

**Ökologie und Respiration ausgewählter arktischer
Bodenfischarten**

**Ecology and Respiration of selected Arctic Benthic Fish
Species**

Christian F. von Dorrien

**Ber. Polarforsch. 125 (1993)
ISSN 0176 - 5027**

Christian F. von Dorrien

Institut für Polarökologie, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel,

Wischhofstraße 1-3, Geb. 12, W-2300 Kiel 14, Bundesrepublik Deutschland

Printed version of a Ph. D. Thesis of the mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät of the
Christian-Albrechts-University of Kiel.

Druckfassung einer Dissertation für die mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät der
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
SUMMARY	i
ZUSAMMENFASSUNG	iii
1. EINLEITUNG.....	1
2. MATERIAL UND METHODEN	5
2.1. Die Untersuchungsgebiete	5
2.2. Probennahme.....	6
2.3. Bearbeitung der Proben.....	10
2.4. Hälterung.....	13
2.5. Respirationmessungen.....	15
2.5.1. Prinzip und Anforderungen	15
2.5.2. Versuchsaufbau.....	16
2.5.3. Versuchsdurchführung.....	20
3. FELDUNTERSUCHUNGEN.....	25
3.1. Ergebnisse	25
3.1.1. <i>Arteidiellus atlanticus</i>	25
3.1.2. <i>Arteidiellus uncinatus</i>	40
3.1.3. <i>Lycodes reticulatus</i>	43
3.2. Diskussion.....	51
3.2.1. <i>Arteidiellus atlanticus</i>	51
3.2.2. <i>Arteidiellus uncinatus</i>	55
3.2.3. <i>Lycodes reticulatus</i>	56
3.2.4. Die Unterschiede der untersuchten Arten im Vergleich zu anderen Fischarten	57
4. LABORUNTERSUCHUNGEN.....	60
4.1. Ergebnisse	60
4.1.1. Verhalten.....	60
4.1.2. Larvenökologie von <i>Arteidiellus atlanticus</i>	61
4.1.3. Wachstum	64
4.1.4. Respiration	65
4.2. Diskussion.....	73
4.2.1. Verhalten.....	73
4.2.2. Larvenökologie	74
4.2.3. Wachstum	76
4.2.3. Respiration.....	76
5. ZUSAMMENFASSENDER DISKUSSION UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DER ENERGETIK POLARER FISCHE	85
6. LITERATURVERZEICHNIS	90
ANHANG	

SUMMARY

The objective of this study was to clarify for selected arctic benthic fish species, whether a presumed slow growth rate is caused by an increased basic metabolic rate according to a "Metabolic Cold Adaptation" (*sensu* DUNBAR 1968) or by food scarcity (*sensu* CLARKE 1980). A combination of respiration measurements and field investigations was applied, to discuss the metabolic rates together with information about the mode of life of the species. The Cottidae *Artediellus atlanticus*, *Artediellus uncinatus* and the Zoarcidae *Lycodes reticulatus* were selected because they are frequent and widespread in the Arctic and because these species could be kept alive in aquariums in good condition.

Growth rate in the field, feeding guilds and state of maturity were determined in 474 specimens. Ageing of specimens was done by otolith reading. The specimens were caught by Agassiz- and bottomtrawls during expeditions with RV "Polarstern" to the shelf off Northeast Greenland (ARK 7/2; July, August 1990) as well as to the Barents Sea and the shelf areas surrounding Svalbard (ARK 8/2, EPOS 2; June, July 1991).

During both expeditions specimens were kept alive in a cooled laboratory container, and subsequently maintained at 0°C at the Institut für Meereskunde, Kiel. In the laboratory the specimens were fed ad libitum. Specimens of *A. atlanticus* and *L. reticulatus* and their food were weighed at regular intervals to determine the growth rates. Oxygen consumption and activity level were measured simultaneously in an Intermittent-Flow-Respirometer of the above three species and three additional *Lycodes* species. With this type of respirometer measurements could be run for several hours up to two days, without reducing the oxygen saturation in the measuring chamber below 90%. Continuous video recordings of the fish behavior in the chamber during the experiment enabled measurements of the oxygen consumption during phases without swimming activity and yielded realistic standard oxygen consumption rates.

The investigated specimens of *A. atlanticus* and *L. reticulatus* were separated into different populations according to the area they were caught. Both cottid species were very small. *A. uncinatus* reached maximum standard length of 54 mm. Maximum standard lengths for *A. atlanticus* ranged between 75 mm (Central Barents Sea Population) and 130 mm (N-Svalbard Population). Specimens of *L. reticulatus* grew up to standard lengths of 372 mm (NE-Greenland Population) and 275 mm (Barents Sea Population). Field data showed slow growth rates for all three species. Between the populations of *A. atlanticus* and *L. reticulatus* there were large differences in the growth parameters. The "Index of Growth Performance" (PAULY 1979), that combines the growth rate with the maximum weight, was low for most populations in comparison with other fish species, including antarctic species. Growth rates in the field and in the laboratory were consistent. This result is a validation of the growth rates determined by otolith reading.

Summary

The food of both *Arteidiellus* species consisted mainly of polychaetes, amphipods, bivalves and gastropods, while *L. reticulatus* fed mainly on decapods, fish and amphipods. Analysis of the reproductive state indicated, that *A. atlanticus* spawns from late summer to autumn. The gonadosomatic index of ripe females of this species was very high (33 to 51%), but the total number of eggs (40 to 140) was small due to their large diameter and the small size of the specimens.

More than one hundred specimens of arctic fish species were maintained for several years and some even spawned in the aquarium. Hence the development of eggs and larvae of *A. atlanticus* could be observed for one year. The eggs developed for more than 200 days at a temperature of 0°C. The larvae hatched at a very advanced stage and were similar to the adults in appearance and behaviour. The larvae grew very slowly with a rate of 0,02 mm per day. For the first time, the purely benthic life of the early stage of this species was verified.

Improved respiration chambers and measurement methods combined with activity recordings yielded very low respiration rates that correspond to standard metabolic rates. The relation between body weight and respiration rate was calculated for each species. Analyses of Covariance showed significant differences of the respiration rates between species. A specimen of *A. atlanticus* with 10 g body weight had a relative standard oxygen consumption of 12.5 mg oxygen per kg body weight and hour, while an individual of *L. reticulatus* with the same weight had a rate of 23.0 mg oxygen per kg body weight and hour.

The differences between the investigated species are discussed with respect to their specific modes of life and rates of activity and in connection to different hypotheses about the metabolic adaptation of polar fish. Growth rates in the field and standard oxygen consumption rates were combined using the "Balanced Equation" after WINBERG (1956). The results showed, that the higher standard metabolic rate of *L. reticulatus* compared to *A. atlanticus* is not an adaptation in the sense of a "Metabolic Cold Adaptation" but the result of a different mode of life.

ZUSAMMENFASSUNG

Ziel dieser Arbeit war es, für ausgewählte arktische Bodenfischarten zu klären, ob eine mutmaßlich geringe Wachstumsleistung durch einen erhöhten Grundumsatz im Sinne einer "Metabolic Cold Adaptation" (*sensu* DUNBAR 1968) oder durch ein knappes Nahrungsangebot (*sensu* CLARKE 1980) verursacht wird. Eine Kombination von Respirationsmessungen und Felduntersuchungen wurde angewendet, um die Stoffwechselraten im Zusammenhang mit der Lebensweise der Arten zu diskutieren. Die Arten *Arctiellus atlanticus*, *Arctiellus uncinatus* (Cottidae) und *Lycodes reticulatus* (Zoarcidae) wurden gewählt, da sie in der Arktis häufig und weitverbreitet sind. Außerdem ließen sich diese Arten gut im Labor halten.

Von insgesamt 474 Individuen der drei Arten wurden Wachstum im Feld, Nahrung und Reifezustand bestimmt. Die Altersbestimmung erfolgte mit Hilfe der Otolithen. Die Individuen stammten aus Agassiztrawl- und Grundschleppnetzfangen, die mit FS "POLARSTERN" während Expeditionen auf den Schelf vor Nordost-Grönland (ARK 7/2; Juli, August 1990) sowie in das Barentsmeer und auf dem Schelf um Svalbard (ARK 8/2, EPOS 2; Juni, Juli 1991) durchgeführt wurden.

Auf beiden Expeditionen wurden Individuen in einem gekühlten Laborcontainer am Leben erhalten und weiter in einem Kühllabor des Instituts für Meereskunde gehältert. Im Labor wurden die Fische ad-libitum gefüttert. Individuen von *A. atlanticus* und *L. reticulatus* und ihre Nahrung wurden in regelmäßigen Abständen gewogen um das Wachstum zu bestimmen. Der Sauerstoffverbrauch von einzelnen Individuen der drei obengenannten Arten sowie drei weiterer Arten der Gattung *Lycodes* wurde unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihres Verhaltens mit einer Anlage gemessen, die nach dem "Intermittent-Flow"-Prinzip arbeitete. Mit diesem Typ von Respirometer konnten die Messungen über mehrere Stunden bis zu zwei Tagen durchgeführt werden, ohne daß der Sauerstoff in den Versuchskammern unter 90% Sättigung absank. Kontinuierliche Videoaufzeichnungen des Verhaltens der Fische in den Versuchskammern während der Experimente ermöglichten Messungen des Sauerstoffverbrauches in Phasen ohne Schwimmaktivität und ergaben so realistische Standard-Sauerstoffverbrauchsraten

Die untersuchten Individuen von *A. atlanticus* und *L. reticulatus* wurden entsprechend ihren Fanggebieten in verschiedene Populationen getrennt. Die beiden Cottidenarten blieben sehr klein. *A. uncinatus* erreichte eine maximale Standardlänge von 54 mm. Die maximalen Standardlängen von *A. atlanticus* lagen zwischen 75 mm (Zentrale Barentsmeer-Population) und 130 mm (N-Svalbard-Population). Individuen von *L. reticulatus* wuchsen zu maximalen Standardlängen von 372 mm (NO-Grönland-Population) und 275 mm (Barentsmeer-Population). Die Felddaten ergaben für alle drei Arten geringe Wachstumsraten. Die Wachstumsparameter der jeweiligen Populationen von *A. atlanticus* und *L. reticulatus* wiesen große Unterschiede auf. Der "Index of Growth Performance" (PAULY 1979), der die Wachstumsrate mit dem maximalen Gewicht kombi-

niert, war für die meisten Populationen niedrig im Vergleich zu anderen Fischarten, einschließlich antarktischer Arten. Die Wachstumsraten im Feld und im Labor entsprachen einander. Dieses Ergebnis ist eine Validierung der mit Hilfe der Otolithen ermittelten Wachstumsraten.

Die Nahrung der beiden *Arctiellus*-Arten bestand vorwiegend aus Polychaeten, Amphipoden und beschalten Mollusken, während *L. reticulatus* hauptsächlich Decapoden, Fische und Amphipoden fraß. Die Reifeuntersuchungen zeigten, daß *A. atlanticus* im Spätsommer bis in den Herbst hinein laicht. Der Gonadosomatische Index laichreifer Weibchen dieser Art war mit 33 bis 51% sehr hoch, die Eizahlen von 40 bis 140 wegen des großen Durchmessers der Eier und der geringen Größe der Fische aber gering.

Über einhundert Individuen arktischer Fischarten wurden für mehrere Jahre erfolgreich gehältert, einige laichten sogar im Aquarium. Dadurch konnte die Ei- und Larvalentwicklung von *A. atlanticus* über ein Jahr verfolgt werden. Die Eier dieser Art benötigen bei 0°C eine Entwicklungszeit von über 200 Tagen. Die schlüpfenden Larven waren weit entwickelt und glichen im Aussehen und Verhalten den adulten Fischen. Die Larven wuchsen mit 0,02 mm pro Tag sehr langsam. Zum ersten Mal konnte die rein benthische Lebensweise der frühen Entwicklungsstadien dieser Art bestätigt werden.

Verbesserte Respirationskammern und Meßmethoden kombiniert mit Aktivitätsaufzeichnungen ergaben sehr niedrige Respirationsraten, die damit Standard-Stoffwechselraten entsprachen. Die Gewichtsabhängigkeit der Respirationsraten wurde für jede Art berechnet. Kovarianzanalysen zeigten signifikante Unterschiede im Standard-Stoffwechsel zwischen den Arten. Ein Individuum von *A. atlanticus* mit 10 g Körpergewicht hatte einen relativen Standard-Sauerstoffverbrauch von 12,5 mg Sauerstoff pro kg Körpergewicht und Stunde, während ein Individuum von *L. reticulatus* gleichen Gewichts einen relativen Standard-Sauerstoffverbrauch von 23,0 mg Sauerstoff pro kg Körpergewicht und Stunde hatte.

Die Unterschiede zwischen den untersuchten Arten werden unter Berücksichtigung ihrer jeweiligen Lebensweisen und Aktivitätsraten im Zusammenhang mit verschiedenen Hypothesen über die Stoffwechselanpassung polarer Fische diskutiert. Wachstumsraten im Feld und Standard-Sauerstoffverbrauchsdaten wurden mit Hilfe der "Balanced Equation" nach WINBERG (1956) kombiniert. Die Ergebnisse zeigten, daß die im Vergleich zu *A. atlanticus* höhere Standard-Stoffwechselrate von *L. reticulatus* keine Anpassung im Sinne einer "Metabolic Cold Adaptation", sondern Ausdruck einer unterschiedlichen Lebensweise ist.

1. EINLEITUNG

Die hocharktischen Meeresgebiete zeichnen sich durch ganzjährig niedrige Temperaturen, weitflächige Eisbedeckung und eine starke Saisonalität der Sonneneinstrahlung aus. Als hocharktisch gelten das zentrale Arktische Becken sowie die angrenzenden Gebiete, die stark durch Arktische Wassermassen beeinflusst werden (DUNBAR 1982). Dazu zählen auch der ostgrönländische Schelf und das nördliche Barentsmeer. Diejenigen Gebiete, in denen sich arktische mit atlantischen Wassermassen mischen, wie der Schelf westlich von Spitzbergen oder das südliche Barentsmeer, werden als subarktisch bezeichnet.

Programme zur Untersuchung der globalen Klimaveränderungen rücken die Arktis zunehmend in den Mittelpunkt der Forschung (BAKER 1986, HEMPEL 1989, JOHANNESSEN 1989, LONGHURST *et al.* 1989, MEINCKE 1989). Während Biologie und Ökologie von Phyto- und Zooplankton sowie benthischer Evertibraten in der Vergangenheit intensiver untersucht wurden, galt der arktischen Fischfauna, speziell der Bodenfische, bisher nur wenig Aufmerksamkeit (HEMPEL 1989).

Da das arktische Mittelmeer im Gegensatz zum antarktischen Ringozean nicht von den angrenzenden Gebieten durch Meeresströmungen oder tiefe Meeresgebiete isoliert ist (HEMPEL 1987, CARMACK & SWIFT 1990), wurde nach der Abkühlung im Pleistozän (DUNBAR 1982, THIEDE 1986) die Einwanderung von borealen Fischarten begünstigt. Andererseits kommen arktische Arten auch in tiefen und kühlen borealen Gewässern vor. Dies führt dazu, daß die Zahl endemischer Fischarten in der Arktis gering ist. Nach EKMAN (1953) wurden knapp 80 von weltweit ca. 23 000 Fischarten in der Arktis beschrieben, darunter 48 mit rein arktisch-subarktischem Verbreitungsgebiet. DUNBAR (1985) gibt die Zahl der Fischarten auf dem arktisch-nordamerikanischen Schelf mit 30 an. Nach MUUS (1981) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von 26 Fischarten auf den ostgrönländischen Schelf. Dies sind erheblich geringere Zahlen als die 280 Fischarten, die in der Antarktis vorkommen (ANDRIASHEV 1987). In subarktischen Gebieten nimmt die Zahl der Fischarten stark zu (DUNBAR 1982, 1985). Dies wird am Beispiel des Barentsmeeres deutlich, wo 150 Fischarten aus 52 Familien beschrieben sind (ANDRIASHEV 1954, WESLAWSKI *et al.* 1990). Ein Großteil dieser Arten sind jedoch boreale Einwanderer, die nicht in den hocharktischen nordöstlichen Gebieten des Barentsmeeres vorkommen.

Die meisten der arktischen Fischarten gehören zu den Familien der Cottidae, Zoarcidae und Liparidae, die vorwiegend benthisch leben (ANDRIASHEV 1954, DUNBAR 1985).

Unter den Zoarciden stellt die Gattung *Lycodes* die meisten Arten. Bei den Cottiden gehören viele Arten zur Gattung *Arrediellus*. Diese Bodenfische haben zwar keine kommerzielle Bedeutung, da sie meist klein bleiben und nur geringe Bestände bilden, sie spielen aber dennoch eine wichtige Rolle im arktischen Ökosystem (ATKINSON & PERCY 1992). So sind sie Bestandteil der Nahrung vieler arktischer Vogel- und Robbenarten (MCLAREN 1958, FROST & LOWRY 1980, FINLEY & EVANS 1983, LYDERSEN *et al.* 1989, FINLEY *et al.* 1990, LØNNE & GABRIELSEN 1992). Während aber die Verbreitung und Taxonomie dieser arktischen Bodenfische recht gut bekannt ist (z. B. JENSEN 1904, 1909, 1952a, 1952b, MCALLISTER 1962, MOROSOVA 1982), bestehen kaum Kenntnisse über ihre Biologie (BRISKINA 1939, ANDRIASHEV 1954, MCALLISTER *et al.* 1981, GREEN 1983, VAN GUELLEN 1986, ATKINSON & PERCY 1992). So wurde das Wachstum dieser Arten bisher nicht untersucht, folglich kann nur vermutet werden, daß die Wachstumsraten ähnlich niedrig sind wie bei vielen anderen polaren Arten.

Viele polare Fischarten bleiben klein und haben langsame Wachstumsraten. Dies führte DUNBAR (1968) auf einen erhöhten Grundstoffwechsel polarer wechselwarmer Tiere zurück, der weniger Energie für andere Aktivitäten wie Reproduktion und Wachstum übrig läßt. Einen relativ hohen Grundstoffwechsel als Anpassung an niedrige Temperaturen, heute als "Metabolic Cold Adaptation" (Abk.: MCA) bezeichnet, vermutete schon KROGH (1916) für polare wechselwarme Arten (CLARKE 1980). SCHOLANDER *et al.* (1953) beobachteten, daß bei den jeweiligen Habitattemperaturen die Stoffwechselraten arktischer Fischarten zwar drei- bis fünfmal niedriger als die tropischer Fischarten waren, aber dennoch höher als die auf die gleichen niedrigen Temperaturen extrapolierten Raten tropischer Fische. Erhöhte Stoffwechselraten fand WOHLISCHLAG (1960, 1963) auch bei antarktischen Fischarten.

HOLETON (1973, 1974) bezweifelte jedoch den ökologischen Nutzen eines erhöhten Standard-Stoffwechsel und konnte bei seinen Untersuchungen an einer Reihe von arktischen, meist benthischen Fischarten keine Erhöhung der Stoffwechselraten feststellen. Als Ursachen für die hohen Meßwerte von SCHOLANDER *et al.* (1953) und WOHLISCHLAG (1960, 1963) vermutete HOLETON (1974) methodische Gründe. Dazu gehörte eine zu kurze Akklimatisationsphase der Fische nach Fang und Einsetzen in die Respirationkammern sowie nach großen experimentellen Temperaturschwankungen. So stellten SAINT-PAUL *et al.* (1988) bei der antarktischen Art *Pogonophryne scotti* nach Einsetzen in die Respirationkammer während einer acht- bis zwölfstündigen Akklimatisationsphase zwei- bis viermal höhere Stoffwechselraten als normal fest. HOLETON (1974) bestätigte lediglich für Polardorsche (*Boreogadus saida*) die von SCHOLANDER *et al.* (1953) gemessenen Werte. Der Autor führte den relativ hohen Stoffwechsel jedoch eher

auf eine beobachtete große Spontanaktivität als auf eine Kaltadaptation des Stoffwechsels zurück.

Trotzdem wird die Hypothese einer MCA für polare Fische immer noch akzeptiert (BRETT & GROVES 1979, FORSTER *et al.* 1987, MACDONALD *et al.* 1987, WELLS 1986, 1987, SOMERO 1991). Viele der neueren Respirationmessungen ergeben zwar niedrigere Verbrauchsdaten als die von WOHLISCHLAG gefundenen Werte, sind aber immer noch doppelt- bis dreifach so hoch wie die auf niedrige Temperaturen extrapolierten Werte temperierter Fische. Bei der antarktischen Art *Lycodichthys dearborni* (Zoarcidae) fanden WOHLISCHLAG (1963) und WELLS (1986, 1987) dagegen sehr geringe Raten des Standard-Stoffwechsels. Neueste Untersuchungen von JOHNSTON *et al.* (1991) ergaben bei benthischen Fischarten aus der Antarktis, verglichen mit Arten gleichen Ökotyps aus gemäßigten und tropischen Breiten, keine erhöhten Stoffwechselraten und damit keine Hinweise auf eine MCA. Auf zellulärer und enzymatischer Ebene gibt es dagegen Anpassungen des Stoffwechsels an die kalten Temperaturen (u. a. JOHNSTON 1989, CROCKETT & SIDELL 1990, SOMERO 1991).

Eine andere Hypothese verneint eine MCA als ökologisch nicht sinnvoll und vermutet als alleinigen Grund für ein langsames Wachstum polarer wechselwarmer Arten, daß von einem Individuum pro Jahr insgesamt weniger Energie aufgenommen werden kann als von Individuen gemäßigter Breiten, da bedingt durch die starke Saisonalität den polaren Ökosystemen insgesamt weniger Energie zur Verfügung steht (EVERSON 1977a, CLARKE 1980, 1983, 1991). Diese Ansicht wird von KOZLOWSKI (1992) gestützt, der niedrige Wachstumsraten ebenfalls mit der begrenzten Verfügbarkeit von Nahrung begründet. Neuere Arbeiten zu Wachstum und Stoffwechsel antarktischer Fische zeigen, daß das Wachstum eher von ökologischen als von thermodynamischen oder energetischen Faktoren allein geprägt wird (HUBOLD 1992).

Die verschiedenen Hypothesen über die Anpassungen der Stoffwechselrate von Fischen an polare Bedingungen weichen also stark voneinander ab. Dafür sind sowohl methodische Gründe als auch eine fehlende Berücksichtigung des Ökotyps (pelagisch-benthisch; agil-träge) der verglichenen Arten verantwortlich. Bei Fischen besteht ein Zusammenhang zwischen der Lebensweise und dem Standard-Stoffwechsel: Aktive Arten tendieren dazu, höhere Standard-Sauerstoffverbräuche zu haben (WELLS 1987, CLARKE 1983, 1991, HUBOLD 1991). WELLS (1987) und SAINT-PAUL *et al.* (1988) forderten daher neue Messungen der Sauerstoffverbräuche mit geeigneten Anlagen für Langzeituntersuchungen, kombiniert mit besseren Kenntnissen über Biologie und Ökologie der untersuchten Arten.

In einem Ansatz, der Felduntersuchungen mit Respirationmessungen kombiniert, soll für arktische Bodenfischarten geklärt werden, ob eine mutmaßlich geringe Wachstumsleistung durch einen erhöhten Grundumsatz infolge einer MCA (*sensu* DUNBAR 1968) oder durch ein knappes Nahrungsangebot (*sensu* CLARKE 1980) verursacht wird. Gleichzeitig sollen die Kenntnisse über die Biologie und Ökologie dieser Arten vermehrt werden. Die Arten *Arctiellus atlanticus*, *Arctiellus uncinatus* (Cottidae) und *Lycodes reticulatus* (Zoarcidae) wurden wegen ihrer Häufigkeit und weiten Verbreitung in arktischen Gewässern gewählt. Außerdem ließen sich diese Arten gut im Kühlabor halten. Die Untersuchungen hatten drei Schwerpunkte:

Felduntersuchungen

Mit Hilfe der Otolithen sollen die Wachstumsraten der Arten im Feld bestimmt werden. Sind die Wachstumsraten niedrig, wie es für polare Fischarten im allgemeinen angenommen wird? Durch Mageninhaltsuntersuchungen soll festgestellt werden, ob die Arten unterschiedliche Nahrungspräferenzen aufweisen. Untersuchungen der Gonaden sollen Aufschluß über Laichzeitpunkt und Reproduktionsaufwand geben. Zeigen sich innerhalb der Arten regionale Unterschiede der populationsdynamischen Parameter, die auf die Trennung von Populationen schließen lassen?

Untersuchungen an gehälterten Individuen

Als Voraussetzung für ungestörte Respirationmessungen sowie Wachstumsversuche im Labor ist eine Langzeit-Hälterung unter kontrollierten Bedingungen nötig. Die Wachstumsraten der untersuchten Arten sollen im Labor bei maximalem Nahrungsangebot untersucht werden. Unterscheiden sich die Wachstumsraten im Feld und im Labor? Die Hälterung soll Erkenntnisse über verschiedene Aspekte des Verhaltens, wie Nahrungssuche und Fortpflanzung geben.

Respirationmessungen

Die Stoffwechselraten der drei untersuchten Arten sowie weiterer Arten der Gattung *Lycodes* sollen mit neuen Meßmethoden unter Berücksichtigung des Verhaltens gemessen werden. Dadurch sollen Verbrauchsraten über Phasen ohne Bewegungsaktivität gemessen werden, um so den Standard-Stoffwechsel zu ermitteln. Dabei soll die Frage einer MCA arktischer Bodenfischarten nicht auf rein physiologischer Ebene, also durch Messung des Stoffwechsels bei verschiedenen Temperaturen, untersucht werden. Es soll vielmehr festgestellt werden, ob und welche Unterschiede zwischen den ausgewählten arktischen Fischarten im Standard-Stoffwechsel bestehen. Zeigen die Standard-Sauerstoffverbräuche eine Erhöhung im Sinne einer MCA? Treten zwischen den Arten Unterschiede im Standard-Sauerstoffverbrauch auf? Gibt es Unterschiede in den Respirationraten bei Arten der gleichen Gattung?

Die Ergebnisse werden für jeden der drei Bereiche getrennt diskutiert. In einer zusammenfassenden Diskussion sollen dann die gefundenen Stoffwechselraten mit der Hilfe ausgewählter Ergebnisse der Biologie und des beobachteten Verhaltens interpretiert werden. Durch die Verknüpfung von Felddaten (Wachstum, Nahrung) mit Labordaten (Respiration, Wachstum, Verhalten) sollen die energetischen Grundlagen dieser arktischen Fischarten erforscht werden.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Untersuchungsgebiete

Der Schelf vor NO-Grönland

Das auf dem Nordost-Grönländischen Schelf untersuchte Gebiet nördlich von 78° Nord und westlich von 5° West gehört zur Fram-Straße, dem Meeresgebiet zwischen Grönland und Spitzbergen. Über diese tiefe Meerenge findet durch den Westspitzbergen-Strom (Einstrom von atlantischem Wasser) und durch den Ostgrönland-Strom (Ausstrom von arktischem Wasser) der hauptsächliche Austausch von Wassermassen zwischen atlantischem und arktischem Ozean statt (CARMACK & SWIFT 1990). Beschreibungen über Topographie und Wassermassen des untersuchten Schelfgebietes vor Nordost-Grönland finden sich bei BOURKE *et al.* (1987) und PIEPENBURG (1988). Das Gebiet wird von der BELGICA- und der OB-Bank bestimmt, die teilweise Wassertiefen von weniger als 50 m aufweisen. Die BELGICA-Bank ist nördlich (WESTWIND TROUGH), westlich (NORSKE TROUGH) und südlich (BELGICA DYB) von drei tiefen Gräben umgeben. Zur Framstraße hin fällt der Schelfabhang steil ab. In den Gräben reicht das warme Atlantische Zwischenwasser (0-3°C) bis dicht an das grönländische Festland heran. Nahe der Oberfläche zirkuliert ein antizyklonaler Wirbel des polaren Ostgrönland-Stromes (<0°C). Daraus ergibt sich, daß bis 200 m Wassertiefe am Boden Wassertemperaturen von unter 0°C, in tieferen Gebieten dagegen Temperaturen von über 0°C herrschen. Der Schelfabhang wird außerdem durch warmes Wasser des atlantischen Rückstromes beeinflusst. Das Untersuchungsgebiet ist in weiten Teilen von Eis bedeckt, dessen Ausdehnung aber großen saisonalen sowie jährlichen Schwankungen unterworfen ist. Nördlich von 80° Nord bildet sich in Küstennähe alljährlich eine große Polynya aus, das sogenannte "Northeast Water". Diese Polynya hatte zum Zeitpunkt der Untersuchungen im August 1990 eine Ausdehnung von annähernd der Größe Dänemarks. Im Bereich der Polynya ist die Produktivität im Plankton vermutlich durch Eiskanteneffekte gegenüber den umgebenden eisbedeckten Gebieten erhöht. (PIEPENBURG 1988).

