun verhungern. Bevor Rothirsche und Rehe an die Winterfütterung gehen, vernichten sie die wenige Nahrung, die im Winter und Frühjahr überhaupt da ist. So ist vielleicht das Verschwinden des Auerhuhns aus vielen Revieren zu erklären (REMMERT 1973). Ähnliche Probleme zeichnen sich an Wasserstellen in Afrika ab. Vögel und Säugetiere sind für Raubtiere sehr häufig trotz theoretisch hoher Dichte nicht greifbar: Die ein Territorium besitzenden Tiere kennen dieses so genau, dass sie jede Veränderung sofort merken und daher faktisch nie von einem Raubtier überrascht werden. Nur die Überschusstiere, die kein Territorium bekommen haben und von allen Revierbesitzern an den Grenzen des Territoriums angefeindet werden, Tiere also, die sowieso übrig sind, stehen normalerweise für Raubtiere zur Verfügung (z.B. WATSON 1965). Diese paar Worte – sträflich schematisiert – mögen für die Wirbeltiere genügen.

Bei Pflanzenfressern kommen, wenn auch selten, ähnliche Verhältnisse vor. Im Jahre 1971 erschienen die Maikäfer in Erlangen früher als die Blätter der Laubbäume. Ein grosser Teil war bereits verhungert, als die Laubbäume zu treiben begannen. Auf solche Weise kann eine zweite Massenvermehrung durch eine vorhergehende einer anderen Art zum Zusammenbruch gebracht werden.

Wichtiger aber sind Befunde über unzureichende Qualität der Nahrung. Wir beginnen mit einem etwas merkwürdigen Beispiel: Viele frostharte Vögel verlassen die Taiga in der kalten Jahreszeit, obwohl ihnen genügend Nahrung zur Verfügung steht. Die Gründe liegen wahrscheinlich darin, dass ihnen ein spezieller Faktor während des schneereichen Winters fehlt. Diese Vögel brauchen kleine Steine, die bei der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung im Magen helfen. Im schneereichen Gebiet sind aber solche Steine nicht mehr erhältlich, die Nahrungsqualität ist damit entscheidend beeinflusst und die Tiere müssen zu Zugvögeln werden (MEINERTZHAGEN 1954). Herbstliche Blätter scheinen ganz allgemein für Tiere schlechter verwertbar zu sein als frisches Grün. Die Entwicklung wohl aller herbivoren Insekten ist auf herbstlichen oder älteren Blättern stark verlängert. Die Mortalität von Schwammspinnerraupen an Frühjahrsblättern ist 7%, an Sommerblättern 12% und an Herbstblättern 88%. Die negative Wirkung von Monokulturen auf polyphage Insekten steht nach den Experimentalbefunden über die Benötigung verschiedener Nahrungspflanzen ausser Zweifel.

Bei Rentieren (Rangifer) wird immer Flechtennahrung für den Winter angegeben. Flechten aber sind extrem nährstoffarm und reichen nicht für eine Erhaltung des Rentiers aus. Dennoch scheint in manchen Gegenden – etwa Südnorwegen – der Flechtenbestand im Winter für Rentiere notwendig zu sein. Hier wäre zu prüfen,

ob durch Hyperphagie oder durch eine winterliche Erniedrigung des Nahrungsbedarfs die Überbrückung gewährleistet wird (REMMERT 1973).