Das Barentsmeer

Das Barentsmeer ist eines der Randmeere des Atlantischen Ozeans. Über 20% seiner Fläche von 1,5 Millionen Quadratkilometern werden von flachen Gebieten mit Tiefen von unter einhundert Metern eingenommen (ZENKEVITCH 1963). Das Gebiet westlich von Svalbard wird durch den Westspitzbergen-Strom beherrscht, der warmes atlantisches Wasser nach Norden transportiert und nördlich von Svalbard entlang des Schelfabhangs zum Nansenbecken unter die arktische Wassermassen absinkt (AAGAARD

1982, 1989). Der nördliche Teil des Barentsmeeres wird von arktischen Wassermassen bedeckt, mit Temperaturen von unter 0°C. Die Wassermassen im südlichen Teil werden durch den Norwegischen Küstenstrom gebildet mit Temperaturen meist über 6°C. Dort, wo sich atlantische und arktische Wassermassen treffen, liegt die ausgeprägte Polarfront. Die Eisbedeckung erreicht gewöhnlich im März oder April ihre größte Ausdehnung. Danach beginnt das Abschmelzen von Süden her und von Juli bis September gibt es wenig bis gar kein Eis im Barentsmeer, bevor ab Ende September erneute Eisbildung einsetzt. Die Primärproduktion findet, je nach Eisbedeckung, zwischen März und Oktober statt. Nördlich der Polarfront sinken 50-80% der Frühjahrsblüte direkt ab und dienen als Nahrung für das Benthos. Ein Großteil der Energie erreicht das Benthos also einmalig im Jahr während einer kurzen Zeitspanne (DRAGESUND & GJØSÆTER 1988).

2.2. Probennahme

Alle in dieser Untersuchung bearbeiteten Fische stammten von zwei Expeditionen mit FS "POLARSTERN" in die Arktis. Die Expedition ARK 7/2 fand von Mitte Juli bis Mitte August 1990 auf dem nordost-grönländischem Schelf statt. Die Expedition ARK 8/2 führte von Ende Juni bis Ende Juli 1991 rund um Svalbard (Spitzbergen-Archipel) und in das zentrale Barentsmeer. Berichte über die Fahrtverläufe beider Expeditionen finden sich bei KRAUSE (1991) und RACHOR (1992). Auf beiden Expeditionen kamen für den Fang der Fische zwei Geräte zum Einsatz:

- Das Agassiz-Trawl (AGT) hatte eine Öffnung von 3 m Breite und 1 m Höhe (Voss 1988). Die Maschenweite betrug 20 mm im vorderen Teil und 10 mm im Steert. Die Schleppgeschwindigkeit lag bei 1 kn, die Schleppdauer betrug ca. 15 Minuten.
- Das verwendete kommerzielle 140 Fuß Grundschleppnetz (GSN) besaß eine Öffnung am Grund von ca. 22 m und eine Maschenweite im Steert von 20 mm (EKAU 1988). Das Netz wurde am Grund für ca. 30 Minuten mit einer Geschwindigkeit von 4 kn geschleppt.

Auf beiden Expeditionen wurden die Schleppstrecken von AGT und GSN mit Hilfe des schiffseigenen hoch genauen Satelliten-Navigations-Systemes GPS (Global Positioning System) ermittelt und mit den bekannten Netzöffnungen auf die befischte Fläche hochgerechnet. Mit Hilfe dieser Daten ließen sich aus den Fangzahlen die **Abundanzen** und **Biomassen pro km²** für jede Station ermitteln. Dadurch wurde ein Vergleich innerhalb der AGT- sowie der GSN-Stationsgruppen möglich. Die befischten Flächen von AGT und GSN waren so unterschiedlich, daß ein Vergleich zwischen beiden Geräten nicht durchgeführt wurde.

Von den während ARK 7 beprobten Stationen wurden 9 AGT- und 6 GSN-Fänge untersucht (Tab. 2-1). Nähere Angaben zu den während dieser Expedition durchgeführten weiteren Arbeiten sind in PIEPENBURG *et al.* (1991) aufgeführt. Die untersuchten Statio-

Tab. 2-1: Fischerei-Stationen während der Expedition ARK 7/2 1990 auf den nordost-grönländischen Schelf. Angegeben sind Stationsnummer, Datum, Uhrzeit (Greenwich Mean Time), geographische Breite und Länge, Wassertiefe, eingesetztes Fanggerät (AGT= Agassiz-Trawl; OT=Grundschieppnetz) und die befischte Fläche.

Station	Date (1990)	Time (UTC)	Latitude	Longitude	Depth [m]	Gear	Swept Area [m ²]
195	31.7.	07:28	77° 59' N	15° 22' W	490	AGT	3360
199	31.7.	22:08	78° 20' N	12° 37' W	175	AGT	3034
200	1.8.	18:43	80° 09' N	15° 01' W	370	AGT	5220
205	2.8.	07:39	80° 10' N	10° 51' W	120	AGT	4890
207	2.8.	15:43	80° 10' N	08° 47' W	350	AGT	4680
213	3.8.	19:05	81° 01' N	07° 48' W	480	AGT	6120
214	3.8.	22:12	81° 00' N	08° 44' W	110	AGT	4410
215	3.8.	23:27	81° 00' N	09° 10' W	100	AGT	2340
216	4.8.	08:16	81° 41' N	11° 34' W	170	AGT	4110
221	5.8.	09:28	81° 47' N	10° 38' W	200	OT	78760
222	5.8.	12:17	81° 45' N	10° 21' W	350	OT	73700
224	6.8.	09:06	81° 07' N	08° 33' W	200	OT	77880
226	7.8.	09:03	80° 37' N	08° 48' W	100	OT	96580
227	7.8.	11:55	80° 37' N	08° 59' W	200	OT	94600
228	7.8.	14:03	80° 34' N	08° 21' W	250	OT	93940

nen verteilt sich auf ein Gebiet zwischen 78° und 82°N (Abb. 2-1). Die Wassertiefen auf diesen Stationen betragen zwischen 100 m auf den flacheren BELGICA- und OB Bänken sowie bis 490 m auf den angrenzenden Schelfhängen.

Von den während ARK 8 durchgeführten Fängen wurden 13 AGT- und 4 GSN-Stationen bearbeitet, die auf dem Schelf und auf dem angrenzenden Schelfabhang bis in maximal 400 m Tiefe lagen (Tab. 2-2). Der Fang auf der Station 125 wurde im Gegensatz zu

Tab. 2-2: Fischerei-Stationen während der Expedition ARK 8/2 1991 in das Barentsmeer.

Station	Date (1991)	Time (UTC)	Latitude	Longitude	Depth [m]	Gear	Swept Area [m ²]
40	22.6.	18:25	76°36' N	34°50' E	200	OT	83160
42	24.6.	16:39	77°21' N	33°19' E	150	AGT	2760
45	25.6.	15:05	75°59' N	34°48' E	250	OT	82280
50	27.6.	12:20	77°33' N	19°05' E	180	AGT	2700
55	28.6.	10:14	77°12' N	18°19' E	100	AGT	4380
70	29.6.	23:11	75°59' N	17°10' E	320	AGT	4350
76	1.7.	21:23	78°16' N	10°42' E	340	AGT	4350
82	5.7.	21:29	79°01' N	10°48' E	300	AGT	3360
90	8.7.	16:11	80°00' N	11°24' E	150	AGT	1260
101	12.7.	15:01	81°12' N	18°33' E	400	AGT	3960
104	14.7.	17:46	81°26' N	31°39' E	200	AGT	4350
105	15.7.	20:08	81°25' N	31°00' E	240	AGT	3060
107	16.7.	09:50	81°25' N	30°40' E	350	OT	63140
125	23.7.	11:07	80°08' N	30°02' E	290	OT	-/-
134	24.7.	17:37	78°39' N	32°09' E	280	AGT	4320
136	25.7.	14:54	77°59' N	32°58' E	140	AGT	3570
141	26.7.	12:40	76°57' N	33°31' E	150	AGT	2730

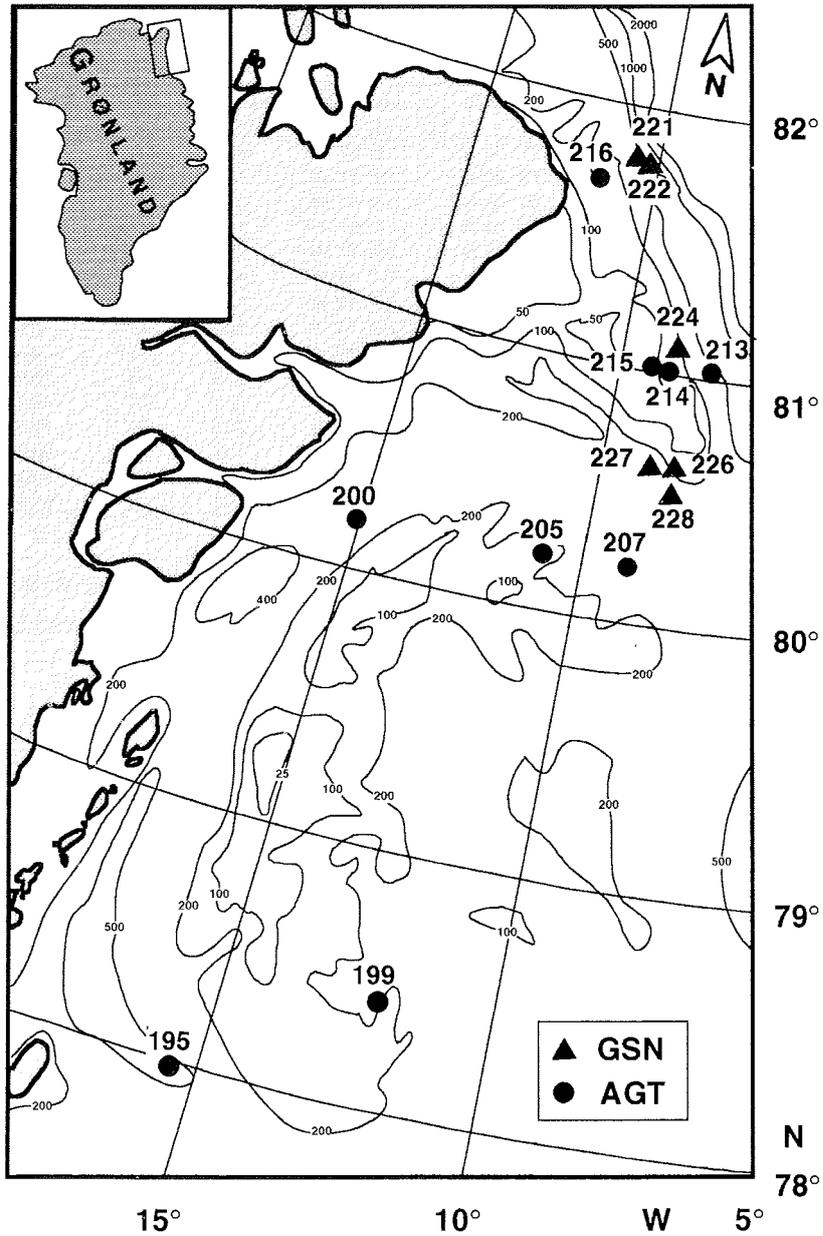


Abb. 2-1: Lage der Stationen während der Expedition ARK 7/2 1990 auf den nordost-grönländischen Schelf. Dreiecke markieren die Grundschleppnetz-Hols (GSN), Kreise die Agassiztrawl-Hols (AGT).

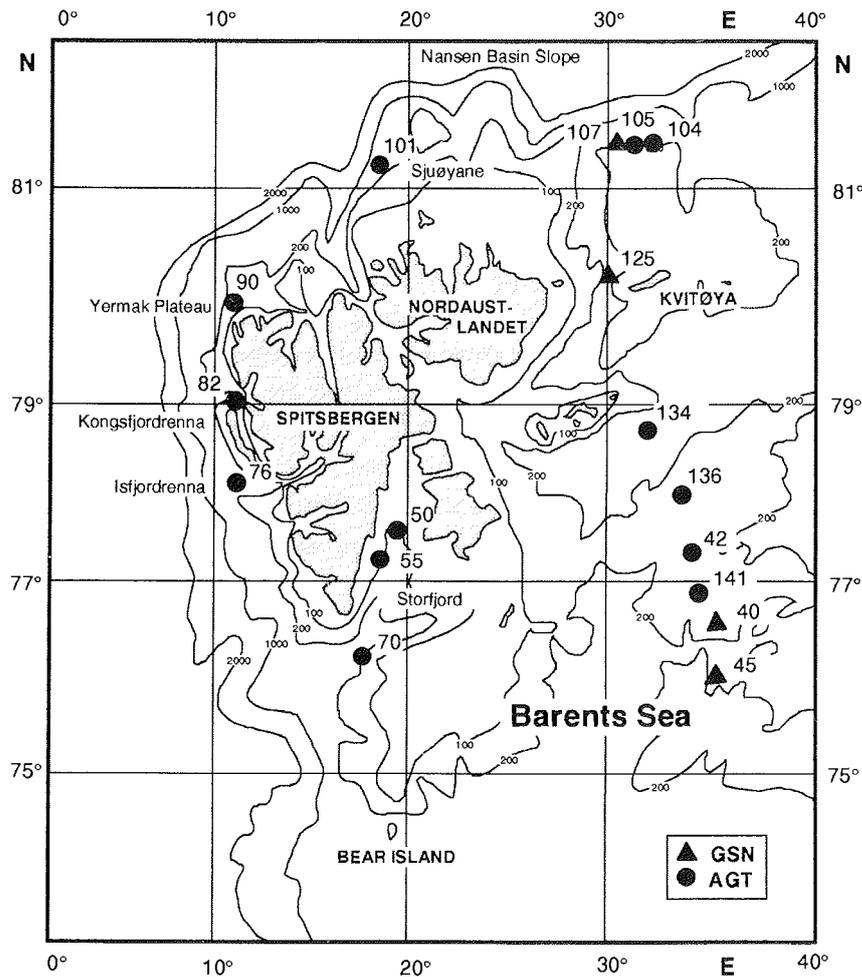


Abb. 2-2: Lage der Stationen während der Expedition ARK 8/2 1991 in das Barentsmeer. Dreiecke markieren die Grundsleppnetz-Hols (GSN), Kreise die Agassiztrawl-Hols (AGT).

den anderen Hols lediglich qualitativ ausgewertet. Weitere Angaben zu den Probenahmen und Untersuchungen während dieser Expedition finden sich bei *CHERNOVA et al.* (1992). Die Stationen lassen sich nach ihrer Lage in drei Gruppen trennen (Abb. 2-2):

- Die Stationen der ersten Gruppe lagen auf dem südlichen und westlichen Schelf Svalbards im Bereich des Storfjordes (Stat.-Nr. 50, 55, 70), in den Ausgängen des Is- und des Kongsfjordes (Stat.-Nr. 76, 82) sowie auf dem Yermak Plateau (Stat.-Nr. 90).

- Am Rande des nördlich des Svalbard-Archipels gelegenen Schelfes und auf dem Schelfhang zum Nansen Becken befanden sich vier Stationen (Stat.-Nr. 101, 104, 105, 107).
- Auf einem Schnitt, der entlang der Ostküste Svalbards von Norden nach Süden führte und dabei die Polarfront kreuzte, wurden sechs Stationen am Anfang (Anfang Juni, Stat.-Nr. 40, 42, 45) und am Ende (Ende Juli, Stat.-Nr. 125, 134, 136, 141) der Expedition beprobt.

2.3. Bearbeitung der Proben

An insgesamt 474 Fischen der Arten *Arctiellus atlanticus*, *Arctiellus uncinatus* und *Lycodes reticulatus* wurden Wachstum, Nahrung und Fortpflanzung untersucht. Die **Artbestimmung** erfolgte mit Hilfe verschiedener Bestimmungsschlüssel (JENSEN 1904, 1952a, 1952b, ANDRIASHEV 1954, LEIM & SCOTT 1966, McALLISTER 1962, McALLISTER *et al.* 1981, MUUS 1981, FEDOROV 1984, PETHON 1985, VAN GUELLEN 1986, SCOTT & SCOTT 1988, WESLAWSKI *et al.* 1990) sowie durch Vergleiche mit der Referenzsammlung am Institut für Polarökologie, die von Dr. D. PIEPENBURG im Rahmen seiner Dissertation angelegt wurde. Während der Expedition ARK 8 fand die Bestimmung der Fischarten mit Unterstützung der russischen Ichthyologen und Taxonomen Dr. A. NEY-LOV und Dr. N. CHERNOVA (beide Zoologisches Institut der Russischen Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg) statt. Die Bestimmungsmerkmale der beiden, bisher als getrennt aufgefaßten, Arten *Lycodes reticulatus* und *Lycodes rossi* überlappen sich bei den während ARK 8 gefangenen Individuen erheblich. Es ist bekannt, daß *Lycodes reticulatus* morphologisch sehr variabel ist sowie in mehreren geographischen Formen vorkommt. Daher wird diskutiert, ob *Lycodes rossi* eventuell eine Form von *Lycodes reticulatus* darstellt (EHRENBAUM 1901, ANDRIASHEV 1954). Angesichts einer noch ausstehenden endgültigen Revision des Formenkreises *reticulatus-rossi* werden daher alle Individuen in dieser Untersuchung als *Lycodes reticulatus* bezeichnet.

Alle Untersuchungen zum Wachstum und zur Nahrung der Fische aus den Fängen der Expeditionen ARK 7 und ARK 8 wurden am Institut für Polarökologie bei Individuen vorgenommen, die an Bord tiefgefrorenen (-30°C) worden waren. Eine Ausnahme bildeten Nahrungsuntersuchungen an *Lycodes reticulatus* aus Fängen während der Expedition ARK 8. Hierfür wurde bereits an Bord eine numerische Analyse des Mageninhaltes durchgeführt.

Nach dem Auftauen der zu untersuchenden Fische wurde die **Standardlänge (SL)** auf einen Millimeter genau gemessen. Mit diesen Daten wurden Längenhäufigkeitsverteilungen getrennt für Juvenile, Weibchen und Männchen erstellt. Es wurden Längensklassen von 10 mm für *Lycodes reticulatus*, von 5 mm für *Arctiellus atlanticus* und von 2 mm für *Arctiellus uncinatus* gebildet.

Frisch - und Schlachtgewicht (FG, SG) wurden auf 0,1 Gramm genau bestimmt. Aus Standardlängen und Schlachtgewichten wurden die Längen-Gewichtsbeziehungen berechnet (PITCHER & HART 1982):

$$SG = a \cdot SL^b$$

Bei signifikanten Unterschieden (U-Test, $p \leq 0,05$) (LOZAN 1992) der Standardlängen von Weibchen und Männchen wurden die Längen-Gewichtsbeziehungen nach Geschlechtern getrennt berechnet.

Für die Altersbestimmungen wurden beide Otolithen entnommen und in Glycerin gelagert. Dies führte zur Aufhellung und damit einhergehenden besseren Lesbarkeit der Otolithen. Das Alter von Einzelfischen der Arten *Artemiellus atlanticus*, *Artemiellus uncinatus* sowie *Lycodes reticulatus* wurde mit Hilfe ihres rechten, ersatzweise des linken, Otolithen bestimmt. War dieser nicht lesbar, wurde dafür der linke Otolith verwendet. Die Ringstrukturen waren in einem dunklen, mit Glycerin gefülltem Blockschälchen unter schrägem Auflicht meist gut lesbar. Größere Otolithen wurden mit einem Skalpell in Höhe des Nucleus geschnitten. Die Schnittflächen wurden angeschliffen und dann ebenfalls unter schrägem Auflicht gelesen.

Das gefundene Alter wurde gegen die Standardlänge aufgetragen und, gemäß BEVERTON & HOLT (1957), die VON BERTALANFFY-Wachstumskurve angepaßt:

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Für die Abhängigkeit des Gewichtes vom Alter wurde die gleiche Formel verwendet, allerdings potenziert mit dem Faktor b aus der Längen-Gewichtsbeziehung:

$$W_t = W_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)})^b$$

Für die Kurvenanpassung wurden mit Hilfe des FORD-WALFORD-Plots (FORD 1933, WALFORD 1946) aus den mittleren Standardlängen pro Altersklasse die Werte für L_∞ und k ermittelt:

Aus

$$L_{t+1} = a + b \cdot L_t$$

ergeben sich

$$L_\infty = \frac{a}{(1-b)}$$

und

$$k = -\ln(b)$$

Mit diesen Werten als Anfangsgrößen sowie $t_0 = 0$ wurde mit einem Statistikprogramm eine nichtlineare Kurvenanpassung der VON-BERTALANFFY-Wachstumskurve an alle Einzelwerte der Alters-Längenbeziehung vorgenommen. Dies führte zu einer besse-

Material und Methoden

ren Anpassung der Kurve an die Einzelwerte, da eine Gewichtung nach Anzahl der Fische pro Altersklasse erfolgte. Für die Anpassung der Wachstumskurve an die Gewichte wurde das gleiche Verfahren angewandt. Dadurch können Abweichungen der einzelnen Parameter zwischen Längen- und Gewichtswachstum auftreten.

Vor den Kurvenanpassungen wurde untersucht, ob die mittlere Standardlänge pro Altersklasse signifikante Unterschiede zwischen Weibchen und Männchen aufwiesen ($p \leq 0,05$). Dies geschah mit Hilfe des t-Tests für Paardifferenzen (LOZAN 1992). War der Unterschied signifikant, wurden die Kurvenanpassungen für die Geschlechter getrennt vorgenommen. Juvenile Individuen wurden dann in die Berechnungen für beide Geschlechter mit einbezogen.

Zum besseren Vergleich der einzelnen Wachstumsparameter zwischen den untersuchten Arten trotz unterschiedlicher Größen, wurde der von PAULY (1979) eingeführte Parameter für die Wachstumsleistung ("Index of Growth Performance") **P** berechnet:

$$P = \log k + \log W_{\infty}$$

Dieser Parameter schafft eine Verbindung zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit **k** und der erreichbaren theoretischen Endlänge, so daß beide gemeinsam für verschiedene Arten verglichen werden können.

Für die Bestimmung der **Nahrungsspektren** fanden nur Fische Verwendung, die nicht in Aquarien gehalten worden waren. Nach Öffnung der Leibeshöhle wurde der Verdauungstrakt hinter dem Schlund herausgetrennt und der Magen bis zum Anfang des Darmes geöffnet. Der Mageninhalt wurde herausgenommen und analysiert. Der **Magenfüllungsgrad** wurde mit Hilfe einer fünfteiligen Skala festgehalten:

Index	Magenfüllungsgrad
0	leer
1	≤ 1/4 gefüllt
2	≤ 2/4 gefüllt
3	≤ 3/4 gefüllt
4	≤ 4/4 gefüllt

Anschließend wurden die einzelnen Nahrungsbestandteile bis auf die niedrigst-mögliche Kategorie (meist Gattungsniveau) bestimmt, gezählt, von anhaftender Feuchtigkeit befreit und gewogen (0,01 g). Aus diesen Daten wurden folgende Parameter berechnet (HYSLOP 1980):

- Die prozentuale Häufigkeit des Auftretens eines Nahrungstyps in allen gefüllten Mägen mit Inhalt (Präsenz, "Frequency of Occurrence", **FO**)
- Der zahlenmäßige Anteil eines Taxon in Prozent an der Gesamtzahl aller gefressenen Partikel (numerische Dominanz, **D_n**)

- Der gewichtsmäßige Anteil eines Taxon in Prozent am Gesamtgewicht aller gefressenen Partikel (Gewichts-Dominanz, D_w)

Der **Konditionsfaktor (K)**, berechnet aus Standardlänge (SL) und Schlachtgewicht (SG), mit

$$K = \frac{SG \cdot 100}{SL^3}$$

ist ein Maß für den Ernährungszustand der Individuen innerhalb einer Fischart (PITCHER & HART 1982).

Geschlechts- und Reifegradbestimmung erfolgten nach der von EVERSON (1977b) für antarktische Fische aufgestellten fünfteiligen Skala. Alle weiblichen Gonaden wurden gewogen und aus dem Verhältnis Gonadengewicht (GW) zu Schlachtgewicht (SG) der Gonadosomatische Index (GSI) berechnet.

$$GSI = \frac{GW \cdot 100}{SG}$$

Bei weiblichen laichreifen *Arctiellus atlanticus* wurden die Eizahlen bestimmt.

2.4. Hälterung

Sofort nachdem Grundschieppnetz oder Agassiztrawl an Deck waren, wurden lebende Individuen arktischer Fischarten aus dem Fang sortiert und in vorbereitete Gefäße mit kaltem Seewasser überführt. Die weitere Hälterung auf dem Schiff erfolgte in einem Kühlcontainer bei einer Temperatur von 0°C. In diesem Container waren Aquarien mit 25 und 200 Liter Inhalt aufgestellt. Das Wasser in den kleineren Becken wurde mit luftgetriebenen Schaumstoff-Patronenfiltern umgewälzt, in den großen Behältern geschah dies mit Filter-Kreiselpumpen. Mit Hilfe eines Wasserverteilungssystems wurden pro Tag mehr als 10% des Inhalts über einen Zeitraum von mehreren Stunden durch frisches, vorgekühltes Seewasser ausgetauscht. Dieses Verfahren ermöglichte einen störungsfreien, häufigen Wasserwechsel und damit trotz dichten Besatzes eine geringe Belastung des Wassers in den Aquarien mit Ausscheidungsprodukten der Tiere.

Während der Expedition ARK 7 (1990) blieben die Fische bis zum Einlaufen von "POLARSTERN" in Bremerhaven an Bord. Nach Beendigung des Fahrtabschnittes ARK 8/2 (1991) wurde der Kühlcontainer in Tromsø entladen und, begleitet von Herrn M. SCHMID (INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE), mit einem Handelsschiff nach Hamburg transportiert. Sofort nach Einlaufen der Schiffe in Bremerhaven beziehungsweise Hamburg

wurden die Aquarien in einen Kühl-Lastkraftwagen umgeladen und nach Kiel transportiert.

Da das INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE nicht über geeignete Aquarienräume verfügte, fand die weitere Hälterung, in Kooperation mit dem wissenschaftlichen Direktor des Kieler Aquariums, Dr. J. KINZER, in einem kühlbaren Aquarienraum des INSTITUTES FÜR MEERESKUNDE bei 0°C statt. Das Wasser in den Aquarien wurde mehrmals wöchentlich zu 10 bis 20% durch Wasser ersetzt, das in einem 400 l fassenden Rieselfilter aufbereitet wurde. In den Aquarien traten keine nennenswerten Belastungen durch Stoffwechselabbauprodukte auf. Trotz der geringen Temperaturen zeigte sich schon nach wenigen Wochen eine dichte Bakterienpopulation auf den Schaumstofffilterpatronen in den einzelnen Aquarien. Daraufhin wurde auch der Rieselfilter um Filtermassen erweitert, die ständig von Wasser bedeckt waren. Seewasserverluste wurden durch gealtertes, künstliches Seewasser (TropicMarin) ersetzt. Der Salzgehalt wurde bei 34 PSU gehalten. Auch hier erfolgte der Wasserwechsel in den meisten Aquarien mit Hilfe eines Verteilungssystems über einen Zeitraum von mehreren Stunden. Der Raum wurde permanent durch eine Rotlichtlampe (40 Watt) beleuchtet.

Fütterungsversuche begannen bereits an Bord nach einer Eingewöhnungszeit der Fische in den Aquarien von mindestens drei Wochen. Die Fütterung erfolgte einmal pro Woche. Die Nahrung bestand aus Stücken von Fischfilet und Tiefseekrabben (*Pandalus borealis*) in einem Gewichtsverhältnis von 80 zu 20. Das Futter wurde mit einem handelsüblichem Kombinations-Vitaminpräparat (ATVITOL) angereichert. Jedem Fisch wurden die Futterstücke mit einer Pinzette vor das Maul gehalten. Leichtes Bewegen der Pinzette löste bei den eingewöhnten Fischen den Zuschnapp-Reflex aus. Durch verschieden große Nahrungsportionen wurde die Menge bestimmt, die regelmäßig bei jeder Fütterung von einem Fisch gefressen wurde.

Messung des Wachstums gehälterter Individuen

Zur Bestimmung ihrer Wachstumsraten wurde das individuelle Gewicht von sieben *Arteidiellus atlanticus* und acht *Lycodes reticulatus* über einen Zeitraum von achtzehn Wochen jeweils im Abstand von sechs Wochen auf einer elektronischen Waage auf 0,1 g genau bestimmt. Eine Woche vor jeder Wägung wurden die Fische nicht gefüttert, um sicherzustellen, daß die Nahrung zum Zeitpunkt der Wägung möglichst vollständig verdaut war. Da die den Fischen anhaftende Feuchtigkeit die Wägungen beeinflusste, wurden die Tiere schonend abgetrocknet. Dazu wurde ein gefangenes Tier in mehrere

Lagen Küchenkrepp gewickelt, vorsichtig abgetupft, zusammen mit dem Papier gewogen und sofort wieder in das Aquarium zurückgesetzt. Anschließend wurde das feuchte Papier gewogen, die Differenz ergab das Gewicht des Fisches. Die Fütterung erfolgte wöchentlich wie oben beschrieben. Für jedes Individuum wurde die Nahrung vor und verbliebene Reste nach der Fütterung gewogen, die Differenz ergab die aufgenommene Nahrungsmenge. Die Wachstumsrate und die aufgenommene Nahrung wurden in Prozent des Körper-Naßgewichtes pro Tag berechnet.

2.5. Respirationsmessungen

2.5.1. Prinzip und Anforderungen

Zur Untersuchung der individuellen Sauerstoff-Verbrauchsdaten ausgewählter arktischer Fischarten im Zusammenhang mit der Bewegungsaktivität während der Versuche wurden folgende Anforderungen an die Meßapparatur gestellt:

- Beliebig lange Versuchsdauer, von wenigen Stunden bis zu mehreren Tagen
- Erfassung auch geringer Verbrauchsdaten mit einer zeitlichen Auflösung von weniger als einer Stunde
- Kontinuierliche Erfassung der Bewegungsaktivität der Fische (Spontanaktivität) in der Versuchskammer während der gesamten Versuchsdauer
- Große Versuchskammern, die eine gewisse Bewegung des zu messenden Fisches zulassen, um einen möglichen Streßfaktor durch Einengung zu minimieren
- Sauerstoffsättigung in der Versuchskammer über 90%, entsprechend den natürlichen Bedingungen in polaren Gewässern, mit Veränderungen von nicht mehr als 5%
- Temperaturstabilisierung bei 0°C mit einer Konstanz von $\pm 0,02^\circ\text{C}$
- Keine Anreicherung von Kohlendioxid und anderen Stoffwechsellauscheidungen in der Versuchskammer

Um diese Bedingungen zu erfüllen, wurde in Zusammenarbeit mit Herrn M. SCHMID (INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE) eine Meßanlage entwickelt (Abb. 2-3), die im wesentlichen nach dem Prinzip eines Intermittent-Flow-Respirometer (FORSTNER 1983, STEFFENSEN *et al.* 1984, STEFFENSEN 1989) arbeitete:

Ein einzelner Fisch befand sich in einer völlig mit Wasser gefüllten, geschlossenen Meßkammer. Die Kammer war gerade so groß, daß sich der Fisch einerseits relativ frei bewegen konnte und daß andererseits die Raten des Sauerstoffverbrauches über Zeiträume von fünf bis fünfzehn Minuten aufgelöst werden konnten. Eine Umwälzpumpe sorgte für eine gleichmäßige Durchmischung des Wassers und führte es an einer polarographisch arbeitenden Sauerstoffsonde (Clarke-Prinzip) vorbei. Die Sauerstoffsättigung wurde mit Hilfe eines Computers kontinuierlich gemessen und aufgezeichnet. Aus der Abnahme des Sauerstoffgehaltes über die Zeit durch die Atmung des Versuchs-

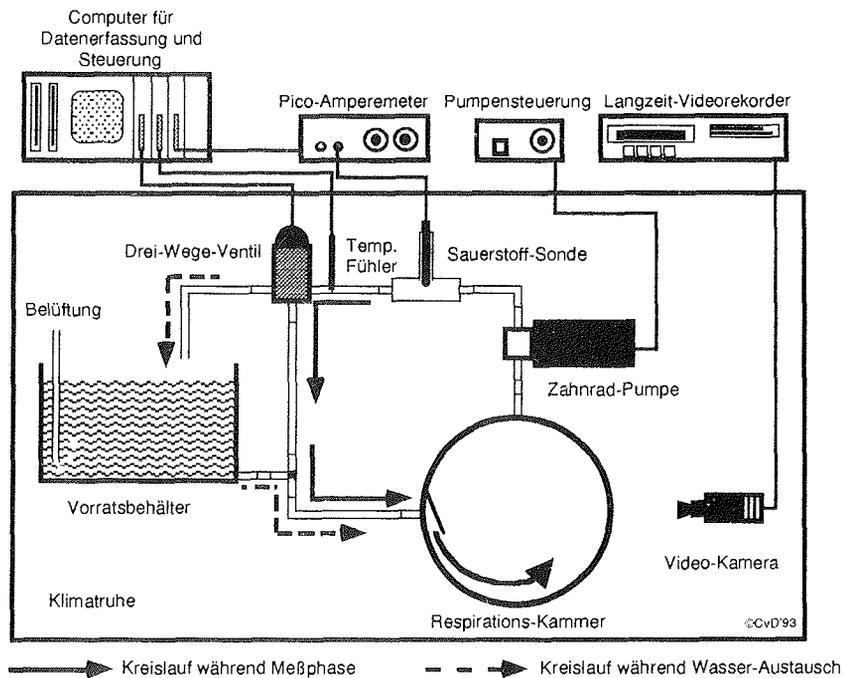


Abb. 2-3: Schematische Darstellung der verwendeten Respirations-Meßanlage. Die Pfeile geben die Flußrichtung des Wassers im System an.

tieres ließ sich dessen Sauerstoffverbrauch berechnen. Sank die Sauerstoffsättigung in der Kammer unter 90%, wurde die Kammer solange mit sauerstoffgesättigtem Wasser durchspült, bis der Ausgangswert von 95% wieder erreicht war. Anschließend folgte eine neue Verbrauchsmessung. Die Versuchsdauer betrug, je nach Aktivität der untersuchten Fische, zwischen wenigen Stunden und mehreren Tagen. Durch den regelmäßigen Austausch des Wassers wurde eine Anreicherung von Kohlendioxid und anderen Ausscheidungsprodukten in der Versuchskammer vermieden. Die gesamte Anlage befand sich in einer Klimatruche und wurde auf 0°C gekühlt. Zur Erfassung der Bewegungsaktivität des Fisches in der Kammer wurde sein Verhalten während der gesamten Versuchsdauer mittels einer Videoanlage aufgezeichnet.

2.5.2. Versuchsaufbau

Messung des Sauerstoffverbrauches

Die Versuche fanden in einer speziellen **Klimatruche** (Fa. RUMED) statt. Die Kühlung der Meßkammer und des Vorratswassers erfolgte durch Luft. Dadurch konnten die Kammern leichter besetzt werden als dies bei einer Kühlung in einem Wasserbad mög-

lich gewesen wäre. Durch ein elektronisches Steuergerät für die Klimatruhe, das vom Elektroniker des INSTITUTES FÜR POLARÖKOLOGIE angefertigt wurde, konnte eine Stabilität der Wassertemperatur während der Versuche von $\pm 0,02^\circ\text{C}$ erreicht werden.

Die verwendeten zylindrischen **Meßkammern** wiesen einen flachen Querschnitt auf. Sie wurden aus Plexiglas in sechs verschiedenen Größen von 84 ml bis 20 l angefertigt. Für jede verwendete Kammergröße wurde zusammen mit allen Schlauchverbindungen das Volumen bestimmt. Durch die Anordnung der Ein- und Ausströmöffnungen in einem Winkel von 90° zueinander und mittels einer Leitfläche wurde in der Meßkammer eine Kreisströmung erzeugt. Vorversuche mit gefärbtem Wasser zeigten eine gute Durchmischung in der Kammer. Der Deckel wurde mit Flügelschrauben auf einen O-Ring gepreßt um so die Kammer luftdicht zu verschließen. Durch einen im Deckel angebrachten Hahn konnten gelegentlich auftretende Luftblasen vor Versuchsbeginn aus der Meßkammer entfernt werden.

Zum Umwälzen des Wassers im System wurde eine magnetgekoppelte **Zahnradpumpe** mit getrenntem Steuerteil benutzt, da dieser Pumpentyp das Wasser nicht erwärmt und pulsationsfrei arbeitet. Zur Verbindung der einzelnen Komponenten dienten sauerstoff- und durchlässige TYGON-Schläuche.

Die verwendeten **Sauerstoffsonden** waren Sonderanfertigungen der medizin-technischen Firma ESCHWEILER, Kiel. Die Sonden zeichneten sich durch sehr geringe Eigenverbräuche, lange Standzeiten und eine nicht meßbare Drift aus. Die Sonden wurden in von der gleichen Firma aus Plexiglas angefertigten speziellen Sondenkammern direkt in den Kreislauf der Meßkammer eingesetzt. Da die Sonden empfindlich auf Temperaturschwankungen reagierten, wurden die Sondenkammern in einem eigenen Wasserbad thermostatisiert. Die Messung der Wassertemperatur erfolgte elektronisch mit Pt-100 **Temperaturfühlern** aus Edelstahl.

Das zur Erneuerung des Meßkammerinhalts dienende **Vorratswasser** wurde ständig mit einem Sprudelstein belüftet und war so 100% sauerstoffgesättigt. Temperatur und Salzgehalt waren identisch mit dem Wasser in der Meßkammer. Das Vorratswasser wurde über Aktivkohle gefiltert, um eine Akkumulation von Stoffwechselprodukten im Vorratsbecken und der Meßkammer zu verhindern. Es wurde gealtertes künstliches Seewasser (TROPICMARIN) verwendet. Das Wasser wurde vor der Verwendung in der Meßanlage durch einen Membranfilter (SARTORIUS Capsule Filter, $0,2 \mu\text{m}$) bakterienfrei gefiltert.

Den Austausch des Wassers in der Meßkammer mit dem Vorratsbecken steuerte ein **3-Wege-Ventil**. Während der Verbrauchsmessung kreiste das Wasser im Meßsystem.

Wurde zur Ergänzung des abgesunkenen Sauerstoffgehaltes frisches Wasser benötigt, schaltete das Ventil um. Die Umwälzpumpe beförderte nun das sauerstoffärmere Wasser aus der Meßkammer in das Vorratsgefäß. Aus diesem floß passiv sauerstoffgesättigtes Wasser zurück in die Meßkammer. Um keinen Unterdruck zu erzeugen, stand der Vorratsbehälter etwas erhöht. Weil der Einlauf des verbrauchten Wassers und der Auslauf des frischen Wassers an gegenüberliegenden Enden des Vorratsbehälters angebracht waren und die Wassermenge im Vorratsbehälter fünf bis zehnmal höher war als die Wassermenge in der Meßkammer, war innerhalb von 30 bis 60 Sekunden die Ausgangskonzentration des Sauerstoffgehaltes in der Meßkammer wieder erreicht. Der Einsatz eines 3-Wege-Ventiles machte eine zusätzliche Speisepumpe überflüssig. Dadurch wurden Druckunterschiede im Meßsystem während des Wasseraustausches vermieden.

Der Erfassung und Speicherung der Meßwerte sowie der Steuerung des Versuchsablaufes diente ein **Meßwerterfassungssystem** (IBP, Hannover). Das System bestand aus einem Analog-Digital-Wandler zur Umwandlung der Meßspannungen von Sauerstoff und Temperatur, einer Steuereinheit für das 3-Wegeventil sowie einem Computer zur Verarbeitung der Meßdaten. Das Programm zur Steuerung und Speicherung der Versuche wurde zusammen mit den Herren Dr. D. PIEPENBURG und M. SCHMID (beide INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE) in BASIC erstellt.

Das Programm zur Datenerfassung war so aufgebaut, daß alternierend über einen Zeitraum von jeweils 2,5 Sekunden über 1000 Werte der Sauerstoffsättigung bzw. der Temperatur eingelesen, umgewandelt, gemittelt und zwischengespeichert wurden. Dadurch konnten systembedingte Schwankungen bei der Analog-Digital-Wandlung der Meßwerte geglättet werden. Alle fünf Sekunden wurde ein Wertepaar Sauerstoffsättigung/Temperatur gespeichert. Ein Programm-Filter über die jeweils letzten drei Werte beseitigte Ausreißer, die durch Spannungsspitzen im Stromnetz verursacht wurden. Aus diesen Wertepaaren wurden über Perioden von fünf, zehn oder fünfzehn Minuten Mittelwerte gebildet, die zusammen mit der Zeit auf Diskette gespeichert und auf einen Drucker ausgegeben wurden.

Messung der Bewegungsaktivität

Zur kontinuierlichen Erfassung und Speicherung der Bewegungsaktivität der Fische in den Kammern während der Versuche dienten eine Videokamera und ein Langzeit-Videorekorder. Der Einsatz einer Videokamera erlaubte außerdem jederzeit die Kontrolle des Versuchsablaufes in der Klimatrube von außen über einen Monitor, ohne das Tier zu stören. Die eingesetzte **Schwarz-Weiß-Kamera** (mit CCD-Chip) war besonders im roten Spektralbereich lichtempfindlich und lieferte so trotz der geringen Lichtstärke ausreichend gute Bilder. Die Aufnahmen erfolgten senkrecht von oben auf die Kammer

mit einem Zoomobjektiv, so daß alle Kammergrößen formatfüllend erfaßt werden konnten. Der **Langzeit-Videorecorder** nahm in einem Zeitraffermodus alle 1,6 Sekunden ein Bild auf, so daß ein 24-stündiger Versuch auf dem Videoband 18 Minuten bei normaler Abspielgeschwindigkeit beanspruchte. Die Aufzeichnung auf Band ermöglichte eine nachträgliche Auswertung und Kontrolle der Aktivität bei verschiedenen Zeitraffungen. Zur Auswertung der Bewegungsaktivität des Fisches wurden die Aufzeichnungen auf einen Monitor abgespielt und über einen **Videosensor** abgetastet. Dieses Gerät maß die Helligkeit des Videobildes in vier verschiedenen Sensor-Feldern, die kreuzweise auf das eingespielte Bild der Versuchskammer positioniert wurden (Abb. 2-4). Das Versuchstier erschien dabei dunkel vor einem helleren Hintergrund. Bei einer Veränderung der Helligkeit in einem der Sensorfelder, verursacht durch die Bewegung des Fisches, wurde ein elektrischer Impuls ausgegeben. Diese wurden mit einem Datalogger (Fa. GRANT, Squirrel 1204) gezählt und gespeichert. Die Daten wurden später in einen Computer ausgelesen und dort ausgewertet.

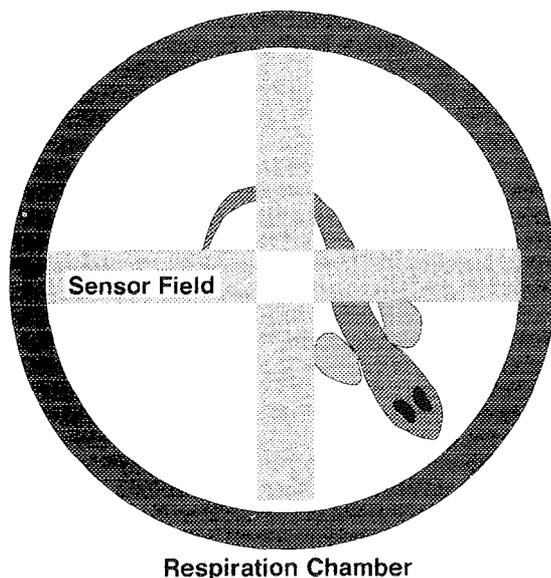


Abb. 2-4: Schematische Zeichnung zur Veranschaulichung der Lage der vier einzelnen Sensor-Felder, die dem Videobild der Respirationkammer überlagert wurden. Durchschwamm der Fisch eines der Sensor-Felder, wurde ein Zählimpuls ausgelöst.

2.5.3. Versuchsdurchführung

Versuchsbedingungen

Alle Versuche wurden entsprechend den Hälterungsbedingungen bei einer **Wassertemperatur** von 0°C und einem Salzgehalt von 34 PSU durchgeführt. Die kontinuierliche **Beleuchtung** innerhalb der Kühltruhe erfolgte mit einer Rotlichtlampe (40 W), deren Stärke mittels eines Dimmers so verringert war, daß die Helligkeit der im Hälterungsraum entsprach. Die **Austauschrate**, mit der das Wasser in der Versuchskammer umgewälzt wurde, betrug zwischen einem Viertel bis zur Hälfte des jeweiligen Kammerinhaltes pro Minute. So wurden eine gute Durchmischung in der Kammer und eine ausreichende Anströmung der Sonde erreicht. Die **Kammergröße** wurde so gewählt, daß der Durchmesser der Kammer etwas größer war als die Länge des jeweils zu untersuchenden Fisches. Dadurch konnten sich die Tiere einigermaßen frei in der Kammer bewegen und drehen. Das Verhältnis von Kammervolumen zu Fischgewicht lag zwischen 20 und 260. Ein größeres Verhältnis war nicht möglich, da der Sauerstoffverbrauch dann nicht mehr in genügend kleinen Zeitabständen auflösbar gewesen wäre. Alle Fische wurden zwei bis drei Wochen vor den Versuchen **nicht gefüttert**, um eine Erhöhung der Respiration durch Verdauung auszuschließen. Außerdem wurde so eine Verunreinigung des Wassers in den Meßkammern durch Exkretionsprodukte verhindert. Wassertests ergaben keine Erhöhung von Ammonium- oder Nitritgehalt über die Versuchsdauer.

Versuchsprotokoll

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Sauerstoffverbrauch und Spontanaktivität von 53 Einzelfischen aus sechs Arten und zwei Familien gemessen. Alle Versuche wurden nacheinander im Zeitraum von März bis Dezember 1991 im INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE durchgeführt. Da zu dieser Zeit im Institut keine geeigneten Aquarienräume vorhanden waren, mußten die zu untersuchenden Fische kurz vor Versuchsbeginn in einer Kühlbox mit einem PKW vom Hälterungsort (INSTITUT FÜR MEERESKUNDE) zum Versuchsort gebracht werden. Während des weniger als eine halbe Stunde dauernden Transportes erhöhte sich die Temperatur im Transportgefäß nicht. Anschließend wurde der Fisch sofort in die Versuchskammer gesetzt. Nach dem Schließen der Kammer und dem Entfernen von Luftblasen wurde die Kammer mit sauerstoffgesättigtem Vorratswasser gespült.

Nach fünf bis zehn Minuten wurde die Sauerstoffsonde mit 100% gesättigtem Vorratswasser **kalibriert**. Eine Kalibrierung bei 0% Sättigung war nicht notwendig, da der verwendete Sondentyp nullstrom-frei war. Kontrollen mit Wasser, dem aller Sauerstoff durch Natriumsulfit entzogen worden war, bestätigten dies. Die Kalibrierung erfolgte über 1000 Spannungswerte der Sonde, die während einer Minute durch den Meßcompu-

ter eingelesen wurden. Die resultierende mittlere Spannung der Sonde in mV entsprach einer Sauerstoffsättigung von 100%. Anschließend wurde der Versuch mit Hilfe des Computerprogrammes **gestartet**, indem der Austausch von Wasser zwischen Kammer und Vorratsgefäß gestoppt wurde und die Erfassung der Daten begann. Gleichzeitig wurde die Videoaufzeichnung gestartet. Die Hysterese der Sauerstoffsättigung wurde so eingestellt, daß die Sauerstoffsättigung in der Kammer während des Versuches zwischen 90% und 95% pendelte. In den ersten Stunden nach Versuchsbeginn wurden Sauerstoffsättigung, Temperatur sowie das Verhalten des Tieres regelmäßig in kurzen Abständen kontrolliert.

Die Versuche dauerten solange, bis nach einer Phase der Eingewöhnung und Beruhigung mit anfänglich hohen Sauerstoffverbräuchen, ein Plateau mit konstanten Werten der Atmung erreicht worden war. Je nach Länge dieser Anfangsphase wurden die Versuche nach sechs bis 48 Stunden beendet. Das Computerprogramm und die Videoaufzeichnung wurden gestoppt und die Versuchskammer geöffnet.

Nachdem der Fisch aus der Kammer entnommen worden war, wurde er sorgfältig mit Zellstoff von anhaftendem Wasser befreit und **gewogen** (0,1g). Dazu wurde ein mit gekühltem Seewasser gefülltes Gefäß gewogen und die Waage auf null tariert. In dieses Gefäß wurde dann der Fisch gesetzt und gewogen. Anschließend wurde das Tier zurück in das Hälterungsaquarium transportiert.

Nach Beendigung des Versuches wurde die Kammer mit sauerstoffgesättigtem Wasser gespült und geprüft, ob die Spannung der Sonde von der Eichspannung zu Beginn des Versuches abwich. Eine Abweichung und damit eine Drift der Sonde konnte nicht festgestellt werden. Im Anschluß wurde durch Messungen der Sauerstoffverbräuche für ein bis zwei Stunden in der leeren Kammer geprüft, ob **Blindatmung** vorlag. Diese konnte nach keinem der Versuche nachgewiesen werden. Trotzdem wurden nach den Versuchen Vorratswasser und Filtermasse erneuert sowie alle verwendeten Gefäße, Geräte und Schläuche sorgfältig **gereinigt**, um eventuellen bakteriellen Aufwuchs zu entfernen. Die Sauerstoffsonden wurden ebenfalls in regelmäßigen Abständen ausgewechselt.

Auswertung

Die **Berechnung** der Sauerstoffverbräuche erfolgte, je nach erwartetem Verbrauch des Fisches, über Intervalle von 5, 10 oder 15 Minuten. Aus der gemessenen Sauerstoffsättigung in Prozent sowie der Konzentration C_{O_2} von sauerstoffgesättigtem Seewasser wurde die absolute Konzentration von gelöstem Sauerstoff im Wasser der Meßkammer berechnet:

Zuerst wurde mit der Formel von WEISS (1970) die Sättigungskonzentration C_{O_2} [ml/l] in Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt zum Zeitpunkt des jeweiligen Meßintervalles unter Standardbedingungen (Luftdruck $P_{atm}=1 \text{ Atm}=1013 \text{ mbar}$) berechnet:

$$\ln C_{O_2} = A_1 + A_2 * \left(\frac{100}{T}\right) + A_3 * \ln\left(\frac{T}{100}\right) + A_4 * \left(\frac{T}{100}\right) + S * \left[B_1 + B_2 * \left(\frac{T}{100}\right) + B_3 * \left(\frac{T}{100}\right)^2 \right]$$

Mit T =Temperatur in Kelvin und S =Salinität [PSU] zum Zeitpunkt der Messungen sowie folgenden Werten für die Konstanten **A** und **B**:

A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	B ₁	B ₂	B ₃
-173.4292	249.6339	143.3483	-21.8492	-0.033096	0.014259	-0.0017000

Die Konzentration in mg/l ergab sich aus der Umrechnung des Gasvolumens V_{Std} unter Standardbedingungen in das Gasvolumen V_R unter realen Bedingungen

$$V_R = V_{Std} * \frac{1013 \text{ mbar}}{P_{atm}} * \frac{T}{273.15 \text{ K}}$$

mit T [K] und P_{atm} [mbar] zum Zeitpunkt der Messungen (MORTIMER 1983). Die Werte für den jeweils herrschenden Luftdruck wurden freundlicherweise von der Abteilung Meteorologie des Institutes für Meereskunde zur Verfügung gestellt.

Anschließend wurde C_{O_2} [mg/l] durch

$$C_{O_2} \left[\frac{\text{mg}}{\text{l}} \right] = C_{O_2} \left[\frac{\text{ml}}{\text{l}} \right] * 1.429$$

erhalten (FORSTNER & GNAIGER 1983).

Die Abnahme der Sauerstoff-Konzentration über das Meßintervall ergab den Verbrauch für jeden Fisch pro Liter pro Stunde. Daraus wurde unter Berücksichtigung des Kammerolumens, abzüglich des Volumens des Fisches, der Verbrauch VO_2 in $\text{mg O}_2/\text{h}$ und, mit Hilfe des Gewichtes des Fisches, sein Verbrauch in $\text{mg O}_2/\text{kg/h}$ errechnet.

Durch die Auswertung der **Videoaufzeichnungen** mittels des Videosensors wurde für die gesamte Versuchsdauer geprüft, wie oft sich der Fisch in der Kammer bewegt hatte. Die kleinste geprüfte Zeiteinheit betrug 10 Sekunden, woraus sich eine maximal erfassbare Anzahl von 360 Bewegungen pro Stunde ergab. Diese Zeiteinheit war für die Auflösung der Bewegungen der untersuchten Bodenfische ausreichend, da sich die Individuen wenig bewegten. Die Empfindlichkeit der Sensor-Felder war variabel, so daß Fehler bei der Zählung, zum Beispiel durch leichte Bewegungen einzelner Flossen, vermieden wurden. Zusätzlich wurde die Aktivität der Tiere während der Auswertungen auf einem Monitor ständig beobachtet.

Für jedes Meßintervall von 5, 10 oder 15 Minuten wurden also sowohl der Sauerstoffverbrauch als auch die Anzahl der Bewegungen pro Stunde berechnet. Dadurch wurde es möglich, bei der Analyse des gemessenen Sauerstoffverbrauches gleichzeitig die Spontanaktivität des untersuchten Individuums mit zu berücksichtigen.

Es werden bei Fischen drei Level des Stoffwechsels unterschieden (u.a. BEAMISH 1964 a, 1964b; BRETT 1970):

1) **Standard-Stoffwechsel:** Er umfaßt die Energie, die für alle lebenserhaltenden internen Prozesse, wie Atmung, Kreislauf, Proteinumsatz sowie nervöse Steuerung nötig ist. Der Standard-Stoffwechsel ist die minimal zu messende Rate eines im Ruhezustand befindlichen Fisches (FRY 1971).

2) **Routine-Stoffwechsel:** Er schließt die zusätzliche Energie ein, die ein Fisch bei spontaner Bewegungsaktivität verbraucht.

3) **Aktivitäts-Stoffwechsel:** Er entspricht dem maximalen Sauerstoffverbrauch bei externer und interner Arbeit (Körperbewegung, Verdauung).

Die Stoffwechselrate ist stark von der Aktivität eines Fisches abhängig. Um den Standard-Stoffwechsel zu messen, darf ein Fisch also keine Spontanaktivität aufweisen und keine Nahrung verdauen (FRY 1971). In dieser Untersuchung wurden für die Berechnung des Standard-Sauerstoffverbrauches daher nur diejenigen Sauerstoffverbrauchswerte gemittelt, die in Phasen ohne Bewegungsaktivität des untersuchten Fisches gemessen wurden. Um auch einen eventuellen Einfluß von Streß, verursacht durch Fang, Transport und Anfassen der Fische, zu vermeiden, wurde diese Auswertung nur mit Sauerstoffverbrauchswerten durchgeführt, die nach der Beruhigungsphase des Fisches gewonnen wurden (WINBERG 1956). Diese Phase äußerte sich in einem hohen Sauerstoffverbrauch zu Beginn des Versuches und einer stetigen Abnahme der Atmungsintensität, bis die Respirationsrate ein stabiles Niveau erreichte.

Zwischen dem absoluten Standard-Sauerstoffverbrauch ("Standard Oxygen Consumption", SOC) eines Fisches und seinem Naßgewicht ("Wet Weight", WW) besteht folgende exponentielle Beziehung:

$$\text{SOC} = a \cdot \text{WW}^b \quad (\text{WINBERG 1956})$$

Zur Darstellung dieser Abhängigkeit wurde für jede Art der Logarithmus des absoluten Standard-Sauerstoffverbrauches gegen den Logarithmus des Körpergewichtes aufgetragen und eine lineare Regression berechnet. Der Exponent **b** ist das Maß für die Gewichtsabhängigkeit der Respiration.

Material und Methoden

Alle artspezifischen Verbrauchs-Gewichts-Funktionen wurden miteinander verglichen. In einem ersten Schritt wurden die Steigungen auf signifikante Unterschiede geprüft. Waren diese gleich, wurde mit Hilfe der Kovarianzanalyse (ANCOVA) der Achsenabstand zwischen den beiden Funktionen auf Unterschiede geprüft. Für eine korrekte statistische Aussage wurden immer alle zu prüfenden Funktionen gemeinsam getestet. Bei einem signifikanten Unterschied der Funktionen wurde mit Hilfe des post-hoc-Tukey-Tests ermittelt, welche der Steigungen oder Achsenabstände von den anderen verschieden war ($p \leq 0,05$) (ZAR 1984).