Schliesslich sind keineswegs alle Pflanzen einer Art aus der gleichen Zeit gleichmässig für Tiere verwertbar. Bei *Pbalaris arundinacea* gibt es Stämme, die spezifische Alkaloide enthalten. Diese Stämme werden von weidenden Säugetieren normalerweise gemieden. Zwingt man sie, diese Stämme zu fressen, so nehmen sie ab, werden blind oder bringen abnorme Junge zur Welt. Alkaloide mögen als Schutz gegen polyphage Tiere nützlich sein, monophage Arten dagegen können parallel zur Entwicklung der Pflanzeninhaltsstoffe eine entsprechende Resistenz entwickeln und nicht nur das: Schliesslich erkennt der Pflanzenfresser sehr leicht an bestimmten Alkaloiden seine spezifische Futterpflanze. Wenn man ihm spezielle Sinnesorgane extirpiert, lässt er sich auch mit anderen Pflanzen verwöhnen (WALDBAUER 1962). DOLINGER (1973) und Mitarbeiter haben hier nun einen entscheidenden Schritt weiter getan. An ausdauernden Lupinen in Colorado frisst der Bläuling *Glaucoopsyche lygdaemus*. Die Raupen befallen vor allen Dingen die Blüten der Lupinen. In Gegenden oder zu Zeiten, wo die Raupen nicht auftreten können, enthalten die Pflanzen faktisch keine Alkaloide. Pflanzen, die jedoch in für das Wachstum der Raupen günstigen Gebieten oder Zeiten existieren, enthalten sehr viele Alkaloide. Ihre Menge und Zusammensetzung unterscheiden sich von Pflanze zu Pflanze. Ihre Vererbung erfolgt offenbar polygen. Das hat eine nie vorhergesagbare Menge und Zusammensetzung der Alkaloide zur Folge. Auf derartige Verhältnisse kann sich ein Pflanzenfresser nicht einstellen. Die Raupen kommen daher immer nur an einzelnen Pflanzen vor, wo sie dann die Blüten bis zu 100% vernichten. Andere Pflanzen im gleichen Bestand bleiben völlig ungeschoren. Die Selektion wirkt ganz eindeutig in Richtung auf ein auch für den Pflanzenfresser unvorhersehbares Gemisch an Alkaloiden. Eine entsprechende Resistenz ist nicht evolvierbar. Die Schmetterlingsraupen nützen – wie die Ökosystemforschung gezeigt hat – nur wenige Prozent der Lupinenblüten aus. Aber: Sie nützen fast 100% der für sie verwertbaren Lupinenblüten aus.

Die Experimentalbefunde hatten gezeigt, dass eine sehr genau ausgewogene synthetische Diät notwendig ist für Wachstum und Entwicklung der Tiere. Ist eigentlich die Zusammensetzung auch nur einer Nahrungspflanze so konstant wie nach unseren synthetischen Diäten zu erwarten?

Tatsächlich lässt sich durch Düngung der Stickstoffgehalt im Gewebe steigern. Eine Fülle von Tieren erträgt diesen hohen Stickstoffanteil nicht, obwohl die Pflanze offenbar hervorragend wächst. An gedüngten Kiefern können Nonne und Kiefernspinner nicht entfernt so gut gedeihen wie an ungedüngten Kiefern. Heuschrecken der Gattung *Melanoplus* entwickeln sich am besten bei einem geringen Stickstoffgehalt in der Nahrungspflanze. Die Entwicklung der Eier und die Zahl der Eier ist ebenfalls bei einem geringen Stickstoffgehalt am besten. Stickstoffgehalte in Pflanzen, die infolge Düngung sehr viel höher lagen, waren für die Heuschrecke schädlich. Ob dieses Prinzip allgemein gilt, lässt sich im Augenblick allerdings noch nicht sagen. Die Resultate erinnern an die Befunde von HAHN & ÄHNELT über die Fruchtbarkeit von Bullen auf Intensiv- und Extensivweiden (1972). Bei Blattkäfern und herbivoren Schmetterlingen konnte SCHRAMM (1972) keinen besonderen Einfluss hoher N-Gehalte finden.

Bei ganz oder teilweise räuberisch lebenden Formen können sehr komplizierte innerartliche Wechselwirkungen auftreten: Grillenlarven gedeihen bei hoher Popula-

tionsdichte am besten. Die zuerst gekommenen fressen ihre später erscheinenden Artgenossen und zeigen so ein ausserordentlich rasches Wachstum. So erreichen sie rechtzeitig vor der winterlichen Dormanz eine genügende Grösse und genügende Fettspeicherungen.