3. FELDUNTERSUCHUNGEN

Die untersuchten Individuen der Arten *Arctodiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* wurden nach ihren Fanggebieten in verschiedene regionale Gruppen aufgeteilt. Diese Gruppen werden im folgenden als "Populationen" bezeichnet, gemäß ihrer unterschiedlichen geographischen Herkunft (SIEWING 1980). Ob es sich dabei um echte Populationen im Sinne von abgegrenzten Fortpflanzungsgemeinschaften handelt, die sich hinsichtlich ihrer Populationsdynamik (Wachstum, Reife) unterscheiden, wird in der anschließenden Diskussion dargelegt.

3.1. Ergebnisse

3.1.1. *Arctodiellus atlanticus*

Individuen von *Arctodiellus atlanticus* standen nach Abundanz mit 16% an zweiter und nach Biomasse mit 9% an dritter Stelle im Gesamtfang der AGT-Stationen vor Nordost-Grönland (Anhang-Tab. A1, A2). In den GSN-Fängen traten sie dagegen mit geringerer Bedeutung auf. Auf den einzelnen Stationen betragen die Dichten maximal 4380 Individuen pro Quadratkilometer (Ind km^{-2}) mit einer Biomasse von $49,6 \text{ kg km}^{-2}$ (Tab. 3-1). Der Schwerpunkt in der Tiefenverteilung dieser Art lag zwischen 110 und 370 m. In den GSN-Fängen aus dem Barentsmeer war *Arctodiellus atlanticus* mit über 20% nach Anzahl und über 10% nach Gewicht die dritt wichtigste Art im Gesamtfang (Anhang-Tab. A3, A4). In den AGT-Hols bildete sie Anteile am Gesamtfang von 11%

Tab. 3-1: *Arctodiellus atlanticus*: Vorkommen auf Stationen der Expedition ARK 7/2 (1990) auf dem nordost-grönländischen Schelf. Für jede Station sind verwendetes Gerät (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschleppnetz), befischte Fläche, Tiefe, Abundanz und Biomasse angegeben.

Station	Gear	Swept Area [m^2]	Depth [m]	Abundance [Indiv. km^{-2}]	Biomass [kg km^{-2}]
200	AGT	5220	370	1916	34.0
207	AGT	4680	350	214	6.0
213	AGT	6120	480	163	1.2
214	AGT	4410	110	1814	2.9
215	AGT	2340	100	855	0.6
216	AGT	4110	170	4380	49.6
221	OT	78760	200	140	1.8
222	OT	73700	350	244	2.4
224	OT	77880	200	205	2.1
226	OT	96580	100	10	<0.1
227	OT	94600	200	159	1.5
228	OT	93940	250	447	9.0

Tab. 3-2: *Arteidiellus atlanticus*: Vorkommen auf Stationen der Expedition ARK 8/2 (1991) im Barentsmeer. Für jede Station sind verwendetes Gerät (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz), befischte Fläche, Tiefe, Abundanz und Biomasse angegeben.

Station	Gear	Swept Area [m ²]	Depth [m]	Abundance [Indiv. km ⁻²]	Biomass [kg km ⁻²]
40	OT	83160	200	1455	13.7
42	AGT	2760	150	3986	17.0
45	OT	82280	250	510	5.2
101	AGT	3960	400	6313	79.0
104	AGT	4350	200	1149	7.6
105	AGT	3060	240	4248	12.3
107	OT	63140	350	6921	135.9
134	AGT	4320	280	3704	25.7
136	AGT	3570	140	1961	10.4
141	AGT	2730	150	16117	53.2

nach Anzahl und 5% nach Gewicht. Die Art wurde nur nördlich und östlich von Svalbard (Tab. 3-2) gefangen. Sie fehlte auf den Stationen westlich von Svalbard und in den Fängen im Storfjord. Die Art trat auf der nördlichsten GSN-Station mit einer Tiefe von 350 m mit der maximal gefundenen Biomasse von 136 kg km⁻² auf. Die größte Abundanz wurde mit über 16 000 Ind km⁻² im zentralen Barentsmeer in 150 m Tiefe festgestellt.

Die verschiedenen Populationen von *Arteidiellus atlanticus* werden im weiteren nach ihrem Fanggebiet wie folgt bezeichnet:

- I. **NO-Grönland:** Dies sind die 98 auf dem Schelf vor Nordost-Grönland in Tiefen zwischen 100 und 370 m gefangenen Tiere. Die untersuchten Fische stammten aus AGT- und GSN-Fängen. Weibchen und Männchen traten zu gleichen Teilen in den Fängen auf.
- II. **N-Svalbard:** Alle 129 Tiere stammten aus dem GSN-Hol der Station 107 (ARK 8), die nördlich von Svalbard auf dem Schelfabhang zum Nansen Becken auf 350 m Tiefe lag. Es wurden fast eineinhalb mal soviel Weibchen wie Männchen gefangen.
- III. **O-Svalbard:** Die 63 Fische dieser Population wurden mit einem GSN-Hol auf Station 125 (ARK 8), östlich von Svalbard zwischen Nordaustlandet und Kvitøya, in einer Tiefe von 290 m gefangen. Der Fang setzte sich zu fast gleichen Teilen aus Weibchen und Männchen zusammen.
- IV. **Zentrales Barentsmeer:** Diese 84 Individuen kamen aus dem Hol der südlichsten GSN-Station (Nr. 40, ARK 8), die im zentralen Barentsmeer in 200 m Tiefe lag. Von den gefangenen Individuen waren 75% Weibchen.

Wachstum

Auffällig ist der Unterschied in den Medianwerten der Standardlängen der vier verschiedenen Populationen (Tab. 3-3). So waren Individuen von N-Svalbard im Durchschnitt fast doppelt so groß wie die Individuen aus dem zentralen Barentsmeer (Abb. 3-1). Gleiches traf für die gefundenen Maximallängen zu. Die mittleren Standardlängen der Populationen von NO-Grönland und von O-Svalbard lagen dazwischen. Für die Individuen aus dem Barentsmeer ergibt sich eine deutliche Abnahme der Standardlängen mit der geographischen Breite von Nord nach Süd.

Da die Männchen der Population von NO-Grönland signifikant größer waren als die Weibchen ($p=0,001$), wurden die Mediane der Standardlängen und die Längen-Gewichtsbeziehung für beide Geschlechter dieser Population getrennt berechnet (Abb. 3-2). Trotzdem waren die berechneten Längen-Gewichtsfunktionen nahezu identisch. Der Exponent von drei weist auf isometrisches Wachstum hin. In den drei Populationen aus dem Barentsmeer bestanden zwischen den Geschlechtern keine signifikanten Unterschiede der Standardlängen ($p>0,470$). Auch für diese Individuen lag der Exponent der Längen-Gewichtsfunktion nahe drei. Die Konditionsfaktoren der vier untersuchten regionalen Populationen von *Arctiellus atlanticus* sind sehr ähnlich, trotz der großen Unterschiede in den Medianen der Standardlängen (Tab. 3-4). Alle Konditionsfaktoren lagen nahe dem Wert zwei. Die Minima und Maxima der Konditionsfaktoren innerhalb der drei Populationen aus dem Barentsmeer waren gleich. Die Konditionsfaktoren wiesen bei keiner der Populationen eine Beziehung zu den Standardlängen auf.

Tab. 3-3: *Arctiellus atlanticus*: Median, Minimum und Maximum der Standardlängen und Anzahl der untersuchten Individuen aller Populationen.

Population	Standard Length [mm]			n
	Median	Minimum	Maximum	
NE-Greenland Female	78	38	107	48
NE-Greenland Male	92	49	120	50
N-Svalbard	98	50	130	129
E-Svalbard	75	54	100	63
Central Barents Sea	59	35	75	84

Tab. 3-4: *Arctiellus atlanticus*: Konditionsfaktoren aller untersuchten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte, Minima, Maxima und Standardabweichung sowie die Anzahl der untersuchten Individuen.

Population	Mean	Condition Factor			n
		Minimum	Maximum	Std. Dev.	
NE-Greenland Female	2.0	0.7	3.0	0.34	48
NE-Greenland Male	2.0	1.5	2.4	0.23	50
N-Svalbard	2.1	1.7	2.8	0.20	78
E-Svalbard	2.1	1.7	2.6	0.19	63
Central Barents Sea	2.2	1.7	2.8	0.25	44

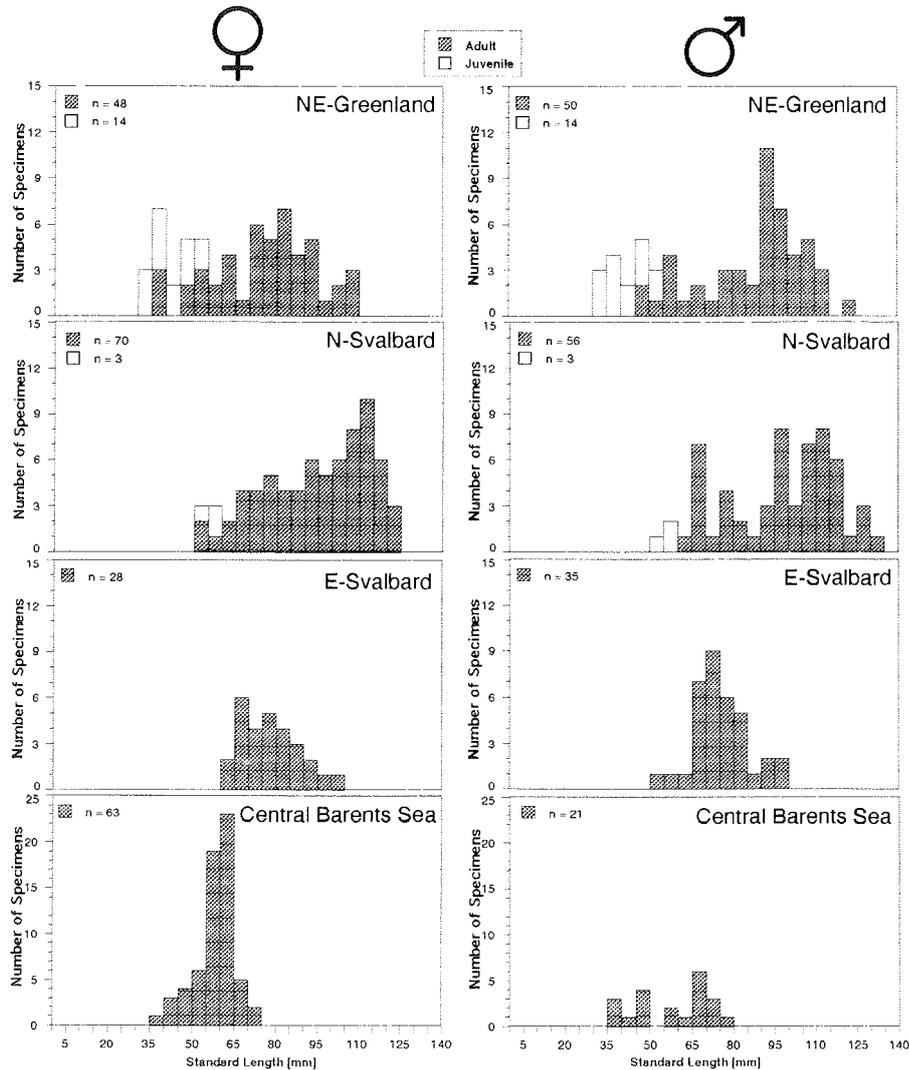


Abb. 3-1: *Arctodiellus atlanticus*: Längenhäufigkeiten der Juvenilen, Weibchen und Männchen aller untersuchten Populationen.

Das maximale gefundene Alter lag in allen Populationen zwischen 8 und 17 Jahren (Abb. 3-3, 3-4). Auch im Alter zeigte sich ein Nord-Süd-Trend für die Populationen aus dem Barentsmeer. Am ältesten wurden Weibchen der Population vor N-Svalbard, am jüngsten blieben Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer. Die Individuen vor N-Svalbard erreichten ihr höheres Endgewicht durch eine längere Lebensdauer und nicht durch

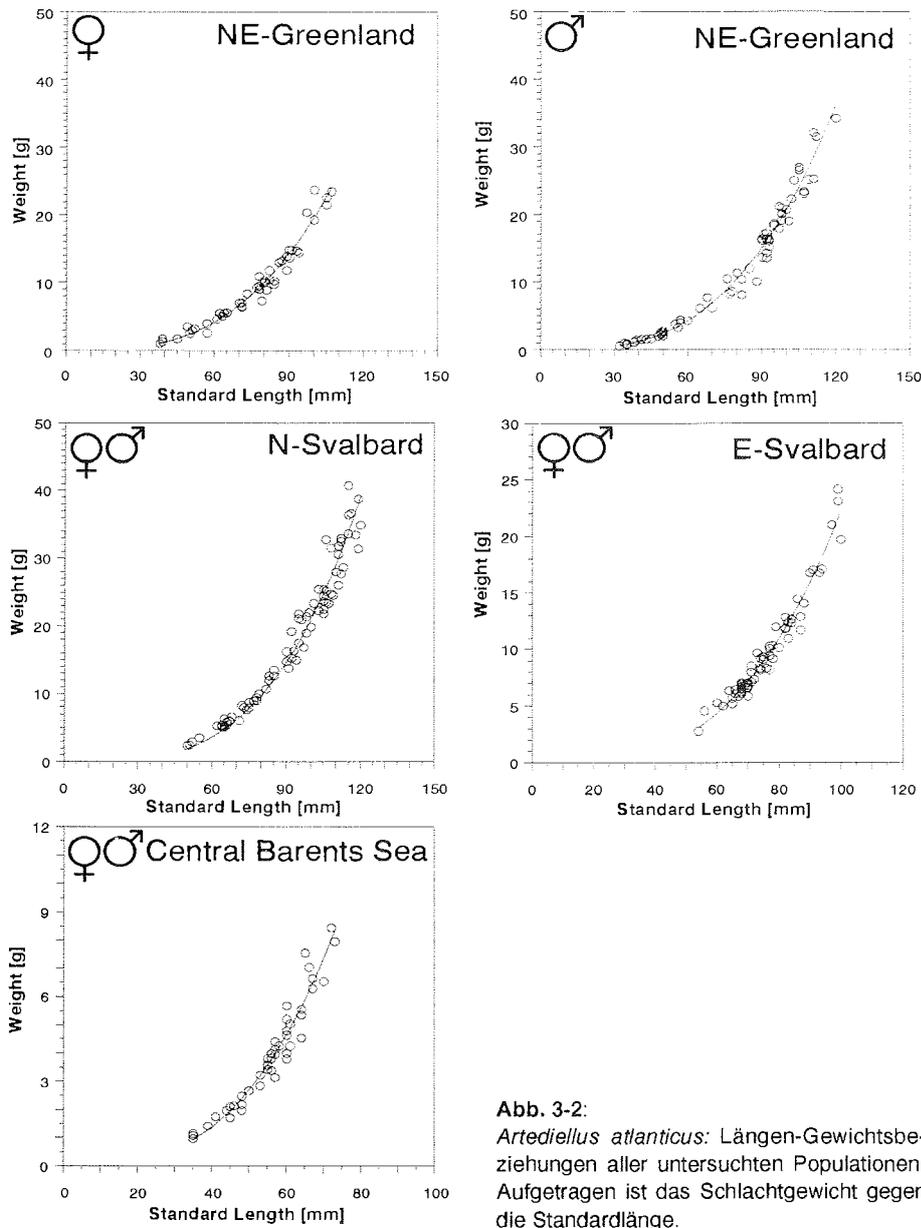


Abb. 3-2:
Arctiellus atlanticus: Längen-Gewichtsbeziehungen aller untersuchten Populationen. Aufgetragen ist das Schlachtgewicht gegen die Standardlänge.

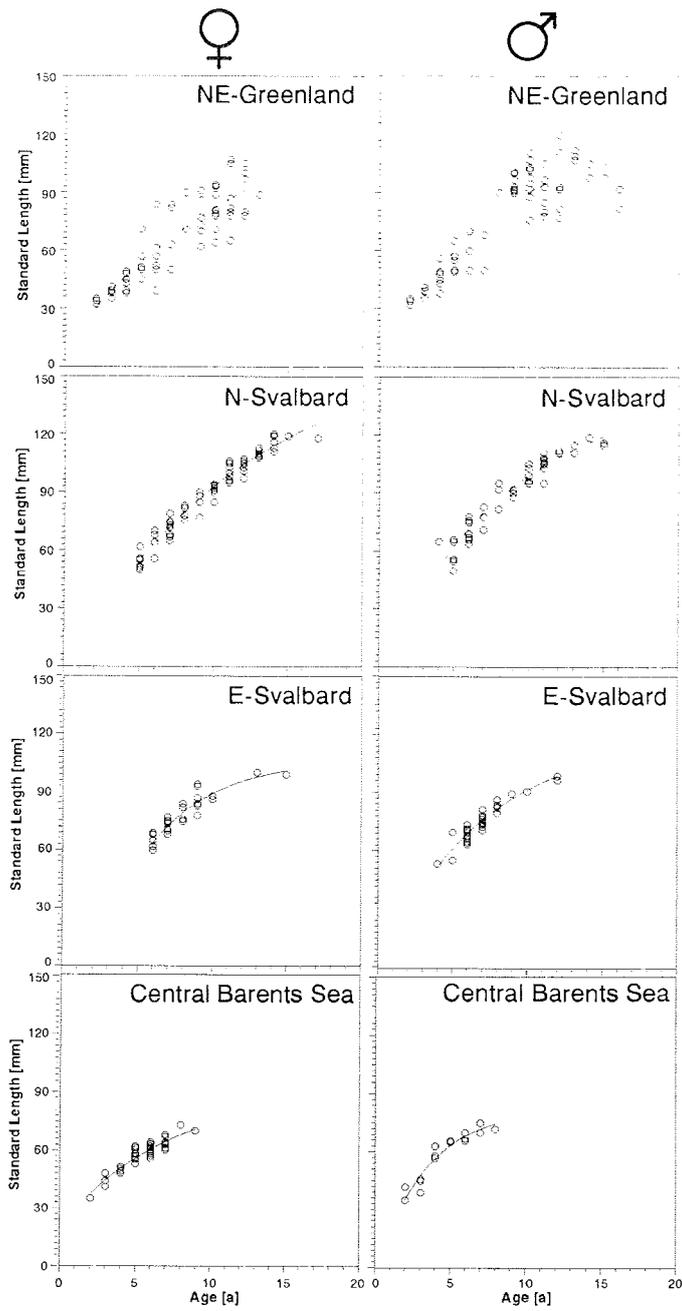


Abb. 3-3: *Arctiellus atlanticus*: Längenwachstum der Weibchen (links) und Männchen (rechts) aller untersuchten Populationen. Aufgetragen ist für alle Individuen die Standardlänge gegen das Alter.

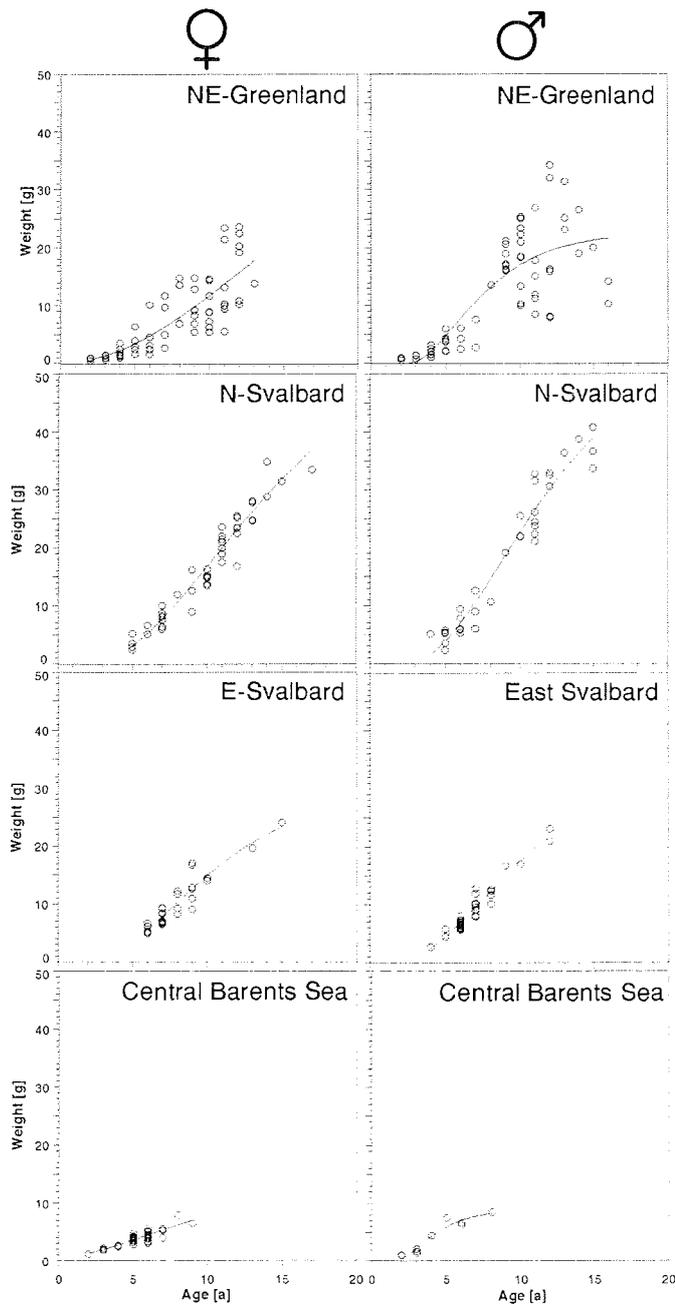


Abb. 3-4: *Arctiellus atlanticus*: Gewichtswachstum der Weibchen (links) und Männchen (rechts) aller untersuchten Populationen. Aufgetragen ist für alle Individuen das Schlachtgewicht gegen das Alter.

Tab. 3-5: *Arctodiellus atlanticus*: Parameter der Längen-Gewichts-Beziehungen und der von-BERTALANFFY-Wachstumsfunktionen für Standardlänge und Schlachtgewicht aller untersuchten Populationen.

Population	GW = a·SL ^b				Growth of Standard Length					
	a	b	n	r ²	L _∞	k	t ₀	n	r ²	
NE-Greenland										
Female	1.9·10 ⁻⁵	3.01	47	0.967	146.2	0.074	-1.191	61	0.767	
Male	1.4·10 ⁻⁵	3.09	50	0.960	116.2	0.157	0.378	64	0.826	
N-Svalbard										
Female	1.2·10 ⁻⁵	3.13	78	0.958	166.5	0.084	0.256	61	0.956	
Male	-"	-"	-"	-"	144.8	0.118	0.266	45	0.931	
E-Svalbard										
Female	9.5·10 ⁻⁶	3.18	63	0.960	106.7	0.224	1.947	28	0.859	
Male	-"	-"	-"	-"	121.2	0.142	0.014	34	0.880	
Centr. Bar. Sea										
Female	2.4·10 ⁻⁵	2.97	44	0.932	91.2	0.139	-1.793	59	0.852	
Male	-"	-"	-"	-"	82.3	0.302	0.148	21	0.935	

Population	Growth of Gutted Weight					Index of Growth Performance
	W _∞	k	t ₀	n	r ²	P
NE-Greenland						
Female	63.4	0.074	-1.489	60	0.644	0.671
Male	22.5	0.310	2.000	63	0.651	0.844
N-Svalbard						
Female	59.7	0.121	0.925	45	0.941	0.859
Male	56.1	0.166	1.675	34	0.946	0.969
E-Svalbard						
Female	30.8	0.180	1.141	28	0.869	0.744
Male	36.9	0.169	0.698	34	0.938	0.795
Centr. Bar. Sea						
Female	15.5	0.128	-2.431	32	0.777	0.298
Male	8.9	0.545	1.207	11	0.938	0.686

ein schnelleres Wachstum. Tatsächlich war der Trend bei den Geschwindigkeiten des Gewichtswachstums der Barentsmeer-Populationen gegenläufig: am schnellsten wuchsen Männchen aus dem zentralen Barentsmeer, am langsamsten die Weibchen vor N-Svalbard (Tab. 3-5). Ein noch langsames Gewichtswachstum wiesen die Weibchen vor NO-Grönland auf.

Trotz der langsameren Wachstumsgeschwindigkeit hatten die beiden Geschlechter der Population vor N-Svalbard wegen des höheren Endgewichtes die höchste Wachstumsleistung der Barentsmeer-Populationen. Am niedrigsten war die Wachstumsleistung bei den Männchen und Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer. So wiesen die Männchen

vor N-Svalbard eine dreimal höhere Wachstumsleistung auf als die Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer. Die Weibchen der Population vor NO-Grönland hatten, trotz der geringsten Wachstumsgeschwindigkeit, ebenfalls eine hohe Wachstumsleistung, bedingt durch das höchste theoretische Endgewicht aller Populationen. Die Männchen bleiben meist kleiner als die Weibchen, haben aber höhere Wachstumsgeschwindigkeiten. Das gleicht Unterschiede in der Wachstumsleistung aus, so daß Männchen nur geringfügig größere Wachstumsleistungen haben als die Weibchen.

Nahrung

In der Nahrung traten bei den vier Populationen zum Teil größere Unterschiede auf (Tab. 3-6, 3-7, 3-8, 3-9). So waren bei den Individuen aus dem zentralen Barentsmeer mit über 60% mehr als doppelt so viele Mägen leer wie bei den Populationen von Nordost-Grönland und östlich Svalbards mit einem Anteil von 25% (Abb. 3-5). Die Individuen vor Nord-Svalbard wiesen 40% leere Mägen auf. Bei den Individuen dieser Population fanden sich in gefüllten Mägen im Durchschnitt die meisten Partikel mit dem höchsten Gesamtgewicht. Mit 13 verschiedenen Nahrungstypen war die Nahrung dieser Population auch diverser als die der anderen Populationen aus dem Barentsmeer mit weniger als zehn Typen. Individuen von Nordost-Grönland hatten elf Nahrungstypen gefressen.

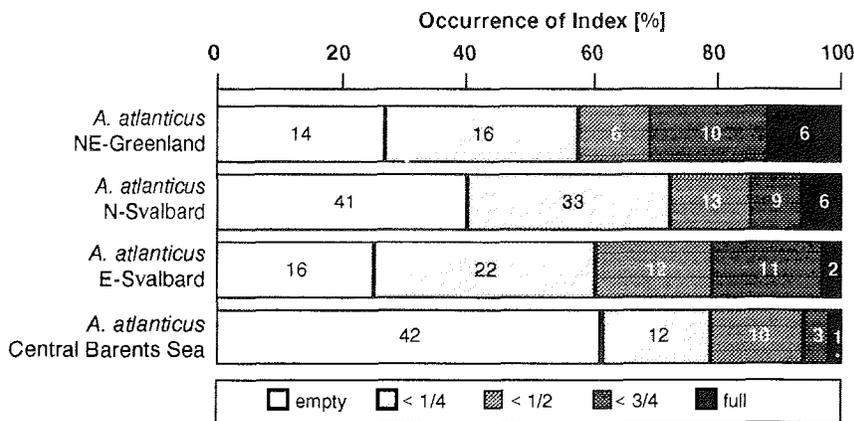


Abb. 3-5: *Artediellus atlanticus*: Prozentualer Anteil der Magenfüllungsgrade innerhalb der untersuchten Populationen. Zusätzlich sind die absoluten Anzahlen angegeben.

Tab. 3-6: *Arteidiellus atlanticus*: Nahrungszusammensetzung der Population vor NO-Grönland. Anzahl (n), Naßgewicht (WW), Dominanzen (D_n , D_{WW}) und Präsenz (FO) pro Nahrungstyp sowie Anzahl der untersuchten und der leeren Mägen sind angegeben. Zusätzlich ist aufgeführt, wieviel verschiedene Nahrungstypen und wieviele Partikel mit welchem Gewicht durchschnittlich pro Magen gefunden wurden.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D_n [%]	D_{WW} [%]	FO [%]
Gastropoda	4	0.23	5.7	3.4	7.9
Bivalvia	7	0.44	10.0	6.5	15.8
Echiurida	1	0.16	1.4	2.3	2.6
Polychaeta	39	2.49	55.7	36.5	55.3
Ostracoda	1	0.02	1.4	0.3	2.6
Copepoda	1	0.01	1.4	0.1	2.6
Decapoda	1	0.59	1.4	8.7	2.6
Cumacea	1	0.09	1.4	1.3	2.6
Amphipoda	14	2.03	20.0	29.7	28.9
Fish Eggs	1	0.38	1.4	5.6	2.6
Macerated	-	0.38	-	5.6	18.4
No. of Stomachs		52			
No. of Empty Stomachs		14			
Percent Empty		26.9			
Items per Stomach		1.8			
Wet Weight [g] per Stomach		0.18			
No. of Prey Types (w/o Mac.)		11			

Tab. 3-7: *Arteidiellus atlanticus*: Nahrungszusammensetzung der Population vor N-Svalbard.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D_n [%]	D_{WW} [%]	FO [%]
Foraminifera	6	0.04	9.4	0.1	4.9
Porifera	1	0.16	1.6	0.4	1.6
Gastropoda	4	0.17	6.3	0.5	6.6
Bivalvia	7	0.36	10.9	1.0	11.5
Polychaeta	9	1.91	14.1	5.3	14.8
Pantopoda	3	0.25	4.7	0.7	3.3
Crustacea indet.	4	0.91	6.3	2.5	6.6
Decapoda	6	16.11	9.4	44.8	9.8
Isopoda	2	0.09	3.1	0.3	3.3
Amphipoda	5	0.42	7.8	1.2	6.6
Gammaridae	3	0.11	4.7	0.3	4.9
Echinoidea	1	0.30	1.6	0.8	1.6
Pisces	9	12.03	14.1	33.5	14.8
Macerated	-	2.74	-	7.6	23.0
Stone	4	0.33	6.3	0.9	6.6
No. of Stomachs		102			
No. of Empty Stomachs		41			
Percent Empty		40.2			
Items per Stomach		1.0			
Wet Weight [g] per Stomach		0.59			
No. of Prey Types (w/o Mac.)		14			

Tab. 3-8: *Arteidiellus atlanticus*: Nahrungszusammensetzung der Population vor O-Svalbard.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D _n [%]	D _{WW} [%]	FO [%]
Gastropoda	26	1.23	36.6	20.2	42.6
Bivalvia	3	0.15	4.2	2.5	6.4
Polychaeta	32	2.60	45.1	42.6	48.9
Crustacea indet.	2	0.18	2.8	3.0	4.3
Copepoda	1	0.01	1.4	0.2	2.1
Decapoda	2	1.10	2.8	18.0	4.3
Amphipoda	5	0.07	7.0	1.1	10.7
Macerated	-	0.76	-	12.5	29.8
No. of Stomachs		63			
No. of Empty Stomachs		16			
Percent Empty		25.4			
Items per Stomach		1.5			
Wet Weight [g] per Stomach		0.13			
No. of Prey Types (w/o Mac.)		8			

Tab. 3-9: *Arteidiellus atlanticus*: Nahrungszusammensetzung der Population aus dem zentralen Barentsmeer.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D _n [%]	D _{WW} [%]	FO [%]
Gastropoda	4	0.06	8.7	3.0	15.4
Bivalvia	6	0.19	13.0	9.4	19.2
Polychaeta	18	0.91	39.1	45.0	65.4
Cumacea	2	0.06	4.3	3.0	7.7
Amphipoda	15	0.43	32.6	21.3	38.5
Pisces	1	0.30	2.2	14.9	3.8
Macerated	-	0.07	-	3.5	7.7
No. of Stomachs		68			
No. of Empty Stomachs		42			
Percent Empty		61.8			
Items per Stomach		1.8			
Wet Weight [g] per Stomach		0.08			
No. of Prey Types (w/o Mac.)		6			

Die Nahrungszusammensetzung der Population vor Nord-Svalbard wich von der der anderen drei Populationen ab (Abb. 3-6). Nach Anzahl traten Foraminiferen, Polychaeten, Decapoden und Fische mit Anteilen von neun bis 14% in der Nahrung auf. Nach Gewicht dominierten Decapoden und Fische, zusammen bildeten sie fast 80% der Nahrung. Bei den gefressenen Fischen handelte es sich um juvenile *Sebastes spec.*, bei den Garnelen vornehmlich um *Pandalus borealis*. Das Auftreten von benthischen Foraminiferen der Gattung *Rhabdammina* sowie von kleinen Steinen in den Mägen kann auf das

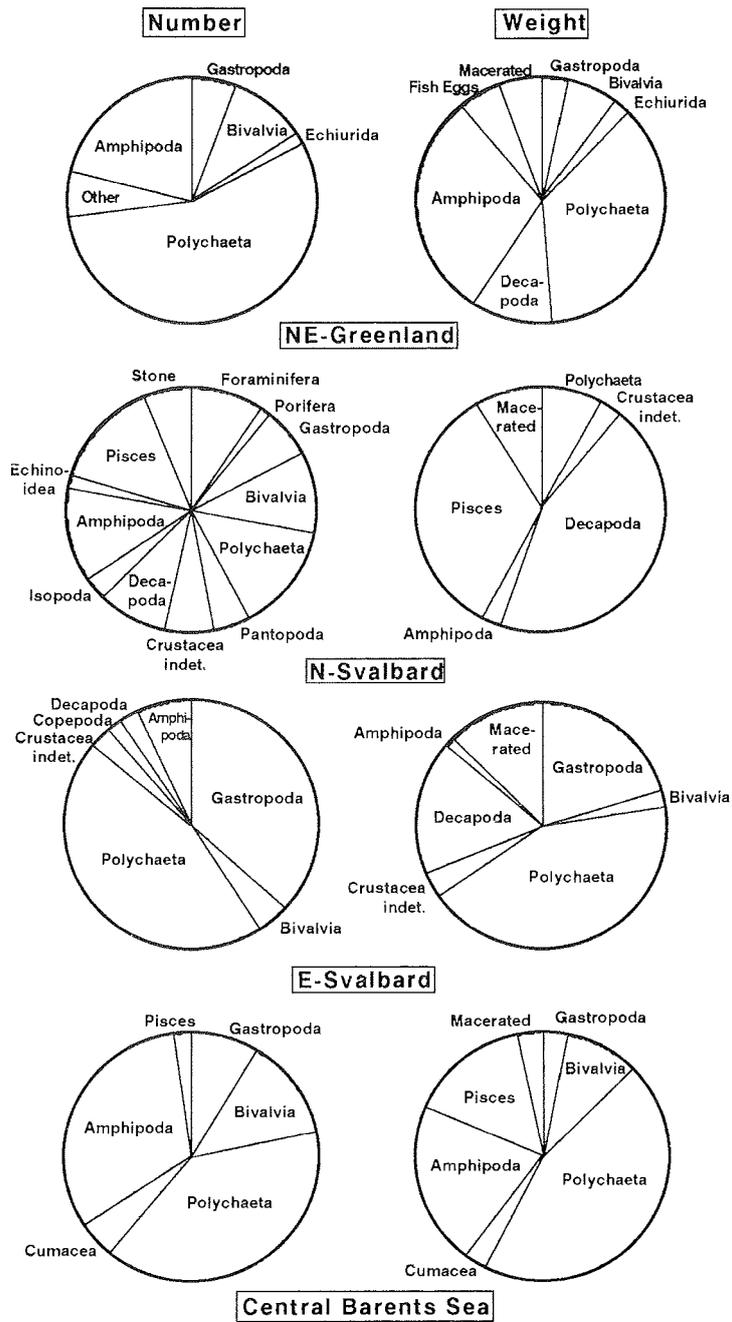


Abb. 3-6: *Artediellus atlanticus*: Zusammensetzung der Nahrung nach Anzahl (links) und Gewicht (rechts) aller Populationen.

Fressen von Substrat hindeuten. Allerdings wurde ähnliches in keinem der Mägen von Individuen der anderen drei Populationen gefunden.

Die Nahrung der übrigen drei Populationen von NO-Grönland, O-Svalbard und aus dem zentralen Barentsmeer wurde sowohl nach Anzahl als auch nach Gewicht von Polychaeten mit Anteilen von 37 bis 56% gebildet. Polychaeten traten in knapp 50 bis zu 65% aller Mägen mit Nahrung auf. Die gefressenen Polychaeten vor O-Svalbard gehörten zur Familie der Maldanidae (Sedentaria), aber auch errante Arten wurden in den Mägen dieser Population gefunden. Individuen der übrigen Populationen hatten hauptsächlich die Art *Onuphis conchylega* gefressen.

An zweiter Stelle der Nahrung standen bei den Populationen von NO-Grönland und aus dem zentralen Barentsmeer Amphipoden, bei der von O-Svalbard Gastropoden. Bei den Amphipoden bildete die Familie Gammaridae den Hauptteil der Nahrung, eine häufig gefressene Gattung war *Anonyx*. Unter den Gastropoden fanden sich hauptsächlich Individuen der Art *Natica clausa*, sowie von *Diaphana globosa* und *Cylichna alba*.

Reife

Reifeuntersuchungen wurden an weiblichen Gonaden durchgeführt. Die verschiedenen Populationen von *Arteidiellus atlanticus* zeichneten sich durch starke Unterschiede in den Anteilen der verschiedenen Reifestadien aus (Abb. 3-7). In der Population aus dem zentralen Barentsmeer waren zum Zeitpunkt des Fanges Ende Juni über 80% der Weibchen in einem Zustand kurz vor der Eiablage. Dies wurde bestätigt durch gehaltene Weibchen aus diesem Gebiet, die in den Aquarien von Ende Juli bis Anfang August

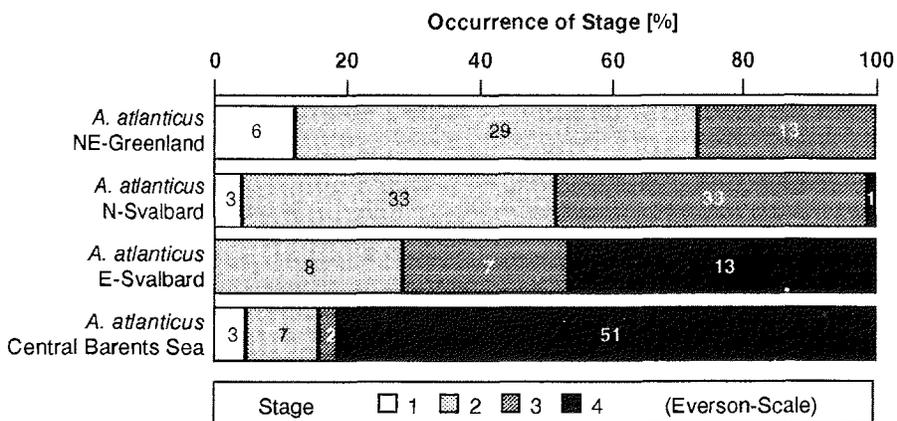


Abb. 3-7: *Arteidiellus atlanticus*: Prozentuale Verteilung der Reifegrade (nach EVERSON 1977b) der Weibchen innerhalb der untersuchten Populationen. Zusätzlich sind die absoluten Anzahlen angegeben.

Tab. 3-10: *Arteidiellus atlanticus*: Gonadosomatische Indizes (GSI) der Weibchen aller untersuchten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte, Minima, Maxima und Standardabweichung sowie die Anzahl der untersuchten Individuen.

Population	Gonadosomatic Index of Female [% Gutted Weight]				
	Mean	Minimum	Maximum	Std. Dev.	n
NE-Greenland	2.0	0.2	4.2	1.00	30
N-Svalbard	5.6	0.7	19	5.45	53
E-Svalbard	11.0	0.6	28.2	8.30	32
Central Barents Sea	33.2	1.1	51.2	11.61	28

ablaichten. Weitere Eipakete wurden noch im Oktober in den Aquarien abgelaicht. Die Eipakete waren kompakt, die Eier klebten zusammen, allerdings nicht an anderen Gegenständen. Der Großteil der Weibchen wies Anteile des Gonadengewichtes am Körpergewicht (Gonadosomatischer Index) zwischen 30% und bis zu 50% auf, der Mittelwert betrug 33% (Tab. 3-10). Die Eizahlen reifer Weibchen lagen zwischen 48 und 114 Stück, die mittlere relative Fruchtbarkeit betrug 17,9 Eier pro Gramm Schlachtgewicht (Tab. 3-11).

Auf der weiter nördlich gelegenen Station östlich von Svalbard war zum Untersuchungszeitpunkt Ende Juli fast die Hälfte aller Weibchen im Reifestadium 4 und ein Viertel im Stadium 3. Der Anteil des Gonadengewichtes am Schlachtgewicht lag bei den höheren Reifestadien zwischen 10% und 25%, im Mittel bei 11%. Reife Weibchen trugen 40 bis 141 Eier und wiesen eine mittlere relative Fruchtbarkeit von 6,9 Eiern pro Gramm Schlachtgewicht auf.

Die Weibchen, die im Norden von Svalbard zu einem etwas früheren Zeitpunkt, Mitte Juli gefangen wurden, wiesen fast je zur Hälfte Reifestadien von 2 und 3 auf, lediglich ein Weibchen war am Anfang des Stadiums 4. Entsprechend lag der Gonadosomatische Index niedriger als bei den anderen Populationen aus dem Barentsmeer. Er betrug im Durchschnitt 5,6%, bei reiferen Weibchen bis zu 20%. Die Eizahlen reiferer Weibchen lagen zwischen 102 und 216, die mittlere relative Fruchtbarkeit betrug 6,4 Eier pro

Tab. 3-11: *Arteidiellus atlanticus*: Relative Fruchtbarkeit (Anzahl Eier pro Gramm Schlachtgewicht) der Weibchen aller untersuchten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte, Minima, Maxima und Standardabweichung sowie die Anzahl der untersuchten Individuen.

Population	Relative Fecundity [$n_{(\text{Eggs})}$ per g _(Gutted Weight)]				
	Mean	Minimum	Maximum	Std. Dev.	n
N-Svalbard	6.4	4.4	7.9	0.46	7
E-Svalbard	6.9	3.8	11.4	1.78	17
Central Barents Sea	17.9	12.6	20.9	2.28	19

Gramm Schlachtgewicht. Ein gehältertes Weibchen dieser Population laichte im Aquarium Mitte November ab. Dies bestätigt, daß die Tiere in diesem Gebiet zu einem späteren Zeitpunkt im Jahr laichen. Bei einem angenommenen Reifestadium 3 des gehälterten Weibchens zum Zeitpunkt des Fanges Mitte Juli, wäre folglich ein Zeitraum von weiteren vier Monaten bis zum Erreichen der endgültigen Laichreife nötig. Trotz der Anwesenheit zweier Männchen im gleichen Becken wurden die Eier vermutlich nicht befruchtet, jedenfalls entwickelten sie sich nicht weiter und starben ab.

Die Mehrzahl der Weibchen der Population vor Nordost-Grönland waren im Untersuchungszeitraum von Ende Juli bis Anfang August im Reifestadium 2. Etwas mehr als ein Viertel war am Anfang des Stadiums 3. Der Gonadosomatische Index lag im Durchschnitt bei 2%. Legt man ähnliche Zeiträume für das Erreichen der Laichreife zugrunde wie für das Weibchen der Population nördlich von Svalbard, so würde das bei einem Zeitpunkt des Fanges Mitte bis Ende Juli einen Beginn der Laichperiode ab Ende November bedeuten.

Trägt man für die Populationen von *Arctodiellus atlanticus* den Gonadosomatischen Index gegen die Standardlänge auf (Abb. 3-8), werden die Unterschiede im Reifezustand zwischen den Populationen deutlich. Es zeigt sich eine Abnahme des GSI von den südlichen zu den nördlichen Populationen.

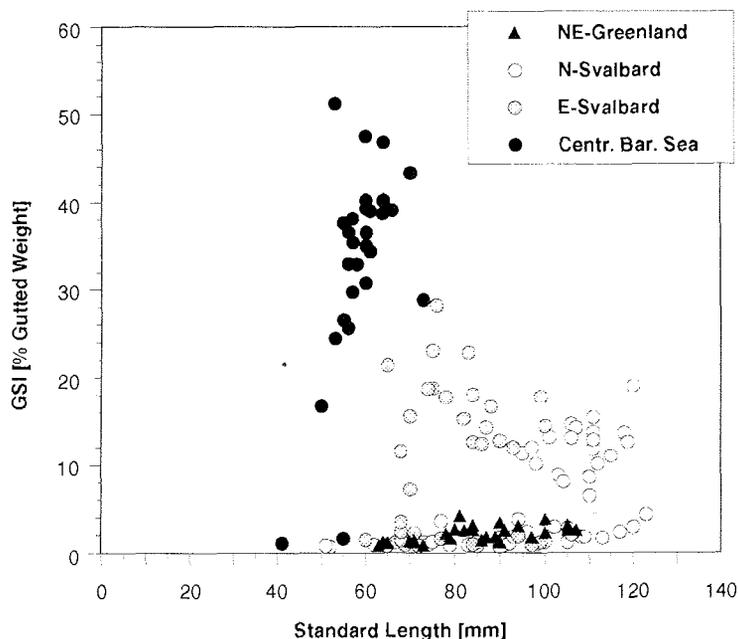


Abb. 3-8: *Arctodiellus atlanticus*: Abhängigkeit des Gonadosomatischen Index (GSI) von der Standardlänge der Weibchen aller vier Populationen.

3.1.2. *Arteidiellus uncinatus*

Diese Art wurde auf vier der fünfzehn Stationen vor **Nordost-Grönland**, in Tiefen zwischen 100 und 200 m gefangen (Tab. 3-12). Die Abundanzen lagen zwischen 10 und 2500 Ind km⁻². Die maximal gefundene Biomasse betrug 5,9 kg km⁻². Die Anteile dieser Art am Gesamtfang der GSN-Hols waren gering, sie lagen unter einem Prozent (Anhang-Tab. A1, A2). In den AGT-Hols betrug ihr Anteil 6% nach Individuenzahl und 1,3% nach Gewicht.

Tab. 3-12: *Arteidiellus uncinatus*: Vorkommen auf Stationen der Expedition ARK 8/2 1990 vor NO-Grönland. Für jede Station sind verwendetes Gerät (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschleppnetz), befischte Fläche, Tiefe, Abundanz und Biomasse angegeben.

Station	Gear	Swept Area [m ²]	Depth [m]	Abundance [Indiv. km ⁻²]	Biomass [kg km ⁻²]
214	AGT	4410	110	2494	5.9
215	AGT	2340	100	1282	1.7
226	OT	96580	100	10	<0.1
227	OT	94600	200	74	0.2

Unter den insgesamt 15 gefangenen Individuen waren lediglich zwei Männchen. Ein Gipfel der Längenhäufigkeitsverteilung (Abb. 3-9) lag bei 50 mm. Der Median der Standardlängen betrug 46 mm, das Minimum 35 mm und das Maximum 54 mm. Wegen des geringen Probenumfanges wurde eine Trennung der Geschlechter bei der Berech-

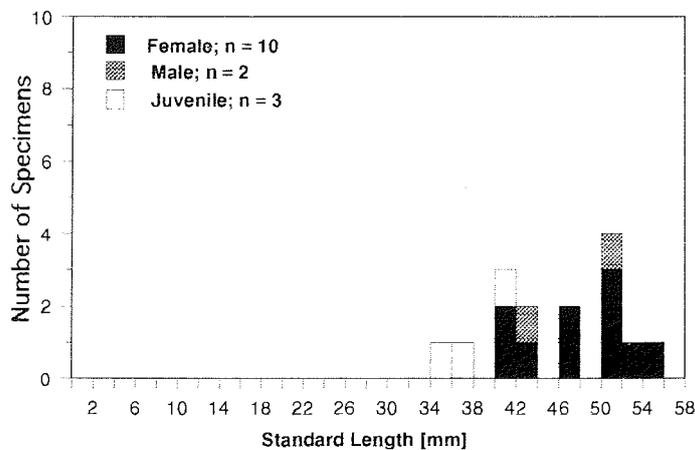


Abb. 3-9: *Arteidiellus uncinatus*: Längenhäufigkeit der Weibchen und Männchen.

nung der Gewichtsabhängigkeit und des Wachstums nicht vorgenommen. Der Exponent der Längen-Gewichtsbeziehung (Abb. 3-10) betrug 2,5, es lag also kein isometrisches Wachstum vor. Der mittlere Konditionsfaktor betrug $2,2 (\pm 0,33)$, das Minimum 1,9 und das Maximum 3,2. Eine Beziehung zwischen Konditionsfaktor und Standardlänge bestand nicht.

Individuen dieser Art erreichten ein maximales Alter von neun Jahren, blieben aber relativ klein (Abb. 3-10, Tab. 3-13). Die theoretische Endlänge von 57 mm entsprach der tatsächlich beobachteten Endlänge. Gleiches gilt für das Gewicht. Die Wachstumsleistung betrug ($P=0,134$).

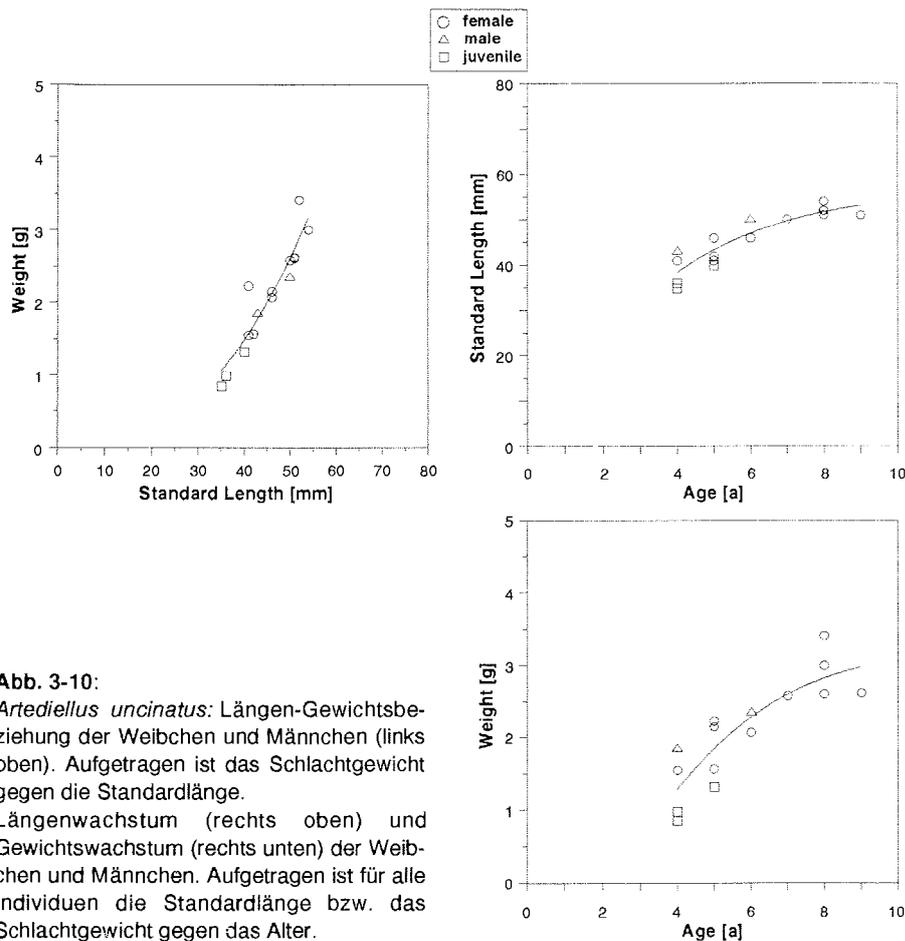


Abb. 3-10:
Ardiellus uncinatus: Längen-Gewichtsbeziehung der Weibchen und Männchen (links oben). Aufgetragen ist das Schlachtgewicht gegen die Standardlänge. Längenwachstum (rechts oben) und Gewichtswachstum (rechts unten) der Weibchen und Männchen. Aufgetragen ist für alle Individuen die Standardlänge bzw. das Schlachtgewicht gegen das Alter.

Tab. 3-13: *Arteidiellus uncinatus*: Parameter der Längen-Gewichts-Beziehungen und der von-BERTALANFFY-Wachstumsfunktionen für Standardlänge und Schlachtgewicht.

Population	GW = a·SL ^b				Growth of Standard Length				
	a	b	n	r ²	L _∞	k	t ₀	n	r ²
NE-Greenland	1.2·10 ⁻⁴	2.51	15	0.873	57.3	0.302	0.332	15	0.819

Population	Growth of Gutted Weight					Index of Growth Performance
	W _∞	k	t ₀	n	r ²	P
NE-Greenland	3.3	0.413	1.190	15	0.751	0.134

Von acht untersuchten Mägen war nur einer leer (Tab. 3-14). In den Mägen befand sich im Durchschnitt weniger als ein Partikel mit einem Gewicht unter 0,05 g. In drei der untersuchten Mägen wurde lediglich mazeriertes Material gefunden. In zwei der vier übrigen Mägen wurden Polychaeten und in den anderen zwei kleine Amphipoden gefunden.

Alle neun untersuchten Weibchen von *Arteidiellus uncinatus* standen im Reifestadium zwei, befanden sich also noch am Anfang der Eientwicklung. Dementsprechend war der mittlere Gonadosomatische Index mit 3.2% (± 1,21; Minimum 1,5; Maximum 4,9) niedrig.

Tab. 3-14: *Arteidiellus uncinatus*: Nahrungszusammensetzung der Population vor Not-Grönland. Anzahl (n), Naßgewicht (WW), Dominanzen (D_n, D_{WW}) und Präsenz (FO) pro Nahrungstyp sowie Anzahl der untersuchten und der leeren Mägen sind angegeben. Zusätzlich ist aufgeführt, wieviel verschiedene Nahrungstypen und wieviele Partikel mit welchem Gewicht durchschnittlich pro Magen gefunden wurden.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D _n [%]	D _{WW} [%]	FO [%]
Polychaeta	2	0.08	50.0	28.6	28.6
Amphipoda	2	0.12	50.0	42.9	28.6
Macerated	-	0.08	-	28.6	42.9
No. of Stomachs	8				
No. of Empty Stomachs	1				
Percent Empty	12.5				
Items per Stomach	0.6				
Wet Weight [g] per Stomach	0.04				
No. of Prey Types (w/o Mac.)	2				

3.1.3. *Lycodes reticulatus*

Diese Art trat vor **Nordost-Grönland** mit Anteilen von jeweils zwei Prozent nach Anzahl und einem bzw. sieben Prozent nach Gewicht im Gesamtfang der AGT- bzw. GSN-Hols auf (Anhang-Tab. A1, A2). *Lycodes reticulatus* wurde auf zwei von neun AGT-Stationen und fünf von sechst GSN-Stationen gefangen (Tab. 3-15, 3-16). Die maximale Abundanz betrug 818 Ind km⁻² im AGT-Hol auf einer 120 m tiefen Station. Die größte Biomasse mit 17,3 kg km⁻² wurde in einem GSN-Hol in 350 m Tiefe gefunden. Im **Barentsmeer** wurden in allen drei GSN-Hols und in vier der dreizehn AGT-Hols Individuen dieser Art gefangen. Die Anteile im Gesamtfang betrugen unter fünf Prozent (Anhang-Tab. A3, A4). Das maximale Vorkommen von *Lycodes reticulatus* lag mit rund 3 500 Ind km⁻² und 65,5 kg km⁻² auf einer 300 m tiefen AGT-Station am Ausgang des Kongsfjordes.

Tab. 3-15: *Lycodes reticulatus*: Vorkommen auf Stationen der Expedition ARK 7/2 1990 vor NO-Grönland. Für jede Station sind verwendetes Gerät (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz), befischte Fläche, Tiefe, Abundanz und Biomasse angegeben.

Station	Gear	Swept Area [m ²]	Depth [m]	Abundance [Indiv. km ⁻²]	Biomass [kg km ⁻²]
205	AGT	4890	120	818	8.5
216	AGT	4110	170	243	5.6
221	OT	78760	200	51	8.1
222	OT	73700	350	54	17.3
226	OT	96580	100	155	14.6
227	OT	94600	200	21	0.6
228	OT	93940	250	75	6.4

Tab. 3-16: *Lycodes reticulatus*: Vorkommen auf Stationen der Expedition ARK 8/2 1991 im Barentsmeer. Für jede Station sind verwendetes Gerät (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz), befischte Fläche, Tiefe, Abundanz und Biomasse angegeben.