### 3. Zum Mechanismus der Nahrungswirkung.

Auch die Nachfolgegeneration kann noch durch die Nahrung der Eltern geschädigt sein. Bei *Hyphantria cunea* zeigten sich die schon beschriebenen ungünstigen Wirkungen von Herbstlaub auf die Entwicklung der Raupen. Raupen, die nur Herbstlaub zur Ernährung gehabt hatten, die sich also langsam und bei hoher Mortalität bis zum fertigen Insekt entwickelt hatten, legten voll fertile Eier. Zog man aus diesen die Folgegeneration bei sehr günstigem Futter auf, war nichts zu bemerken. Zog man sie jedoch wiederum bei ungünstigem Futter auf, so waren die Verluste sehr hoch. Wir haben also eine offenbar nicht ohne weiteres reparable Weitergabe von Wirkungen von einer Generation auf die nächste. Diese Tatsache führt uns noch einmal entscheidend weiter (MORRIS 1967).

Aufgenommene Nahrung wird nur zum Teil zu körpereigener Substanz umgebaut. Auch natürliche Stoffe können durch Generationen, und damit auch durch die Nahrungskette, weitergegeben werden und so Effekte an einer Stelle haben wo man sie nicht erwartet. Das gilt für Pflanzengifte genauso wie für normale Nahrungsstoffe, vor allen Dingen Fette. Marienkäferlarven leben von Blattlauslarven. Füttert man sie jedoch mit Blattlauslarven von Hollunder, so sterben sie, weil die Blattlauslarven aus der Blausäure verwandte Sambunigrin enthalten, welches mit der Nahrung aufgenommen wird und für Marienkäferlarven tödlich ist. Der polyphage Schmetterling *Plusia orichalcea* ist normalerweise für Schlupfwespen ein geeigneter Wirt. Zieht man die Raupen jedoch auf Tabak auf, so stirbt der Parasit aufgrund des Nikotingehaltes der Raupe. Der Raupe macht das Nikotin keinen Schaden.

Von allgemeiner Bedeutung ist die Weitergabe von normalen Nahrungsstoffen, vom Futter auf das Tier und evtl. weiter durch die Nahrungskette. So lässt sich aufgrund der Aminosäuren im Körper der Larven von *Choristoneura fumiferana* sagen, ob diese Larven an Fichte oder Tanne gefressen haben: Sie übernehmen einen Teil der Aminosäuren unverändert in ihren Körper (DURZAN & LOPUSPHANSKI 1968). Besonders bekannt ist jedoch die Weitergabe von Fetten in der Nahrungskette, wie sie von FARKAS, HERODEK und KAYAMA untersucht wurde. Danach sind im Plattensee während des Sommers und Winters verschiedene Algen vorhanden, die verschiedene Fettsäuren besitzen. Die winterlichen Algen haben Fettsäuren mit einem niedrig liegenden Schmelzpunkt, sie sind hoch ungesättigt. Diese Algen werden von Copepoden gefressen, die Copepoden verlängern die Fettsäuren, scheinen jedoch den Grad der Sättigung nicht wesentlich zu verändern. Dementsprechend besitzen auch sie im Winter hochungesättigte, im Sommer weitgehend gesättigte Fettsäuren. Das gleiche geschieht bei den Fischen, die damit temperaturabhängig im Winter grössere Mengen von Ölen enthalten, im Sommer feste Fette. KAYAMA und Mitarbeiter konnten diesen Befund in einer Modellnahrungskette aus *Chaetoceras*, *Artemia* und *Lebistes* weitgehend bestätigen. Allerdings sind solche nahrungs- und temperaturabhängigen Änderungen in der chemischen Zusammensetzung des Tierkörpers vor allem bei Speicherstoffen und weniger bei Strukturstoffen zu erwarten. Bei Schnecken (*Cepaea*), wo Fett kein Reservestoff zu sein scheint, konnten HOST & ZANDEE (1973) kein nahrungsabhängiges Fettsäu-

respektrum ermitteln. Bei Tieren mit nahrungsabhängigem Fettsäurespektrum kann durch die Diät die Hitzetoleranz gesteigert werden: Überwiegend ungesättigte Fettsäuren in der Diät und damit im Tierkörper führen zu erstaunlicher Fähigkeit - im Ertragen hoher Temperaturen (HOUSE *et al.* 1958, MUNSON 1953).