Station	Gear	Swept Area [m ²]	Depth [m]	Abundance [Indiv. km ⁻²]	Biomass [kg km ⁻²]
40	OT	83160	200	60	0.2
42	AGT	2760	150	362	9.1
45	OT	82280	250	12	0.2
82	AGT	3360	300	3571	65.5
107	OT	63140	350	253	10.3
136	AGT	3570	140	280	8.4
141	AGT	2730	150	366	3.7

Die untersuchten Individuen wurden nach ihren Fanggebieten getrennt in zwei Gruppen behandelt:

I. **NE-Greenland:** Dies sind die während ARK 7 (1990) auf dem Schelf vor Nordost-Grönland in Tiefen zwischen 100 und 350 m gefangenen Tiere. Es wurden doppelt so viele Männchen wie Weibchen gefangen.

II. **Barents Sea:** Diese Individuen wurden auf der Expedition ARK 8 (1991) im Barentsmeer und auf den Schelfen rund um den Archipel Svalbard in Tiefen von 140 bis 350 m gefangen. Beide Geschlechter traten zu gleichen Teilen im Fang auf.

Wachstum

Die Längenverteilung beider Populationen zeigt bei Standardlängen unter 300 mm ein ähnliches Bild (Abb. 3-11). Auffällig in der grönländischen Population ist das Auftreten fünf sehr großer Männchen mit Längen bis zu 372 mm. Der Median der Standardlängen

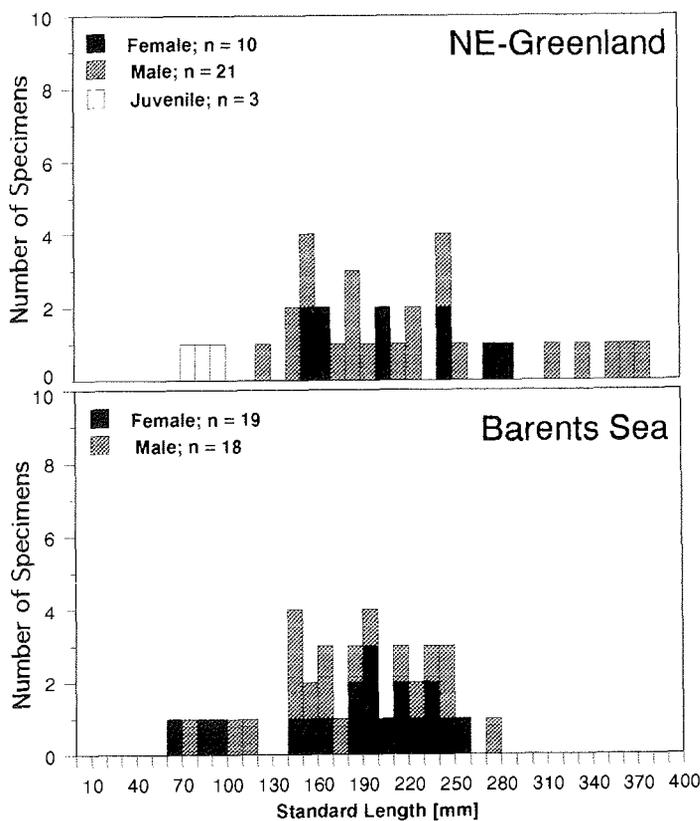


Abb. 3-11: *Lycodes reticulatus*: Längenhäufigkeit der Juvenilen, Weibchen und Männchen der Populationen vor NO-Grönland (oben) und im Barentsmeer (unten).

lag dennoch für beide Population um 190 mm (Tab. 3-17). Zwischen den Geschlechtern beider Populationen gab es keinen signifikanten Unterschied in den Standardlängen (NO-Grönland: $p=0,866$; Barentsmeer: $p=0,598$). Ein deutlicher Unterschied zwischen den Populationen trat bei den Längen-Gewichtsbeziehungen auf: Für die Individuen von NO-Grönland lag der Exponent über drei, für die Tiere aus dem Barentsmeer jedoch unter drei (Abb. 3-12). Die Konditionsfaktoren der beiden Populationen von *Lycodes reticulatus* waren mit 0,5 bzw. 0,6 nahezu gleich, eine Beziehung zur Standardlänge bestand nicht (Tab. 3-18).

Da es zwischen den Geschlechtern beider Populationen keine Unterschiede in den mittleren Standardlängen pro Altersklasse gab (NO-Grönland: $p=0,144$; Barentsmeer: $p=0,095$), wurden die Wachstumsfunktionen gemeinsam berechnet. Die Standardlängen wichen kaum von den berechneten Wachstumskurven ab, theoretische und tatsächliche Endlängen stimmten gut überein (Abb. 3-12, Tab. 3-19). Die Gewichte streuten dagegen stärker um die Wachstumskurve und die tatsächlich beobachteten maximalen Gewichte lagen deutlich unter den theoretischen Endgewichten.

Die fünf grönländischen Männchen waren erheblich größer und älter als die übrigen Individuen, sie waren fast 400 mm groß und über 400 g schwer. Das maximale Alter lag bei 35 Jahren. Unter diesen Individuen trat auch eine größere Streuung von Länge und Gewicht auf. Da die Ringstrukturen im äußersten Bereich ihrer Otolithen sehr eng zusammenlagen, ist eine Abweichung von ein bis zwei Jahren vom gefundenen Alter

Tab. 3-17: *Lycodes reticulatus*: Median, Minimum und Maximum der Standardlängen und Anzahl der untersuchten Individuen beider Populationen.

Population	Standard Length [mm]			n
	Median	Minimum	Maximum	
NE-Greenland	196	76	372	34
Barents Sea	189	68	275	37

Tab. 3-18: *Lycodes reticulatus*: Konditionsfaktoren der untersuchten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte, Minima, Maxima und Standardabweichung sowie die Anzahl der untersuchten Individuen.

Population	Mean	Condition Factor			n
		Minimum	Maximum	Std. Dev.	
NE-Greenland	0.6	0.5	0.9	0.09	33
Barents Sea	0.5	0.4	0.6	0.04	16

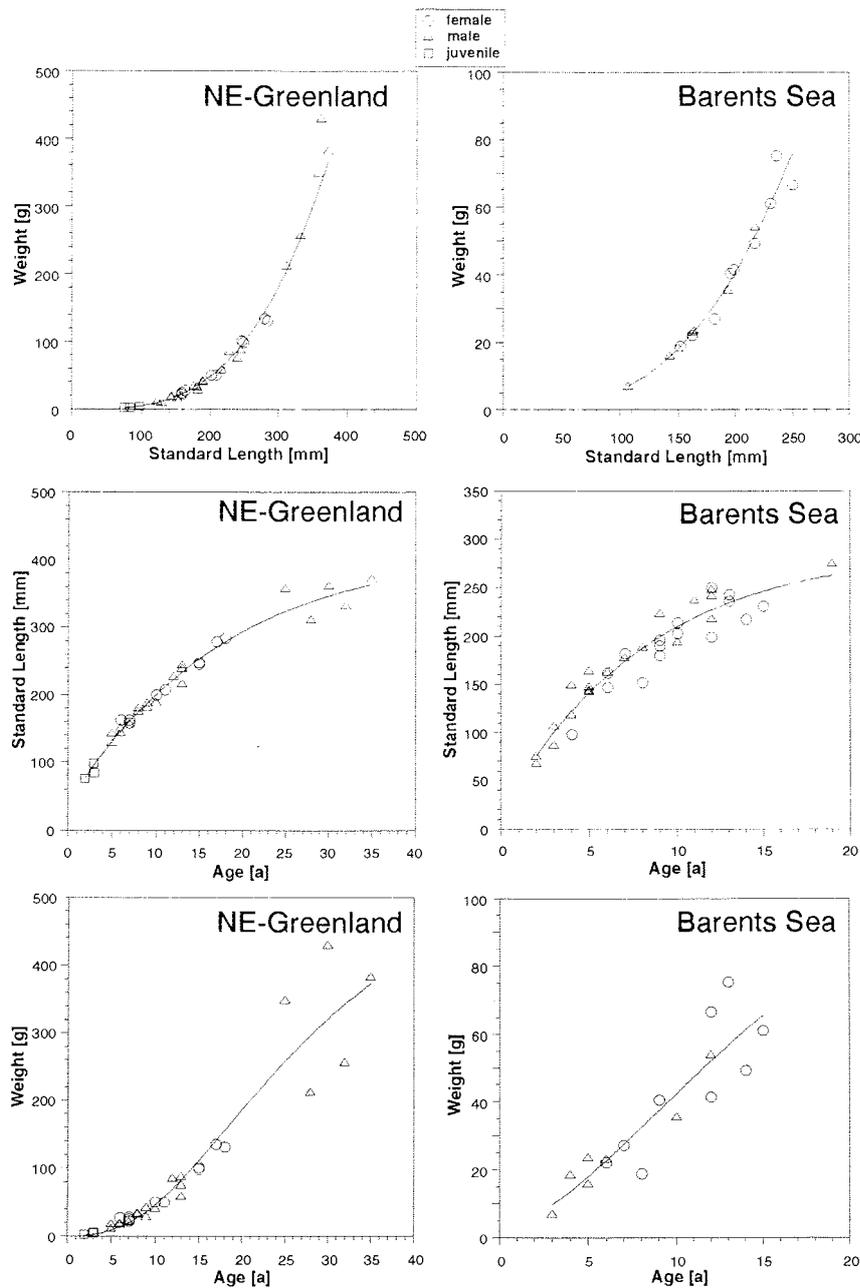


Abb. 3-12: *Lycodes reticulatus*: Längen-Gewichtsbeziehung (oben), Längenwachstum (Mitte) und Gewichtswachstum (unten) der Juvenilen, Weibchen und Männchen der Populationen vor NO-Grönland (links) und im Barentsmeer (rechts). Aufgetragen sind das Schlachtgewicht gegen die Standardlänge und das Schlachtgewicht bzw. die Standardlänge gegen das Alter für alle Individuen. Die Skalen bei den Populationen sind unterschiedlich!

Tab. 3-19: *Lycodes reticulatus*: Parameter der Längen-Gewichts-Beziehungen und der VON-BERTALANFFY-Wachstumsfunktionen für Standardlänge und Schlachtgewicht der untersuchten Populationen.

Population	GW = a·SL ^b				Growth of Standard Length				
	a	b	n	r ²	L _∞	k	t ₀	n	r ²
NE-Greenland	2.3·10 ⁻⁷	3.6	34	0.952	415.0	0.057	-1.590	32	0.979
Barents Sea	2.0·10 ⁻⁵	2.74	16	0.961	288.0	0.125	-0.417	36	0.914

Population	Growth of Gutted Weight					Index of Growth Performance
	W _∞	k	t ₀	n	r ²	P
NE-Greenland	532.7	0.066	-0.767	32	0.907	1.546
Barents Sea	124.0	0.089	-2.671	16	0.813	1.043

nicht völlig auszuschließen. Das älteste untersuchte Individuum aus dem Barentsmeer war 19 Jahre alt bei einer Länge von fast 300 mm.

Die Wachstumsgeschwindigkeiten beider Populationen waren sehr ähnlich, lediglich die berechnete Geschwindigkeit des Längenwachstums der Individuen aus dem Barentsmeer war höher. Bedingt durch das höhere theoretische Endgewicht war die Wachstumsleistung der Population von NO-Grönland mit einem Wert von 1,5 höher als die der Individuen aus dem Barentsmeer mit 1,0.

Nahrung

Etwa ein Drittel der untersuchten Mägen beider Populationen waren leer (Tab. 3-20, 3-21, Abb. 3-13). In den gefüllten Mägen der Individuen aus dem Barentsmeer fanden sich im Durchschnitt doppelt so viele Partikel wie bei den Tieren vom grönländischen Schelf. Mit sieben verschiedenen gefressenen Typen war die Nahrung der Population vor NO-Grönland wesentlich diverser als die der anderen Population mit nur drei Nahrungstypen. Die Hauptmenge der Nahrung nach Anzahl bildeten bei den grönländischen Individuen Amphipoden (Gammaridae) (Abb. 3-14), die in über einem Drittel aller Mägen gefunden wurden. Es handelte sich vornehmlich um die Art *Anonyx nugax*. Muscheln der Gattung *Yoldiella* bildeten nach Anzahl zwar ein Fünftel der Nahrung, waren aber nur von einem juvenilen Individuum (SL=84 mm) gefressen worden und hatten nach Gewicht nur eine sehr geringe Bedeutung für die Ernährung dieser Population. Gewichtsmäßig von Bedeutung waren Decapoden, gefolgt von Cephalopoden. Allerdings handelte es sich auch bei den Cephalopoden um einen Einzelfund im Magen eines größeren Individuums (SL=228 mm), das gefressene Individuum der Gattung *Bathypolypus* hatte jedoch ein sehr hohes Gewicht. Die gefressenen Garnelen gehörten zur benthischen Art *Sclerocrangon ferox*, sie wurde hauptsächlich von den größten *Lycodes reticulatus* gefressen. In einem Viertel der gefüllten Mägen wurden Fische

Tab. 3-20 *Lycodes reticulatus*: Nahrungszusammensetzung der Population vor NO-Grönland. Anzahl (n), Naßgewicht (WW), Dominanzen (D_n , D_{WW}) und Präsenz (FO) pro Nahrungstyp sowie Anzahl der untersuchten und der leeren Mägen sind angegeben. Zusätzlich ist aufgeführt, wieviel verschiedene Nahrungstypen und wieviele Partikel mit welchem Gewicht durchschnittlich pro Magen gefunden wurden.

Prey Type	Number	Wet Weight [g]	D_n [%]	D_{WW} [%]	FO [%]
Bivalvia	8	0.02	20.5	0.1	6.3
Cephalopoda	1	8.43	2.6	30.2	6.3
Harpacticoidea	1	0.01	2.6	<0.1	6.3
Decapoda	4	10.11	10.3	36.2	18.8
Cumacea	4	0.02	10.3	0.1	12.5
Amphipoda	17	2.74	43.6	9.8	37.5
Pisces	4	6.60	10.3	23.6	25.0
No. of Stomachs	24				
No. of Empty Stomachs	8				
Percent Empty	33.3				
Items per Stomach	2.4				
Wet Weight [g] per Stomach	1.75				
No. of Prey Types (w/o Mac.)	7				

gefunden, sie machten 20 Gewichtsprozent der Nahrung aus. Die Fische gehörten zu den Arten *Liparis fabricii* und *Arctogadus glacialis*. Dominierend in der Nahrung der Population aus dem Barentsmeer waren Polychaeten, gefolgt von Amphipoden (Abb. 3-14). Unter den gefressenen Fischen war auch ein Individuum der eigenen Art.

Tab. 3-21: *Lycodes reticulatus*: Nahrungszusammensetzung der Population aus dem Barentsmeer. Anzahl (n), Dominanz (D_n) und Präsenz (FO) pro Nahrungstyp sowie Anzahl der untersuchten und der leeren Mägen sind angegeben. Zusätzlich ist aufgeführt, wieviel verschiedene Nahrungstypen und wieviele Partikel durchschnittlich pro Magen gefunden wurden.

Prey Type	Number	D_n [%]	FO [%]
Polychaeta	7	58.3	58.3
Amphipoda	3	25.0	25.0
Pisces	2	16.7	16.7
No. of Stomachs	20		
No. of Empty Stomachs	8		
Percent Empty	40.0		
Items per Stomach	1.0		
No. of Prey Types	3		

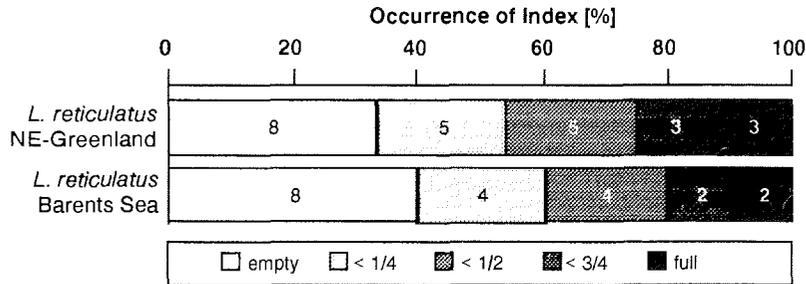


Abb. 3-13: *Lycodes reticulatus*: Prozentualer Anteil der Magenfüllungsgrade innerhalb der untersuchten Populationen. Zusätzlich sind die absoluten Anzahlen angegeben.

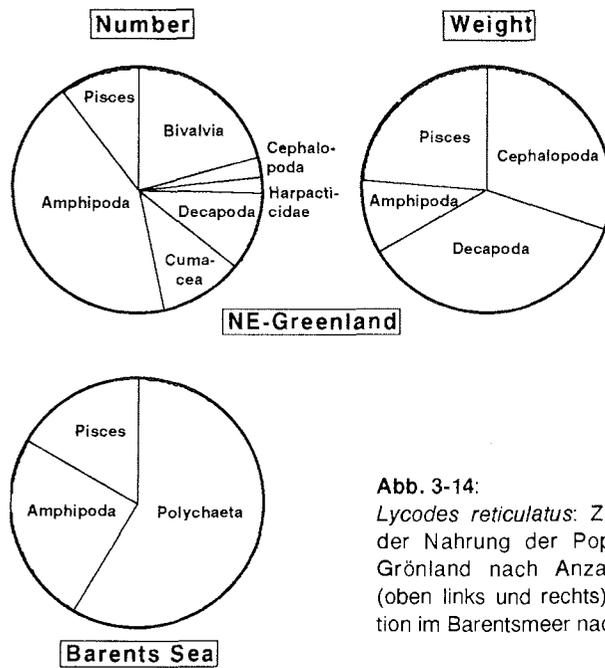


Abb. 3-14: *Lycodes reticulatus*: Zusammensetzung der Nahrung der Population vor NO-Grönland nach Anzahl und Gewicht (oben links und rechts) und der Population im Barentsmeer nach Anzahl (links).

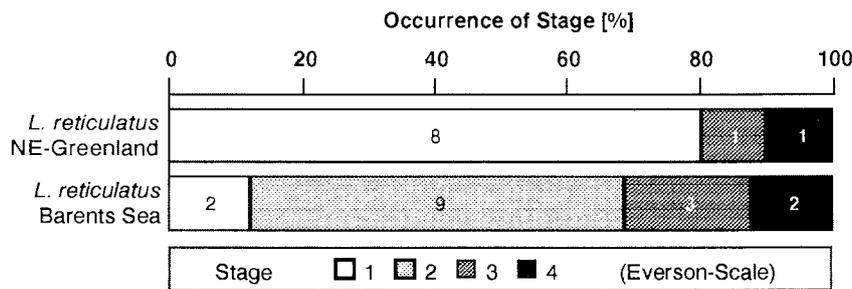


Abb. 3-15: *Lycodes reticulatus*: Prozentuale Verteilung der Reifegrade (nach EVERSON 1977b) der Weibchen innerhalb der untersuchten Populationen. Zusätzlich sind die absoluten Anzahlen angegeben.

Reife

Die Weibchen der beiden Populationen von *Lycodes reticulatus* wiesen deutliche Unterschiede im Reifezustand auf (Abb. 3-15). So waren von den zehn untersuchten Individuen der Population vor Nordost-Grönland zum Zeitpunkt des Fanges (Ende Juni bis Mitte Juli) 80% in einem unreifen Zustand. Nur ein Weibchen wurde mit fast reifen Gonaden gefunden, das Gewicht der Gonade betrug nahezu 40% des Schlachtgewichtes (Tab. 3-22). In der Population aus dem Barentsmeer waren im Fangzeitraum (Juni/Juli) über die Hälfte der Weibchen im Stadium der beginnenden Eientwicklung. 20% der Weibchen hatten Eier im Reifestadium 2. Etwas mehr als 10% wiesen Eier des Stadiums 3 auf. Bei beiden Populationen waren die Gonadosomatischen Indizes niedrig.

Tab. 3-22: *Lycodes reticulatus*: Gonadosomatische Indizes (GSI) der Weibchen aller untersuchten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte, Minima, Maxima und Standardabweichung sowie die Anzahl der untersuchten Individuen.

Population	Gonadosomatic Index of Female [% Gutted Weight]				n
	Mean	Minimum	Maximum	Std. Dev.	
NE-Greenland	4.4	0.4	37.1	11.51	10
Barents Sea	15.9	12.1	19.7	5.37	2

3.2. Diskussion

3.2.1. *Arrediellus atlanticus*

Die Art wurde fast überall in den drei Untersuchungsgebieten gefangen. Vor Nordost-Grönland trat sie nur auf den beiden südlichsten Stationen nicht auf, obwohl diese Stationen sich in den Wassertemperaturen am Boden nicht von den übrigen Stationen unterschieden. Bemerkenswert war auch ihr Fehlen in Fängen westlich von Svalbard und im Storfjord. So wurde in der Isfjordrenna in 340 m kein *Arrediellus atlanticus* gefangen, obwohl die Art dort von VON HOFSTEN (1919) als verbreitet bis in Tiefen von 400 m beschrieben wurde. Allerdings fand schon HOGNESTAD (1961) im gleichen Gebiet 1958 nur einen einzigen *Arrediellus atlanticus*. Nach EKMAN (1953) hat sich die Grenze zwischen borealen und subarktischen Gebieten seit Anfang diese Jahrhunderts nach Norden verschoben. Auch ZENKEVITCH (1963) beschreibt eine Erwärmung in der Arktis über die vergangenen vierzig Jahre. Ob dies eine Erklärung für das Verschwinden von *Arrediellus atlanticus* bei W-Spitzbergen ist, kann nur vermutet werden, zumal sich die Art in borealen Gebieten auch bei Wassertemperaturen bis zu +6°C zeigt (VON HOFSTEN 1919). Das Vorkommen in borealen Gewässern ist wohl eine sekundäre Anpassung, die Art bleibt dort kleiner (VON HOFSTEN 1919).

In den Gebieten vor Nordost-Grönland und im zentralen Barentsmeer wurden Männchen und Weibchen zu gleichen Teilen gefangen. Auf den Stationen vor N- und O-Svalbard traten dagegen wesentlich mehr Weibchen als Männchen auf. Dies steht im genauen Gegenteil zu Untersuchungen von VAN GUELPEM (1986), der vor Nordamerika bis zu viermal mehr Männchen als Weibchen fing.

Die untersuchten Individuen zeigten Unterschiede bis zu 400 Prozent in den Größen. Die größten und schwersten Individuen wurden nördlich von Svalbard gefangen, die kleinsten im weiter südlich gelegenen zentralen Barentsmeer. Männchen und Weibchen von N-Svalbard sind vier bis fünf mal schwerer als Individuen aus dem Barentsmeer. Individuen von Nordost-Grönland und Ost-Svalbard nehmen mit ihren Größen eine mittlere Stellung ein. Diese Größenunterschiede äußern sich auch in den berechneten Wachstumsparametern. *Arrediellus atlanticus* weist auch an den Küsten Grönlands und Amerikas eine Größenzunahme von Süd nach Nord auf (JENSEN 1952b, VAN GUELPEM 1986).

Bei den Männchen waren die Unterschiede zwischen berechnetem Endgewicht und gefundenem Maximalgewicht nicht sehr groß. Dagegen lagen bei den Weibchen die berechneten Endgewichte zum Teil erheblich über den gefundenen maximalen Gewicht-

ten. Dies kann ein Hinweis sein, daß die Weibchen von *Arteidiellus atlanticus* ihr Wachstumspotential nicht vollständig ausschöpfen können.

Die vier Populationen unterschieden sich erheblich im Anteil leerer Mägen. Der hohe Anteil leerer Mägen auf der Station im zentralen Barentsmeer wurde vermutlich durch die Laichperiode verursacht. Auch antarktische Fische nehmen während der Laichperiode keine Nahrung auf (SAKAKIBARA *et al.* 1989). Bei allen Populationen waren Polychaeten und Amphipoden die Hauptnahrungsbestandteile. Nur bei den großen Individuen von *Arteidiellus atlanticus* vor N-Svalbard bildeten Fische und Garnelen nach Gewicht über drei Viertel der Nahrung. Vielleicht war es den wesentlich größeren Individuen vor N-Svalbard eher möglich, diese epibenthischen Organismen zu fangen. Meist handelte es sich um juvenile Rotbarsche, die vor N-Svalbard ebenso wie die gefressenen *Pandalus borealis* in höheren Dichten auftraten als auf den übrigen Stationen (PIEPENBURG *et al.* 1992). Innerhalb der anderen Populationen wurden Fische und Garnelen nur von den größten Individuen gefressen. Die Aussage von BRISKINA (1939), daß *Arteidiellus atlanticus* im Barentsmeer überall das gleiche Nahrungsspektrum aufweist, ließ sich nicht bestätigen. Die Population vor N-Svalbard hatte ein wesentlich größeres Nahrungsspektrum als die übrigen Populationen. Einige Organismengruppen wie z. B. Echinoidea, Foraminiferen, Isopoden wurden nur von dieser Population gefressen. Das Auftreten von Foraminiferen der Gattung *Rhabdammina* kann auf deren Dominanz im Benthos der kalten und tiefen Gewässern des nördlichen Barentsmeeres zurückgeführt werden (MENZIES *et al.* 1973). Amphipoden bildeten einen wesentlichen Anteil an der Nahrung. Dies steht im Gegensatz zu den Befunden von BRISKINA (1939), die in *Arteidiellus atlanticus* wenige Amphipoden, aber einen höheren Anteil von Muscheln fand. Nur bei Individuen von O-Svalbard wurde dieser Befund bestätigt.

Die meisten der im zentralen Barentsmeer gefangenen weiblichen Individuen standen Ende Juni am Anfang der Laichperiode. Diese dauerte in den Aquarien bis zum Oktober an. Für *Arteidiellus atlanticus* im Isfjord gab VON HOFSTEN (1919) den August als Laichperiode an. Dieser Laichtermin wurde auch von ANDRIASHEV (1954) im Barentsmeer festgestellt. JENSEN (1952a) fand im Juli vor Grönland Weibchen von *Arteidiellus atlanticus* mit Eiern und schloß auf eine Laichzeit im Sommer. Von uns im Juli und August vor NO-Grönland gefangene Weibchen trugen zwar ebenfalls Eier, die sich aber in einem wesentlich früheren Reifestadium befanden. Dies wurde durch den Gonadosomatischen Index bestätigt, der unter 5% lag. Ein Weibchen der Station vor N-Svalbard laichte in den Aquarien erst Mitte November. Aus diesen Befunden und den Unterschieden beim Gonadosomatischen Index, der zum gleichen Zeitpunkt bei den südlichen und den nördlichen Populationen gefunden wurde, läßt sich vermuten, daß der Laichzeit-

punkt im Zusammenhang mit der geographischen Breite steht. Möglicherweise wird diese Verschiebung des Laichzeitpunktes von Süd nach Nord durch den in den höheren Breiten später eintretenden Sommer verursacht. Dies würde auf eine Saisonalität im Nahrungsangebot hindeuten.

Die Eier von *Arctodiellus atlanticus* sind mit einem Durchmesser von 4 mm verhältnismäßig groß. Dies entspricht der Theorie, daß in polaren Gebieten die Anzahl der Eier geringer und die Eidurchmesser größer sind als bei vergleichbaren Arten aus borealen Gebieten (RASS 1935, 1941, ANDRIASHEV 1965). Die in dieser Untersuchung bei reifen *Arctodiellus atlanticus*-Weibchen im zentralen Barentsmeer festgestellten Eizahlen fand auch ANDRIASHEV (1954). Die großen Individuen vor N-Svalbard trugen dagegen bis zu doppelt so viele Eier. Dieser Zunahme in der absoluten Fruchtbarkeit von Süd nach Nord steht eine Abnahme der relativen Fruchtbarkeit gegenüber. So wiesen Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer eine bis zweieinhalbmal höhere Anzahl Eier pro Gramm Körpergewicht auf als Weibchen vor Ost- oder Nord-Svalbard. Die Weibchen vor N-Svalbard bilden also absolut gesehen mehr Eier, diese Zunahme entspricht aber nicht ihrem größeren Körpergewicht im Verhältnis zu den Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer. Indizien für eine ähnliche Abnahme der relativen Fruchtbarkeit mit zunehmender Körpergröße gibt es artübergreifend auch bei antarktischen Fischarten (NORTH & WHITE 1987, HUBOLD 1992).

Die absoluten Eizahlen von *Arctodiellus atlanticus* liegen mit je nach Population 48 bis 216 im unteren Bereich der bei anderen arktischen Cottiden ähnlicher Größe gefunden Zahlen zwischen 80 bei *Arctodiellus scaber* (ANDRIASHEV 1954) und 2800 bei *Triglops murray* (MUSICK & ABLE 1969) bei Ei-Durchmessern von 2-3 mm. Geringere Eizahlen weist die Zoarciden-Art *Gymnelus retrodorsalis* mit 5 bis 27 Eiern auf, die Durchmesser von 4-4,5 mm haben (ANDRIASHEV 1954). Bei Antarktischen Fischarten haben Individuen der Gattung *Arctodidraco* mit 136 bis 170 Eiern die niedrigste Anzahl (EKAU 1988, KOCK & KELLERMANN 1991). Die relativen Eizahlen antarktischer Fischarten der Familien Arctodidraconidae und Channichthyidae aus dem Weddellmeer sind mit 7 bis 19 Eiern pro Gramm Körpergewicht ähnlich niedrig (EKAU 1988, KOCK & KELLERMANN 1991).

Die Unterschiede in den Populationsparametern (maximale Größe, Wachstumsgeschwindigkeit, "Index of Growth Performance", relative Fruchtbarkeit) zeigen, daß es sich bei den untersuchten Gruppen von *Arctodiellus atlanticus* der drei Stationen im Barentsmeer um getrennte Populationen im Sinne von abgegrenzten Fortpflanzungsgemeinschaften handelt. Ob Individuen anderer Populationen, die zwischen den im Barentsmeer untersuchten Stationen leben, kontinuierliche Übergänge der Populations-

parameter aufweisen, konnte nicht festgestellt werden. Zumindest deutet die intermediäre Stellung der Population von O-Svalbard bei den Wachstumsparametern darauf hin. Bei den Individuen vor NO-Grönland traten große individuelle Schwankungen der Länge und des Gewichtes pro Altersklasse auf. Dies kann ein Indiz sein, daß die untersuchten Individuen ebenfalls aus verschiedenen Populationen stammten. Der Probenumfang reichte jedoch für eine getrennte Untersuchung der Individuen nach Stationsgruppen nicht aus. Auch VAN GUELPE (1986) trennte vor der Küste Amerikas verschiedene *Arctiellus atlanticus*-Populationen. Die größten Individuen fand er ebenfalls im Norden des Untersuchungsgebietes.

Für das Auftreten der Populationen können mehrere Gründe verantwortlich sein. Die Wassertemperaturen am Boden geben keine Hinweise auf Unterschiede zwischen den nördlichen und den südlichen Stationen. Die Nahrungsbedingungen schienen jedoch auf dem Schelfabhang vor N-Svalbard besser gewesen zu sein, wie die zahlreichen *Pandalus borealis* und juvenilen Rotbarsche zeigten (PIEPENBURG *et al.* 1992). In diesem Gebiet wurden auch die höchsten Dichten von *Arctiellus atlanticus* gefunden. In den Biomassen von *Arctiellus atlanticus* zeigte sich jedoch keine eindeutige Zunahme von Süd nach Nord. Auch die Konditionsfaktoren unterschieden sich nicht zwischen den drei Populationen. Außerdem waren die großen Individuen vor N-Svalbard nicht schneller gewachsen, sondern sie wurden älter und größer. So waren bei Männchen und Weibchen die Standardlängen und Schlachtgewichte von den drei Stationen im 5. Lebensjahr noch identisch. Danach verlangsamte sich das Wachstum bei den Individuen der südlicheren Stationen. Weibchen aus dem zentralen Barentsmeer wurden im 5. Jahr, Weibchen vor O-Svalbard im 6. Jahr und Weibchen vor N-Svalbard erst im 8. Jahr geschlechtsreif. Dies kann zusammen mit der höheren relativen Fruchtbarkeit eine Erklärung für die langsameren Wachstumsraten der südlicher lebenden Individuen ab dem 5. bzw. 6. Jahr sein.

Es ist auch denkbar, daß *Arctiellus atlanticus* im zentralen Barentsmeer kleiner bleibt, weil hier die Nahrungs-Konkurrenz größer ist, verursacht durch einwandernde boreale Arten während der Sommermonate. So traten auf den südlichsten Stationen Dorsch und Schellfisch in den Fängen auf.

Ein weiterer Grund für die geringere Endgröße von *Arctiellus atlanticus* im zentralen Barentsmeer könnte eine verstärkte Mortalität für die Individuen in diesem Gebiet sein. Eine hohe Mortalität kann die Investition von Zeit und Energie in Wachstum zu mehr Größe unrentabel machen, da diese Energie nicht in Form einer erhöhten Fruchtbarkeit zurückerhalten wird (KOZŁOWSKI 1992). Die natürliche Mortalität könnte durch einen größeren Feinddruck erhöht sein. So treten im zentralen Barentsmeer neben anderen

Arten vermehrt Dorsche auf, die auch *Arteidiellus atlanticus* fressen (MEHL 1991). Eine andere Möglichkeit für eine höhere Mortalität stellt der größere Fischereidruck im zentralen Barentsmeer dar. Im Gebiet des zentralen Barentsmeers findet vor allem im Sommer eine intensive Fischerei statt (DRAGESUND & GJØSÆTER 1988, WESLAWSKI *et al.* 1990).

Trotz der offensichtlichen Unterschiede zwischen den vier Populationen kann die *Arteidiellus atlanticus* zusammenfassend so beschrieben werden: Es handelt sich um eine klein- und langsamwüchsige Art. Die Nahrung besteht vornehmlich aus Polychaeten und Amphipoden. Lediglich die größten Individuen fressen auch juvenile Fische und Garnelen. Die Reife tritt erst in relativ hohem Alter ein. Die Weibchen legen ab dem Sommer bis in den Herbst hinein wenige große Eier. Beides deutet auf eine k-Strategie der Lebensweise hin.

3.2.2. *Arteidiellus uncinatus*

Die Arten *Arteidiellus uncinatus* und *Arteidiellus atlanticus* wurden in der Vergangenheit häufig nicht getrennt, die Namen wurden synonym verwendet. Die Arbeiten von MCALLISTER (1962) und VAN GUELPEN (1986) konnten jedoch zeigen, daß es sich um zwei getrennte Arten handelt. Die kleineren Individuen ähneln sich stark im Aussehen. Das erschwerte auch in dieser Arbeit die Bestimmung, die aber mit Hilfe des Bestimmungsschlüssels von VAN GUELPEN (1986) sicher durchgeführt werden konnte.

Arteidiellus uncinatus wurde nur vor NO-Grönland und dort in geringen Mengen gefangen. Die Art ist mit einem maximalen Gewicht von 3,5 Gramm und einer maximalen Standardlänge von 54 mm (Totallänge 66 mm) sehr kleinwüchsig. Auch die von VAN GUELPEN (1986) untersuchten Individuen der amerikanischen Küste gingen nicht über diesen Größenbereich hinaus. JENSEN (1952a) fing dagegen vor West-Grönland ein Individuum mit einer Totallänge von 100 mm. Da im Fang nur zwei Männchen auftraten, können über geschlechts-spezifische Unterschiede im Wachstum keine Aussagen gemacht werden. Das größte gefangene Individuum war ein Männchen.

In den untersuchten Mägen wurden Polychaeten und kleine Amphipoden gefunden, die Nahrung ähnelt somit der von *Arteidiellus atlanticus*. Die im Juli gefangenen Fische waren in einem niedrigen Reifestadium, so daß als Laichzeitpunkt Spätsommer bis Herbst angenommen werden kann. Die Laichperiode der *Arteidiellus uncinatus* Weibchen vor der amerikanischen Küste liegt dagegen im Sommer (BACKUS 1957, VAN GUELPEN 1986).

3.2.3. *Lycodes reticulatus*

Lycodes reticulatus war in beiden Untersuchungsgebieten eine weit verbreitete Art. Auch bei dieser Art gab es regionale Unterschiede in den gefangenen Größen. Die größten Tiere wurden vor NO-Grönland gefangen, sie waren bis zu fünfmal schwerer als die größten gefangenen Individuen aus dem Barentsmeer. Der Medianwert des Schlachtgewichtes lag bei den Individuen von NO-Grönland um ein Drittel über dem der Fische aus dem Barentsmeer. Bei den gefundenen maximalen Standardlängen war der Unterschied nicht so groß, die Medianwerte der Standardlängen waren identisch. ANDRIASHEV (1954) fand im Barentsmeer ebenfalls maximale Standardlängen von 30 cm. Vor Labrador und Neufundland wird *Lycodes reticulatus* mit Längen bis zu 75 cm wesentlich größer (MOMBECK 1983, MOROSOVA 1982). Dort war die mittlere Standardlänge von 40 cm größer als die in dieser Untersuchung vor NO-Grönland maximal gefundene Länge von 37 cm. MOROSOVA (1982) fand einen Größengradienten der Population vor Neufundland, dort traten in den Fängen im Süden größerer Tiere auf als im Norden.

Während im Barentsmeer Weibchen und Männchen zu gleichen Teilen in den Fängen auftraten, überwogen in den Fängen vor Nordost-Grönland Männchen um das Zweifache. Bei beiden Populationen gab es dagegen keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in den Längen pro Altersklasse. Innerhalb der Population vor NO-Grönland bildeten die fünf größten Tiere eine von den übrigen gefangenen Individuen abgesetzte Größenklasse. Es handelte sich um sehr alte Männchen.

Aus den identischen mittleren Konditionsfaktoren beider Populationen kann geschlossen werden, daß es sich bei der Population aus dem Barentsmeer nicht um kümmernde Individuen handelt. Auch die Geschwindigkeit des Gewichtswachstums war recht ähnlich. Die berechneten Endgewichte und -längen wichen bei beiden Populationen nicht weit von den tatsächlich gefundenen maximalen Werten ab. Die Individuen beider Populationen schöpfen ihr Wachstumspotential also weitgehend aus.

Hinsichtlich der Ernährung gab es große Unterschiede. So war der Anteil der leeren Mägen bei *Lycodes reticulatus* des Barentsmeeres um fast zehn Prozent höher, die Tiere hatten nur halb so viele Partikel im Magen und die Nahrung war nicht so divers. Auffallend war, daß nur Individuen aus dem Barentsmeer Polychaeten gefressen hatten, jedoch keine Decapoden.

Zusammenfassend können folgende Merkmale für die Art *Lycodes reticulatus* in den beiden Untersuchungsgebieten beschrieben werden: Die Wachstumsraten sind sehr niedrig. Die Nahrung besteht zu großen Teilen aus vagilen Organismen wie Decapoden, Fischen und Amphipoden.

3.2.4. Die Unterschiede der untersuchten Arten im Vergleich zu anderen Fischarten

Zum Vergleich der Wachstumsparameter von *Arteidiellus atlanticus*, *Arteidiellus uncinatus* und *Lycodes reticulatus* untereinander sowie mit den Parametern anderer Arten wurden Wachstumsgeschwindigkeit und theoretisches Endgewicht in dem von PAULY (1979) entwickelten "Auximetrischen Netz" aufgetragen (Abb. 3-16). Das schnellste Gewichtswachstum zeigten Männchen von *Arteidiellus atlanticus* aus dem zentralen Barentsmeer, gefolgt von *Arteidiellus uncinatus*. Am langsamsten wuchsen *Lycodes reticulatus* vor NO-Grönland. Dagegen erreichten letztere mit über 400 g die höchsten Endgewichte, während *Arteidiellus uncinatus* mit nur 3 g hundertmal leichter sind. Der Index P der Wachstumsleistung (Index of Growth Performance, PAULY 1979), der Wachstumsgeschwindigkeit und Endgewicht zusammenfaßt, war bei den drei Arten sehr unterschiedlich. *Lycodes reticulatus* hatte die höchste Wachstumsleistung, *Arteidiellus uncinatus* dagegen die niedrigste und die verschiedenen Populationen von *Arteidiellus atlanticus* lagen dazwischen.

Ein Vergleich mit arktischen Bodenfischen muß sich wegen mangelnder Wachstumsdaten auf die Art *Myoxocephalus scorpius* beschränken. Die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Art liegt bei 0,17 - 0,18, ist also vergleichbar mit den Raten von *Arteidiellus atlanticus*. In den Wachstumsraten von *Myoxocephalus scorpius* von der Küste von Labrador bei Temperaturen um 0°C und aus der Ostsee gibt es keine Unterschiede (LAMP 1966, ENNIS 1970b). Aber die arktischen Individuen dieser Art werden doppelt so groß und doppelt so alt wie die Individuen aus der Ostsee. Dies gleicht den eigenen Befunden bei *Arteidiellus atlanticus*, wo die nördlichen Populationen ebenfalls größer und älter werden.

Im Vergleich der Wachstumsdaten der untersuchten arktischen Arten zu denen aller übrigen marinen Fischarten im Auximetrischen Netz zeigen sich erhebliche Unterschiede. Nur die Wachstumsparameter von *Arteidiellus uncinatus* sowie der Männchen von *Arteidiellus atlanticus* vor NO-Grönland und aus dem zentralen Barentsmeer fallen in den Bereich nicht-polarer Fischarten. Ihre Wachstumsdaten sind am ehesten vergleichbar mit einer Cyprinodontiden-Art aus dem Süßwasser (*Gambusia affinis*, P=0,23) und einer Myctophiden-Art (*Myctophum punctatum*, P=0,33) (PAULY 1979). Die P-Werte von *Arteidiellus uncinatus* und der Männchen dieser beiden *Arteidiellus atlanticus* Populationen sind niedriger als der Minimalwert von antarktischen Fischen aus dem Weddellmeer (*Trematomus scotti*, P=0,73) (EKAU 1988).

In den Bereich von antarktischen Fischen aus dem Weddellmeer fallen die Wachstumsparameter der beiden Populationen von *Lycodes reticulatus*, sowie einiger Populationen von *Arteidiellus atlanticus*. Die Wachstumsleistungen von *Lycodes reticulatus* sind ver-

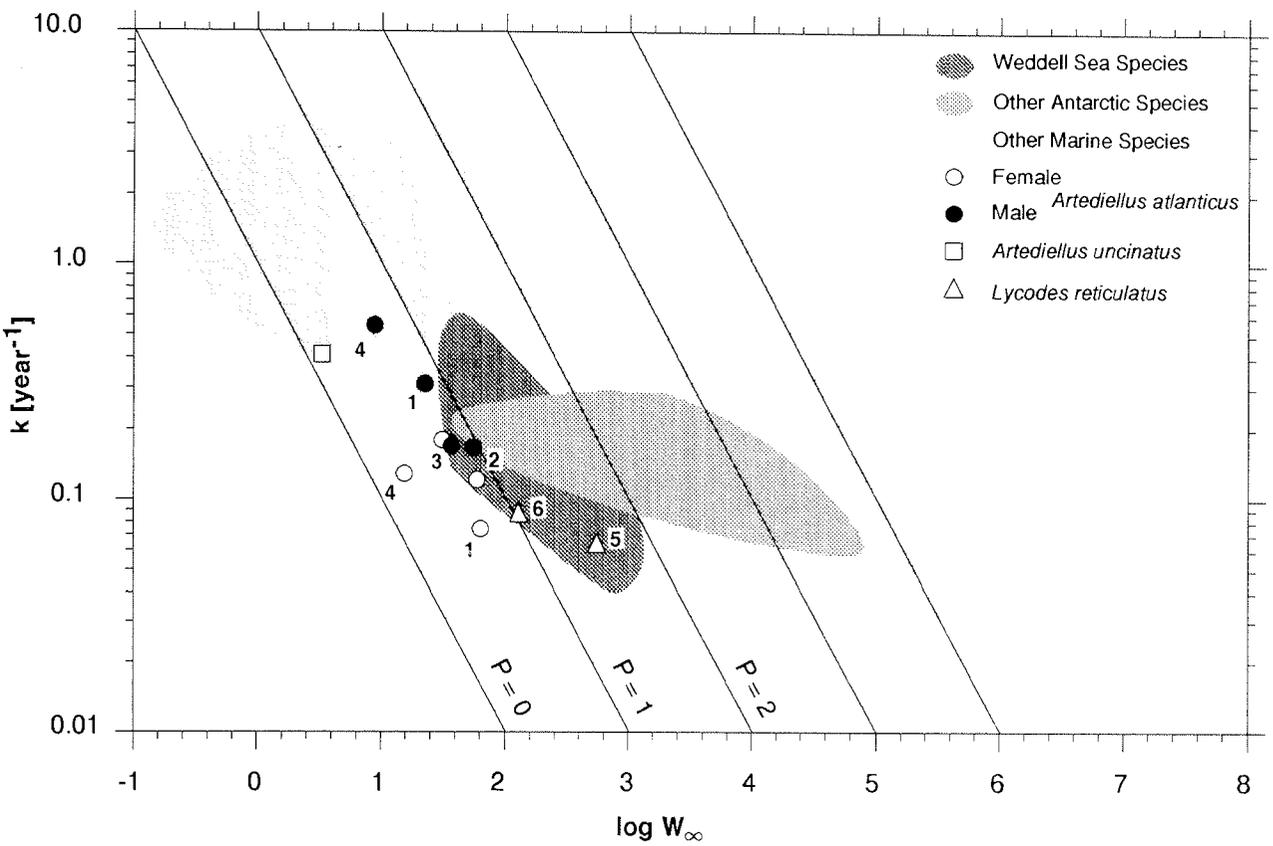


Abb. 3-16: Die Wachstumsleistung P der Populationen aller untersuchten Arten, eingetragen in das Auximetrische Netz nach PAULY (1979). Die verschiedenen Populationen von *Arctodiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* sind mit Ziffern bezeichnet: 1: NO-Grönland; 2: N-Svalbard; 3: O-Svalbard; 4: zentrales Barentsmeer; 5: NO-Grönland; 6: Barentsmeer.
 Quellen: Wachstumsdaten der Fische aus dem Weddellmeer und der übrigen Antarktis aus HUBOLD (1992); übrige Arten aus PAULY (1979).

gleichbar zu denen vieler *Trematomus*-Arten (EKAU 1988). Die Lebensdauer der Arten *Arctodiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* ist mit 20 bis 35 Jahren recht hoch. Sie gleicht dem bei antarktischen Fischarten wie *Trematomus spec.* und *Aethotaxis mitopteryx* gefundenen Alter von über 20 bis zu 35 Jahren (EKAU 1988).

Die Wachstumsdaten von *Arctodiellus atlanticus*-Weibchen der Populationen vor NO-Grönland und aus dem zentralen Barentsmeer fallen völlig aus dem Rahmen bisher untersuchter Fischarten. Mit ihren niedrigen Endgewichten, kombiniert mit sehr geringen Wachstumsraten, erweitern sie den Bereich mariner Fischarten im Auximetrischen Netz.

Alle drei untersuchten Arten sind carnivor. Die Nahrungsanalysen haben gezeigt, daß sowohl *Arctodiellus atlanticus* als auch *Lycodes reticulatus* opportunistische Fresser sind, da zwischen den einzelnen Populationen zum Teil große Unterschiede bestanden. Während die Nahrung von *Arctodiellus atlanticus* vorwiegend aus sich langsam oder gar nicht bewegenden Organismen (Polychaeta, Gastropoda, Bivalvia) bestand, fraßen *Lycodes reticulatus* vermehrt vagile Tiere wie Garnelen und Fische. Diese Unterschiede sind jedoch fließend, denn große *Arctodiellus atlanticus* fraßen ebenfalls Garnelen und kleine Fische, während in den Mägen von kleinen *Lycodes reticulatus* aus dem Barentsmeer viele Polychaeten gefunden wurden. Amphipoden bildeten bei allen Arten einen wichtigen Teil der Nahrung. ATKINSON & PERCY (1992) fanden ebenfalls, daß die Nahrung arktischer Cottiden und Zoarciden hauptsächlich von epibenthischen Invertebraten, wie Crustaceen, Polychaeten und Muscheln gebildet wird. Auch Bodenfische des antarktischen Schelfs sind vorwiegend Benthosfresser (DANIELS 1982, SCHWARZBACH 1988).

4. LABORUNTERSUCHUNGEN

Über 150 Fische aus 15 Arten wurden im Rahmen dieser Arbeit gehältert, viele Individuen über einen Zeitraum von mehr als zweieinhalb Jahren. Die Überlebensraten waren von Art zu Art stark verschieden. So überlebten Fische der Gattung *Triglops* (Cottidae) nur wenige Tage in den Aquarien, die meisten starben bereits an Bord während der Expeditionen. Gerade in den ersten ein bis drei Wochen nach den Fängen war die Sterberate sehr hoch, bedingt durch Fang-Streß sowie eventuelle innere Verletzungen. Andere Arten dagegen ließen sich gut hältern und wiesen nach den ersten Wochen nur geringe Sterblichkeitsraten auf, darunter *Arteidiellus atlanticus*, *Arteidiellus uncinatus*, *Lycodes reticulatus*, *Lycodes pallidus* und *Lycodes seminudus*. Individuen dieser Arten nahmen auch regelmäßig Nahrung auf. Für den schonenden Fang von Fischen mit Schwimmblasen, zum Beispiel Gadiden wie *Boreogadus saida* und *Arctogadus glacialis*, waren die für diese Untersuchungen verwendeten Agassiz- und Grunschleppnetz-Trawls nicht geeignet. Bis auf zwei Ausnahmen starben alle Gadiden nach wenigen Stunden. Die beiden überlebenden Individuen konnten aber fast ein Jahr gehältert werden.

4.1. Ergebnisse

4.1.1. Verhalten

Während der Hälterung konnte das Verhalten beobachtet werden. Die hier hauptsächlich untersuchten Arten *Arteidiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* verhielten sich in Ruhe und bei der Nahrungsaufnahme sehr verschieden. Während die Art *Arteidiellus atlanticus* fast ausschließlich bewegungslos in den Hälterungsaquarien verharrte, zeigten Individuen von *Lycodes reticulatus* einen wesentlich höheren Grad von Spontanaktivität.

Bei Individuen von *Arteidiellus atlanticus* mußte das Futter direkt vor ihrem Maul bewegt werden, um sie zum Zuschnappen zu veranlassen. Geschah die Bewegung in einiger Entfernung, zeigten die Individuen manchmal nach einiger Zeit eine erhöhte Aufmerksamkeit, indem sie den Kopf etwas anhoben, die Augen nach vorne richteten und die Rückenflosse aufstellten. Trotzdem näherten sich die Fische nicht der Pinzette, sondern warteten, bis die Pinzettenspitze unmittelbar vor ihrem Maul bewegt wurde. Das Zuschnappen erfolgte sehr plötzlich und ohne vorher erkennbare Verhaltensänderung.

Individuen von *Lycodes reticulatus* zeigten schon nach wenigen Wochen der Hälterung eine erhöhte Aktivität, sobald sich eine Person den Aquarien näherte. Wurde ein Nah-

rungsbrocken mit der Pinzette in das Aquarium gehalten, näherten sie sich aus größerer Entfernung der Pinzette und nahmen die Nahrung auf. Die Fische fraßen auch während sie an der Wasseroberfläche umherschwammen. Die Schwimmbewegungen waren dabei eher langsam, die Individuen erhöhten aber ihre Geschwindigkeit, wenn man die Pinzette von ihnen wegbewegte. Dieses Verhalten zeigten auch einige Individuen von *Lycodes pallidus* jedoch keine von *Lycodes seminudus* oder *Lycodes eudipleurostictus*. Das Zuschnappen geschah sehr schnell. Auf dem Boden liegende Nahrungsbrocken wurden nur von einigen *Lycodes reticulatus* Individuen aufgenommen.

4.1.2. Larvenökologie von *Artediellus atlanticus*

Weibchen von *Artediellus atlanticus* aus dem zentralen Barentsmeer legten während der Hälterung Mitte August bis Mitte September 1991 mehrere Eipakete. Ablaichen und Befruchtung konnten nicht beobachtet werden. Aus den Eiern schlüpfte sieben Monate später am 30.3.1992 die erste Larve. Zehn weitere Larven schlüpften zwischen dem 1.4. und 3.4.1992. Eine zwölfte Larve schlüpfte am 13.4.1992. Die Larven stammten aus verschiedenen Gelegen. Die Eier waren in einem Ablaichkasten isoliert in den normalen Hälterungsaquarien bei 0°C inkubiert worden. Insgesamt wurden über 100 Eier inkubiert, der Großteil entwickelte sich jedoch nicht, was sich in einer Trübung und späteren Blaufärbung äußerte. Diese Eier wurden entfernt. Die ersten Augenflecken der Larven zeigten sich bereits Mitte Oktober 1991. Eine Bewegung der Larven in den Eiern konnte ab Mitte November 1991 beobachtet werden. Zu diesem Zeitpunkt war die Eizahl bereits auf 15 reduziert. Nachdem alle Larven geschlüpft waren, wurden sie in ein 2 Liter fassendes Gefäß umgesetzt, das ebenfalls bei 0°C gehalten wurde. Über einen Zeitraum von 100 Tagen wurden die Larven einmal wöchentlich im Hälterungsraum unter einem Stereomikroskop mit einem Okkularmikrometer vermessen. Dazu wurden sie mit einer großen Pipette in ein kleines Glasschälchen umgesetzt.

Die Larven waren zum Zeitpunkt des Schlupfes in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium (Abb. 4-1). Ihre Totallängen lagen zwischen 10,6 und 12,4 mm. Sie besaßen einen mittelgroßen Dottersack, in dem zum Teil Ölkugeln sichtbar waren. Nach 60 Tagen war der Dottersack nicht mehr sichtbar, der Inhalt demnach aufgezehrt. Im Aussehen ähnelten sie den adulten Tieren, das Muster der starken Pigmentierung glich dem der Elterntieren. Das Blut war pigmentiert. Bereits beim Schlupf war ein Maul vorhanden. Alle Flossen waren gut entwickelt. Die Anzahl der Flossenstrahlen in den Pectoralen erhöhte sich von 15 bis 16 zum Zeitpunkt des Schlupfes auf 18 bis 20 Strahlen nach 100 Tagen. Die Messung der Standardlängen der Larven über einen Zeitraum von drei Monaten ergab ein Wachstum von 0,015 mm pro Tag (Abb. 4-2). Nach 100 Tagen

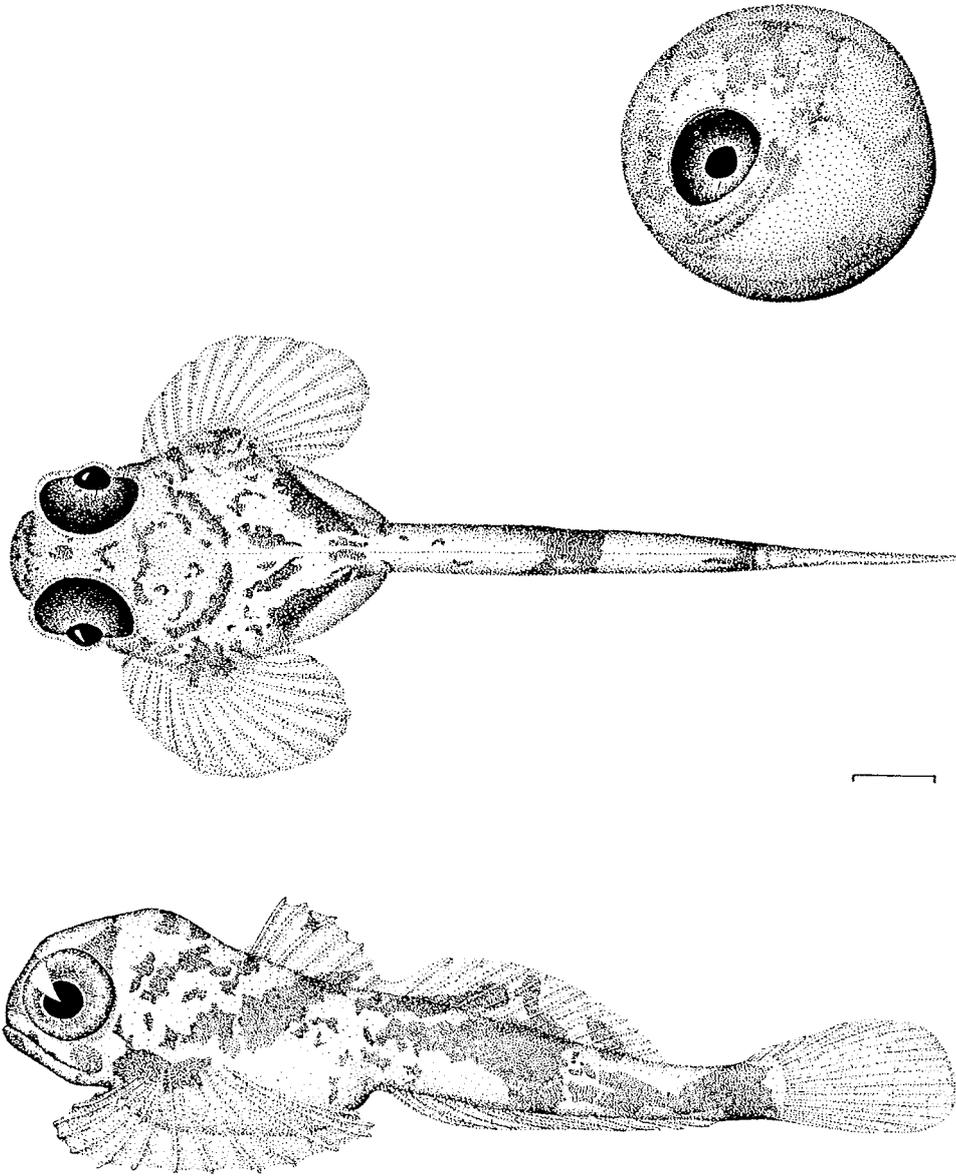


Abb. 4-1: *Ardiellus atlanticus*: Habituszeichnungen eines Eis kurz vor dem Schlupf der Larve (oben) und einer ein Tag alten Larve (Mitte: Dorsalansicht; unten Lateralansicht). Länge des Maßstabes 1 mm.