Aus all dem ergibt sich die Frage, wie nun eine abweichende Nahrungszusammensetzung eigentlich überhaupt physiologisch auf das Tier wirkt. Diese Frage lässt sich in meinem Referat nicht mehr diskutieren. Ich muss hier auf die Zusammenfassung von JOHANSON und auf die Arbeiten von ERHARD, KUNKEL, und MITTLER hinweisen. Ganz sicher lässt sich der Einfluss einer Mangeldiät nicht mit einem Patentrezept beschreiben. Nur ein paar Worte über die ökologische Relevanz seien hier gegeben:

- a. Auch bei einer sehr mangelhaften Diät braucht das Wachstum von Insektenlarven nicht eingeschränkt zu werden. Viele wachsen vermutlich in Folge ihrer Wachstumshormone zunächst sehr stark weiter. Die Gewichtszunahme ist dann aber lediglich auf eine Vergrößerung des Wassergehalts zurückzuführen. Ganz plötzlich, unter Umständen viele Tage nach Einsetzen der Mangeldiät hört dann das Wachstum auf.
- b. Andere Insekten liefern sehr viel schneller sehr viel kleinere Imagines als unter Optimalnahrung.
- c. Besonders betroffen bei allen Tieren sind natürlich die Weibchen, während die Männchen bei der relativ geringen Spermaproduktion mit wenig Nahrung auskommen vermögen.

#### 4. Schlussfolgerung

Nahrung ist zwar immer in reichlicher Menge vorhanden, nur ob das Tier sie nutzen kann, das ist die Frage. Vielfach fehlen Cofaktoren, vielfach ist die Nahrung nicht auffindbar, vielfach ist sie giftig. So gerät das Tier immer stärker unter Nahrungsmangelbedingungen. Das zeigt sich unter anderem in seinem Chemismus. Die Weitergabe von Stoff und Energie im Ökosystem muss unter diesem Gesichtspunkt gesehen werden. All diese Untersuchungen sind unerlässlich, wenn wir Vorhersagen über den Energiefluss im Ökosystem machen wollen. Wenn wir nicht exakt wissen, warum eine Tierart nur einen so bescheidenen Teil der ihr offenbar zur Verfügung stehenden Nahrung ausnutzt, sind Vorhersagen nicht möglich: Dann kann eine Massenvermehrung all unsere Arbeit Lügen strafen. Erst das Wissen um das Warum macht eine Vorhersage in der Ökosystemforschung sinnvoll.

#### LITERATUR

- ANDERSON, N.H. (1962): Growth and Fecundity of *Anthocoris* ssp. reared on various prey (Heteroptera: Anthocoridae). *Ent.exp. & appl.* 5: 40–52.
- BÖHME, H. (1960): Der Einfluss der Wirtspflanze auf das Vermehrungspotential des weissen Bärenspinners (*Hyphantia cunea* Drury). Intern.Congr.Ent.XI, Wien, 2: 6–10.
- CLAY, M.E. & VERNARD, E.E. (1972): Larval diapause in the mosquito *Aedes triseriatus*: effects of diet and temperature on photoperiodic induction. *J.Insect Physiol.* 18: 1441–1446.
- d'OLEIRE, W. (1973): Versuche über die ökologische Bedeutung von Mäusen in terrestrischen Ökosystemen. Diplomarbeit Erlangen.
- DOLINGER, P.M., EHRLICH, P.R., FITCH, W.L. & BREEDLOVE, D.E. (1973): Alkaloid and predation patterns in colorado lupine populations. *Oecologia* 13: 191–210.
- DURZAN, D.J. & LOPUSHANSKI, S.M. (1968): Free and bound amino acids of spruce budworm larvae feeding on balsam fir and red and white spruce. *J.Insect Physiol.* 14: 1485–1497.
- EHRHARDT, P. (1968): Die Wirkung verschiedener Spurenelemente auf Wachstum, Reproduktion und Symbionten von *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Aphidae, Homoptera, Insecta) bei künstlicher Ernährung. *Z.vergl.Physiologie* 58: 47–75.

- EHRHARDT, P. (1968): Der Vitaminbedarf einer siebröhrsaugenden Aphide, *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Homoptera, Insecta). *Z. vergl. Physiologie* 60: 416–426.
- EHRHARDT, P. (1968): Einfluss von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von Säfte saugenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten. *Z.f. Parasitenkunde* 31: 38–66.
- EHRHARDT, P. (1968): Some aspects on the nutritional role of endosymbiontes in the aphid *Neomyzus circumflexus* Buckt. XIII International Congress of Entomology Moscow.
- EHRHARDT, P. (1969): Die Rolle von Methionin, Cystein, Cystin und Sulfat bei der künstlichen Ernährung von *Neomyzus (Aulacorthum) circumflexus* Buckt. (Aphidae, Homoptera, Insecta). *Biol. Zbl.* 88: 335–348.
- EHRHARDT, P.: Untersuchungen zum Nahrungsbedarf einer Siebröhrensaugenden Aphide und die Bedeutung ihrer Endosymbionten für die Ernährung. XXII. Internationaler Bienenzüchterkongress.
- FARKAS, T. & HERODEK, S. (1960): Seasonal changes in the fat contents of the crustacea plankton in lake Balaton. *Annal. Biol. Tibany* 27: 3–7.
- FARKAS, T. (1964): The effect of environmental temperatures on the fatty acid composition of crustacean plankton. *J. Lipid Research* 5.
- FERKAU, G. (1972): Das Wachstum der Larven von *Gryllus bimaculatus* in Anhängigkeit von Futter und Temperatur. Staatsexamenarbeit Erlangen.
- GILBERT, J.J. (1968): Dietary control of sexuality in the rotifer *Asplanchna brightwelli* Gosse. *Physiological Zoology* 41.
- GILBERT, J.J. (1968): Alpha tocopherol control of sexuality and polymorphism in the rotifer *Asplanchna*. *Science* 159: 734–736.
- HAHN, J. & AEHNELT, E. (1972): Die Fruchtbarkeit der Tiere als biologischer Indikator für Umweltbelastungen. Tagungsbericht der Gesellschaft für Ökologie, Giessen.
- HERODEK, S. & FARKAS, T. (1960): Changes in the composition of fatty acids in *Bombyx mori* L. in the course of ontogeny. *Annal. Biol. Tibany* 27: 9–14.
- HOFFMANN, K.H. (1973): Der Einfluss der Temperatur auf die chemische Zusammensetzung von Grillen (*Gryllus*, Orthopt.). *Oecologia* 13: 147–175.
- HORST, van der, D.J. & ZANDEE, D.I. (1973): Invariability of the composition of fatty acids and other lipids in the pulmonate land snail *Cepaea nemoralis* (L) during an annual cycle. *J. Comp. Physiol.* 85: 317–326.
- HOUSE, H.L., RIORDAN, D.F. & BARLOW, J.S. (1958): Effects of thermal conditioning and of degree of saturation of dietary lipids on resistance of an insect to a high temperature. *Can. Journ. of Zoology* 26, 5.
- HOUSE, H.L. (1972): Inversion in the order of food superiority between temperatures effected by nutrient balance in the fly larva *Agria housei* (Dipt. Sarcophagidae). *Canad. Ent.* 104: 1559–1564.
- IDYLL, C.P. (1973): The anchovy crisis. *Scientific American* 228, 6: 22–30.
- JANSSON, A.M. (1967): The food-web of the *Cladophora*-belt fauna. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 15: 574–588.
- JOHANSSON, A.S. (1964): Feeding and nutrition in reproductive processes in insects. Symposium Royal Entomological Society, London 2: 45–53.
- KAYAMA, M., TSUCHIYA, Y. & MEAD, J.F. (1973): A model experiment of aquatic food chain with special significance in fatty acid conversion. *Bull. Jap. Society of Scientific Fisheries*, 29, 5.
- KLEIBER, M. (1967): Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Parey Hamburg/Berlin.
- KUNKEL, H. & MITTLER, T.E. (1971): Einfluss der Ernährung bei Junglarven von *Myzus persicae* (Sulz.) (Aphididae) auf ihre Entwicklung zu Geflügelten oder Ungeflügelten. *Oecologia* 8: 110–134.
- LINTERN-MOORE, S. (1973): Utilisation of dietary urea by the Kangaroo island wallaby *Proteinodon engienii*. *Comp. Biochem. Physiol.* 46 A: 345–351.
- MERKEL, G. (1973): Der Einfluss verschiedener Diäten auf den Stoffhaushalt von *Gryllus bimaculatus* bei zwei konstanten Haltungstemperaturen. Diplomarbeit Erlangen.
- MORRIS, R.F. (1967): Influence of Parental Food Quality on the Survival of *Hyphantria cunea*. *The Canadian Entom.* 99, 1.
- MULKERN, G.B. & TOCZEK, D.R. (1972): Effects of plant extracts on survival and development of *Melanoplus differentialis* and *M. sanguinipes* (Orthoptera Acrididae). *Ann. ent. Soc.*

- Amer.* 65: 662–671.
- MUNSON, S.C. (1953): Some effects of storage at different temperatures on the lipids of the american roach and on the resistance of this insect to heat. *Journ.Economic Ecology* 46: 657–666.
- REMMERT, H. (1955): Experimentelle Untersuchungen zur Taxonomie und Ökologie von *Coelopa frigida* FABR (Dipt. Coelopidae). *Kiel.Meereforsch.* 11: 244–249.
- REMMERT, H. (1967): Physiologisch-ökologische Experimente an *Ligia oceanica* (Isopoda). *Z.Morph.Ökol.Tiere* 59: 33–41.
- REMMERT, H. (1973): Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluss in terrestrischen Ökosystemen. *J.Ornithologie* 114, 227–248.
- SCHENKE, G. (1969): Zur Rolle von Nicht-Protein-Stickstoff in der Ernährung monogastrischer Tiere. *Z.Päd.Hochschl.Potsdam* 13: 4, 911–934.
- SCHRAMM, U. (1972): Temperature-food interaction in herbivorous insects. *Oecologia* 9: 399–402.
- SCHWERDTFEGER, F. (1963): Autökologie. Parey Hamburg/Berlin.
- STOCKMEIER, E. (1973): Der Einfluss von Cholesterin und Fettsäure in der Diät auf Wachstum, Vorzugstemperatur und Zusammensetzung der Lipidklassen von *Gryllus bimaculatus* bei zwei verschiedenen Haltungstemperaturen. Staatsexamensarbeit Erlangen.
- TAST, J. & O. KALELA (1971): Comparisons between rodent cycles and plant production in Finish Lapland. *Ann.Acad.Scient.Fenn.Ser. a IV* 186, 14 pp.
- VOGELANG, E. (1972): Wachstum von *Liogryllus campestris* in Abhängigkeit von konstanter und Wechseltemperatur und in Bezug auf verschiedene eiweiss- und kohlenhydratreiche Nahrung. Staatsexamensarbeit Erlangen.
- WALDBAUER, G.P. (1962): The growth and reproduction of maxillectomized tobacco hornworms feeding on normally rejected non-solanous plants. *Ent.exp.appl.* 5: 147–158.
- WATSON, A. (1965): A population study of Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. *J.Anim. Ecol.* 34: 135–172.
- WOHLFAHRT, T. (1957): Über den Einfluss von Licht, Futterqualität und Temperatur auf Puppenruhe und Diapause des mitteleuropäischen Segelfalters *Iphidicles podalirus* (L.). Ber. 8 Wander. dtsh. Entomologen 6–14.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. HERMANN REMMERT, II. Zoologisches Institut der Universität  
D 852 Erlangen.