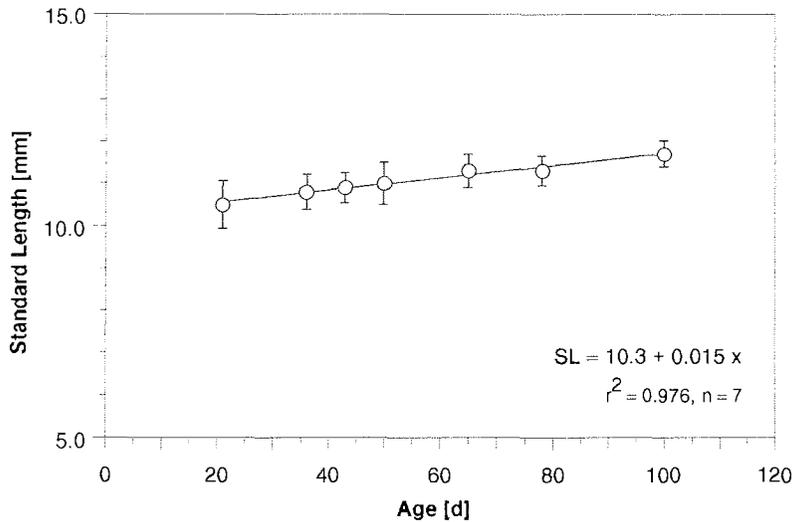


Abb. 4-2: *Ardiellus atlanticus*: Wachstum der Larven. Aufgetragen ist die mittlere Standardlänge von zwölf Larven (\pm Standardabweichung) gegen das Alter in Tagen. Der Schlupfzeitpunkt (1.4.1992) entspricht dem Alter null. Die Formel gibt die lineare Regression der Standardlänge gegen das Alter wieder. Angegeben sind außerdem das Bestimmtheitsmaß und die Anzahl der Wertepaare.

wiesen die Larven eine mittlere Standardlänge von 11,3 mm und eine mittlere Totallänge von 13,7 mm auf.

Die Larven zeigten eine rein benthische Lebensweise. Im Verhalten und in der Aktivität unterschieden sie sich nicht von den adulten Tieren. Sie lagen wie diese auf dem Grund, wobei sie sich mit den Brustflossen abstützten. Bei Störung schwammen sie in gleicher Weise wie die Adulten mit schnellen Schwanzschlägen fluchtartig nach oben. Ihre Ausdauer war nicht sehr groß, nach wenigen Sekunden stellten sie die Schwimmbewegungen ein und sanken auf den Boden zurück. Vor einem derartigen Fluchtschwimmen legten sie durch kurze Schläge mit der Schwanzflosse unter Zuhilfenahme der Brustflossen rutschend eine kurze Strecke zurück.

Drei bis vier Wochen nach dem Schlupf wurde mit Fütterungsversuchen begonnen. Das angebotene Futter bestand aus *Artemia*-Nauplien und Aufzucht-Trockenfutter. Die Larven reagierten mit einer erhöhten Bewegungsaktivität auf die Anwesenheit der Nauplien, die sich für etwa zehn Minuten im kalten Wasser bewegten. Eine Aufnahme des Futters durch die Larven konnte jedoch nicht beobachtet werden. Mitte September 1992, ein halbes Jahr nach dem Schlupf, starben gleichzeitig alle Larven. Die Ursache hierfür konnte nicht geklärt werden.

4.1.3. Wachstum

Die untersuchten Individuen von *Lycodes reticulatus* fraßen mehr und wiesen ein größeres Wachstum auf als diejenigen von *Arctiellus atlanticus* (Tab. 4-1). Die sieben untersuchten *Arctiellus atlanticus* zeigten über den Untersuchungszeitraum von 126 Tagen nur geringe Gewichtsveränderungen. Fünf Individuen verloren sogar zwischen 0,01 und 0,04% ihres Körpergewichtes pro Tag (%KG d⁻¹), obwohl sie zwischen 0,11 und 0,26%KG d⁻¹ an Nahrung aufnahmen. Die beiden anderen Individuen wuchsen mit Raten von 0,02 beziehungsweise 0,04%KG d⁻¹ und fraßen 0,20 bzw. 0,32%KG d⁻¹.

Die acht untersuchten *Lycodes reticulatus* fraßen regelmäßig und nahmen zwischen 0,63 und 1,03%KG d⁻¹ an Nahrung auf. Sie wuchsen mit Raten zwischen 0,08 und 0,33%KG d⁻¹. Die höchste Wachstumsrate wies ein 25,5 g schweres Individuum vom Schelf NO-Grönlands auf, es hatte die zweithöchste Rate der Nahrungsaufnahme. Das kleinste Individuum (3,5 g) fraß mit mehr als 1% des Körpergewichtes pro Tag am meisten. Die Wachstumsrate dieses Individuums war die dritthöchste.

Tab. 4-1: Ergebnisse der Wachstumsversuche im Labor. Angegeben sind das Naßgewicht der untersuchten Individuen zu Beginn der Versuche, die mittlere Wachstumsrate pro Tag und die mittlere Rate der Nahrungsaufnahme pro Tag. Alle Angaben in Prozent des mittleren Naßgewichtes eines Individuums für die jeweilige Versuchsperiode von 42 Tagen. Insgesamt dauerten die Versuche 146 Tage.

Species	Region Of Catch	Initial Wet Weight [g]	Growth Rate [% WW d ⁻¹]	Feeding Rate [% WW d ⁻¹]
<i>Arctiellus atlanticus</i>	Centr. Bar. Sea	1.2	-0.04	0.25
	Centr. Bar. Sea	3.8	-0.04	0.11
	Centr. Bar. Sea	9.6	-0.01	0.26
	Centr. Bar. Sea	12.4	0.04	0.32
	N-Svalbard	39.3	-0.04	0.12
	N-Svalbard	43.0	0.02	0.13
	N-Svalbard	51.9	-0.01	0.20
<i>Lycodes reticulatus</i>	Centr. Bar. Sea	3.5	0.19	1.03
	Centr. Bar. Sea	18.9	0.09	0.70
	Centr. Bar. Sea	19.7	0.08	0.63
	NE-Greenland	25.5	0.33	0.84
	Centr. Bar. Sea	29.8	0.09	0.65
	NE-Greenland	30.9	0.18	0.82
	Centr. Bar. Sea	39.2	0.10	0.66
	Centr. Bar. Sea	58.5	0.08	0.76

4.1.4. Respiration

Respiration und Aktivität wurden von 21 Individuen der Gattung *Arteidiellus* und 32 der Gattung *Lycodes* gemessen. Die Dauer aller Respirationmessungen betrug zwischen sechs Stunden bei Fischen mit kurzer und 48 Stunden bei Fischen mit langer Eingewöhnungsphase. Diese Phase äußerte sich in einem hohen Sauerstoffverbrauch zu Beginn des Versuches und einer stetigen Abnahme der Atmungsintensität, bis die Respiration rate ein stabiles Niveau erreichte. Aus den zahlreichen Einzelversuchen wird pro Art ein typischer Verlauf von Respiration und Aktivität für ein Individuum aufgeführt. Jeder Meßpunkt (Kreis) in der Grafik stellt den **relativen Sauerstoffverbrauch** ($\text{O}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$) über eine Periode von fünf, zehn oder fünfzehn Minuten dar. Senkrechte Linien markieren die Anzahl der Bewegungen pro Stunde für die gleiche Meßperiode. Der Mittelwert aus allen Einzelwerten des Sauerstoffverbrauches, die in Perioden gemessen wurden, während derer keine Bewegungsaktivität auftrat, ist der **relative Standard-Sauerstoffverbrauch** ($\text{O}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$). Dabei wurde die Eingewöhnungsphase nicht berücksichtigt. Für jede Art wurde außerdem die Abhängigkeit des **absoluten Standard-Sauerstoffverbrauches** (O_2h^{-1}) vom Körpergewicht der gemessenen Individuen berechnet.

Arteidiellus atlanticus

Das Gewicht der 17 untersuchten *Arteidiellus atlanticus* lag zwischen 0,7 und 51,4 g (Tab. 4-2). Somit wurde ein weiter Bereich abgedeckt. Die untersuchten Tiere entstammten den Populationen vor Nordost-Grönland, nördlich von Svalbard und aus dem zentralen Barentsmeer.

Die meisten *Arteidiellus atlanticus* beruhigten sich schon ein bis zwei Stunden nach dem Einsetzen in die Kammer (Abb. 4-3). Der Sauerstoffverbrauch nahm während dieser Zeit kontinuierlich ab und blieb anschließend konstant. Nach der Beruhigungsphase

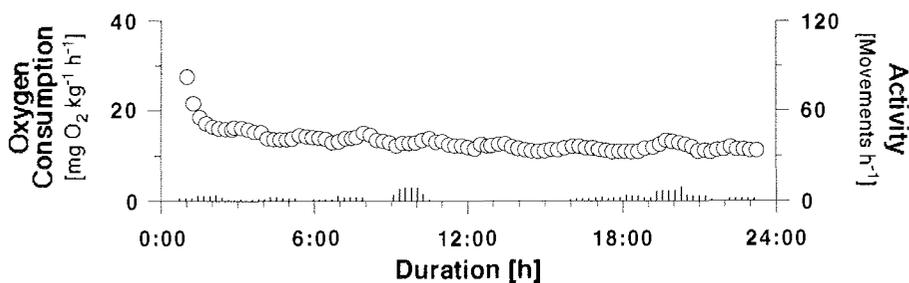


Abb. 4-3: *Arteidiellus atlanticus*: Typischer Verlauf eines Respirationsversuches. Aufgetragen sind die relative Respirationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 39,3 g.

Tab. 4-2: *Arteidiellus*: Übersicht über die Sauerstoffverbrauchsmessungen aller Individuen. Für jeden Versuch sind Fischart, Herkunftsgebiet, Gewicht, Kammervolumen, Mittelwert des Standard-Sauerstoffverbrauches, Standardabweichung sowie die Anzahl der Meßwerte angegeben.

Species	Region of Catch	Wet Weight [g]	Vol. of Chamber [ml]	Standard Oxygen Consumption [mg O ₂ kg ⁻¹ h ⁻¹]		
				Mean	Std Dev.	n
<i>Arteidiellus atlanticus</i>	N-Svalbard	0.7	84	20.8	0.56	14
	Centr. Bar. Sea	1.1	84	20.8	0.65	11
	Centr. Bar. Sea	1.2	84	16.8	0.34	8
	NE-Greenland	3.0	215	16.6	1.61	47
	Centr. Bar. Sea	4.2	215	19.0	0.26	13
	Centr. Bar. Sea	5.4	215	12.8	0.28	16
	Centr. Bar. Sea	6.2	215	13.1	0.16	7
	Centr. Bar. Sea	6.6	215	13.2	0.49	13
	Centr. Bar. Sea	10.1	215	10.6	0.29	9
	NE-Greenland	10.6	694	10.1	0.74	24
	Centr. Bar. Sea	12.8	215	10.7	0.16	12
	NE-Greenland	20.9	694	13.1	0.65	33
	NE-Greenland	28.0	694	9.6	0.25	15
	NE-Greenland	28.0	694	10.4	0.42	18
	N-Svalbard	39.3	2 435	11.8	0.53	18
N-Svalbard	45.9	2 435	9.6	0.41	21	
N-Svalbard	51.4	2 435	9.4	0.47	30	
<i>Arteidiellus uncinatus</i>	NE-Greenland	1.2	215	20.9	0.46	17
	NE-Greenland	1.9	215	22.3	0.83	24
	NE-Greenland	3.7	215	19.7	1.23	72
	NE-Greenland	3.7	215	19.4	1.31	19

zeigten fast alle Tiere kaum Aktivität, sie bewegten sich nur selten in der Kammer. Die eingenommene Position wurde häufig über viele Stunden bewegungslos beibehalten. Die gemessenen relativen Standard-Sauerstoffverbräuche lagen zwischen knapp 10 mg O₂h⁻¹kg⁻¹ für große und etwas über 20 mg O₂h⁻¹kg⁻¹ für die kleinsten Individuen (Tab. 4-2). Die Abhängigkeit des absoluten Sauerstoffverbrauches vom Gewicht der Tiere wurde für alle Individuen zusammen berechnet (Abb. 4-4): Der relative Verbrauch pro Gewichtseinheit nahm mit zunehmender Größe ab, der Exponent der Respirations-Gewichts-Beziehung beträgt 0,82. Trotz der Größenunterschiede zwischen den Populationen gab es keine signifikanten Unterschiede in den Gewichtsbeziehungen des Standardstoffwechsels (ANCOVA, p=0,598).

Arteidiellus uncinatus

Die vier untersuchten *Arteidiellus uncinatus* waren zwischen einem und knapp vier Gramm schwer (Tab. 4-2). Dies entsprach dem Gewichtsbereich in der Population. Alle Tiere stammten aus Fängen vor Nordost-Grönland. Die Versuchstiere verhielten sich nach einer Beruhigungsphase von ein bis drei Stunden extrem ruhig in den Kammern (Abb. 4-5). So zeigte auch der Sauerstoffverbrauch kaum Schwankungen, ein stabiles

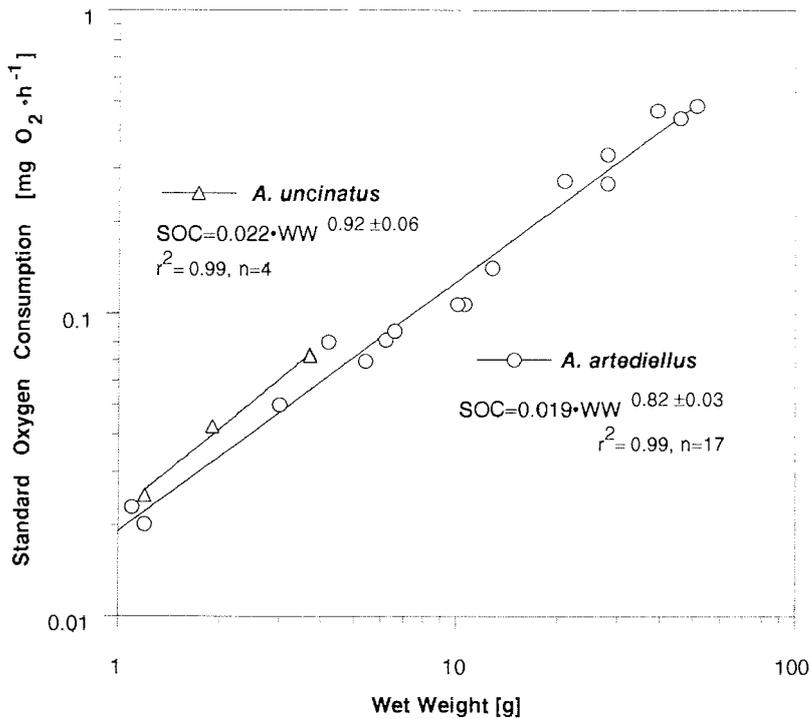


Abb. 4-4: *Arteidiellus atlanticus* und *Arteidiellus uncinatus*: Abhängigkeit des absoluten Standard-Sauerstoffverbrauches (SOC) vom Naßgewicht (WW). Angegeben sind die mittels Regression errechneten Exponentialfunktionen sowie die Bestimmtheitsmaße und Anzahlen der Wertepaare.

Niveau wurde rasch erreicht. Der relative Standard-Sauerstoffverbrauch lag um $20 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ (Tab. 4-2). Die absolute Respirationsrate nahm mit zunehmendem Gewicht ab, der Exponent der Respirations-Gewichts-Beziehung beträgt 0,92 (Abb. 4-4).

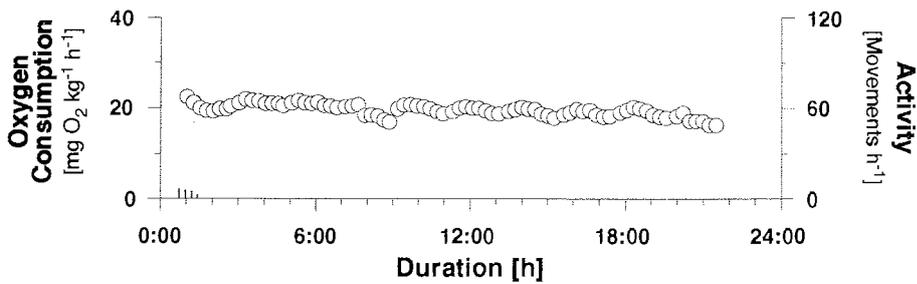


Abb. 4-5: *Arteidiellus uncinatus*: Typischer Verlauf eines Respirationsversuches. Aufgetragen sind die relative Respirationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 3,7 g.

Lycodes reticulatus

Von den 14 gemessenen *Lycodes reticulatus* waren je die Hälfte auf dem nordost-grönländischen Schelf sowie im Barentsmeer gefangen worden. Das Gewicht der untersuchten Tiere reichte von 3 bis 380 g, damit wurde das in den Fängen aufgetretene Gewichtsspektrum gut abgedeckt (Tab. 4-3).

Bei vielen Individuen dauerte es mehr als einen Tag, bis sie sich an die Kammer gewöhnt hatten (Abb. 4-6). Während dieser Zeit sanken sowohl Aktivität als auch Respirationsrate von sehr hohen Werten zu Beginn der Messungen allmählich ab. Auch

Tab. 4-3: *Lycodes*: Übersicht über die Sauerstoffverbrauchsmessungen aller Individuen. Für jeden Versuch sind Fischart, Herkunftsgebiet, Gewicht, Kammervolumen, Mittelwert des Standard-Sauerstoffverbrauches, Standardabweichung sowie die Anzahl der Meßwerte angegeben.

Species	Region of Catch	Wet Weight [g]	Vol. of Chamber [ml]	Standard Oxygen Consumption [mg O ₂ kg ⁻¹ h ⁻¹]		
				Mean	Std Dev.	n
<i>Lycodes reticulatus</i>	Centr. Bar. Sea	3.0	215	23.1	0.28	18
	Centr. Bar. Sea	3.4	215	25.9	0.45	33
	NE-Greenland	11.0	2 435	31.0	1.98	23
	NE-Greenland	16.6	2 435	22.5	1.19	18
	Centr. Bar. Sea	19.1	2 435	25.2	0.75	11
	N-Svalbard	20.9	2 435	22.1	0.44	19
	W-Svalbard	31.9	2 435	16.9	0.49	21
	NE-Greenland	32.0	2 435	18.5	1.12	17
	NE-Greenland	32.0	2 435	18.7	0.80	26
	Centr. Bar. Sea	38.5	2 435	28.4	0.86	13
	N-Svalbard	51.6	2 435	21.3	0.22	16
	NE-Greenland	203.9	23 900	33.0	0.89	8
NE-Greenland	377.2	23 900	31.7	1.07	20	
NE-Greenland	377.3	23 900	26.2	1.32	12	
<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	N-Svalbard	3.3	215	15.3	0.25	10
	N-Svalbard	108.3	5 720	11.3	0.26	27
	W-Svalbard	123.4	5 720	12.5	0.76	12
	N-Svalbard	138.3	5 720	10.1	0.32	75
	NE-Greenland	226.1	5 720	8.3	0.37	29
<i>Lycodes pallidus</i>	Storfjord	3.2	215	17.7	0.27	9
	Storfjord	4.5	215	15.0	0.39	17
	Centr. Bar. Sea	6.6	215	14.8	0.26	11
	Centr. Bar. Sea	10.6	694	14.3	0.50	9
	Centr. Bar. Sea	11.7	694	11.5	0.45	8
	Centr. Bar. Sea	14.1	694	19.4	0.64	8
	N-Svalbard	32.3	2 435	9.7	0.43	16
	N-Svalbard	40.8	2 435	9.1	0.23	20
	N-Svalbard	52.9	2 435	10.0	0.48	61
	N-Svalbard	65.2	2 435	7.4	0.14	23
<i>Lycodes seminudus</i>	NE-Greenland	40.3	2 435	15.9	0.84	24
	N-Svalbard	201.2	5 720	12.9	0.29	44
	N-Svalbard	228.7	5 720	11.7	0.24	15

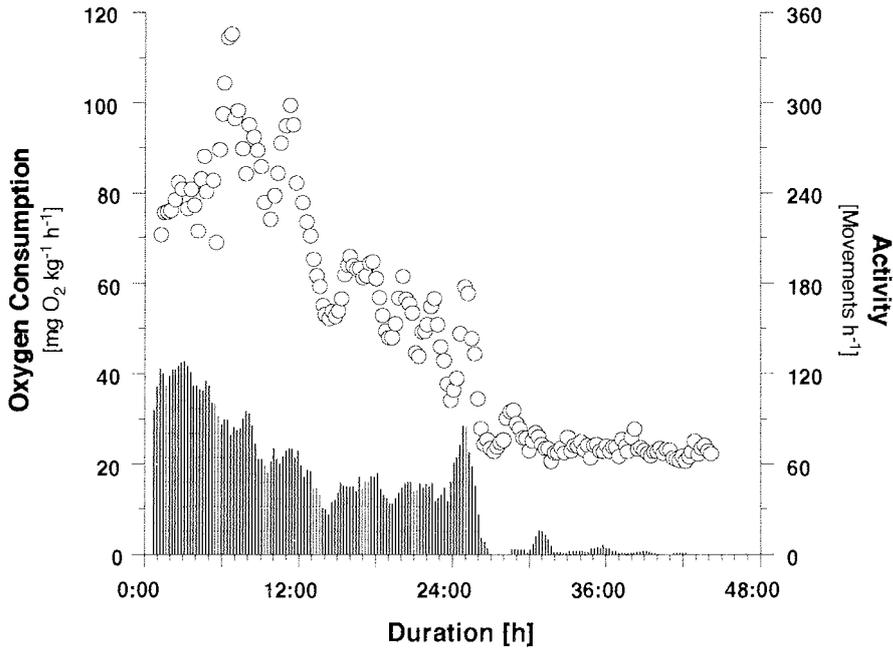


Abb. 4-6: *Lycodes reticulatus*: Verlauf eines Respirationsversuches mit einem aktiven Individuum. Aufgetragen sind die relative Respirationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 16,6 g.

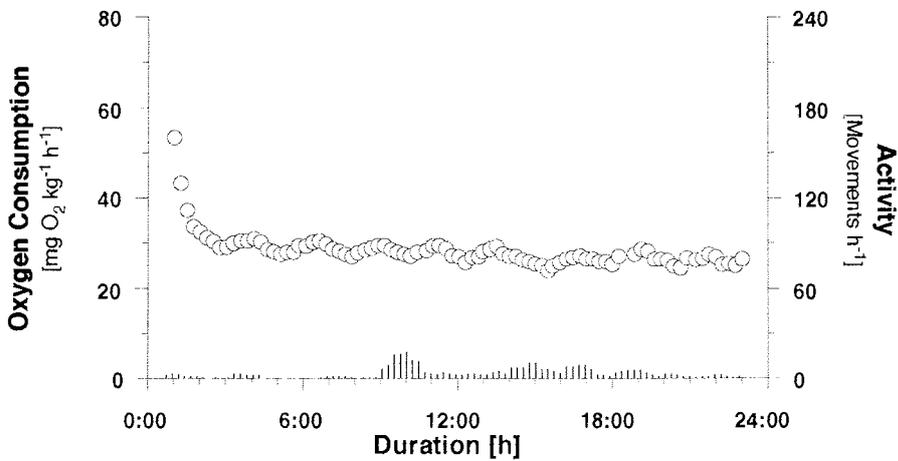


Abb. 4-7: *Lycodes reticulatus*: Verlauf eines Respirationsversuches mit einem ruhigeren Individuum. Aufgetragen sind die relative Respirationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 19,1 g.

in der Zeit danach kam es immer wieder zu Spontanaktivität. Der zeitliche Verlauf der Änderungen der Respirationsraten stimmte mit der beobachteten Aktivität der Fische gut überein. So konnte während der kurzen Ruhephasen meist auch ein Absinken der Respirationsraten beobachtet werden und Spontanaktivität äußerte sich in einem Anstieg des Sauerstoffverbrauches. Während der Eingewöhnungsphase betrug die Respirationsrate bis zum Vierfachen des später gemessenen Standard-Sauerstoffverbrauchs. Andere Tiere dagegen beruhigten sich schneller und waren in den Kammern wenig aktiv (Abb. 4-7).

Die relativen Standard-Sauerstoffverbräuche lagen zwischen $17 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ und $33 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Tab. 4-3). Dabei spielte das Gewicht der Tiere keine Rolle, große und kleine Individuen verbrauchten gleichviel Sauerstoff pro Gewichtseinheit, entsprechend betrug der Exponent der Respirations-Gewichts-Beziehung 1.04 (Abb. 4-8). Zwischen den Individuen von den Schelfen Nordost-Grönlands, Svalbards und aus dem Barents-

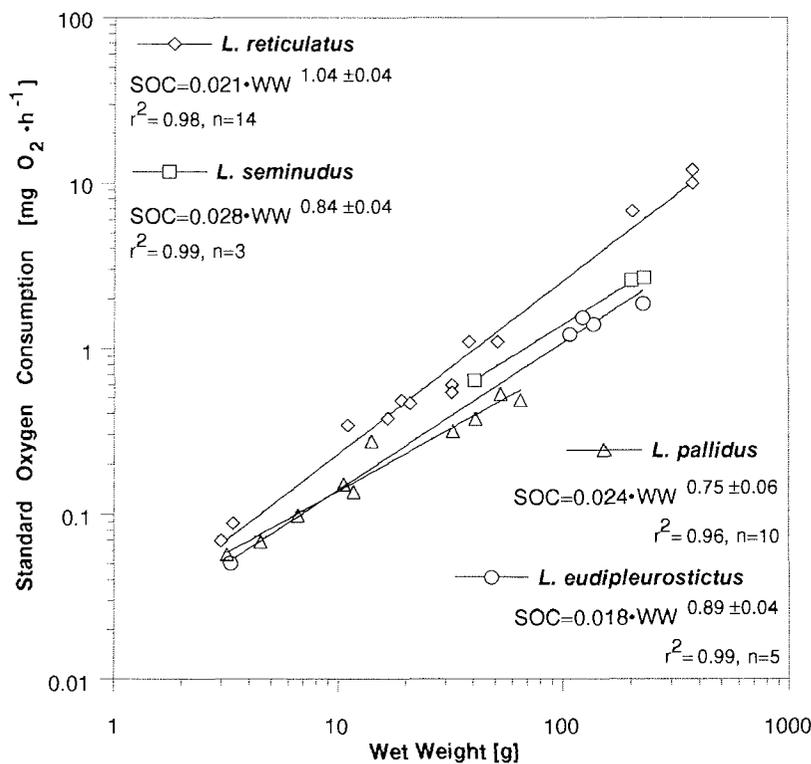


Abb. 4-8: *Lycodes*: Abhängigkeit des absoluten Standard-Sauerstoffverbrauches (SOC) vom Naßgewicht (WW) für die vier untersuchten Arten. Angegeben sind die mittels Regression errechneten Exponentialfunktionen sowie die Bestimmtheitsmaße und Anzahlen der Wertepaare.

meer bestand kein Unterschied der Respirationsraten (ANCOVA, $p=0,715$), daher konnte die Gewichtsabhängigkeit der Respiration für beide Populationen gemeinsam berechnet werden.

Lycodes eudipleurostictus

Die fünf untersuchten Individuen von *Lycodes eudipleurostictus* waren zwischen 3 und 226 g schwer. Es wurde ein breites Gewichtsspektrum abgedeckt. Ein Tier stammte vom Schelf Nordost-Grönlands, die übrigen aus dem Barentsmeer. Die Fische verhielten sich bereits kurze Zeit nach dem Einsetzen in die Kammern sehr ruhig (Abb. 4-9). Es wurde nur eine geringe Spontanaktivität beobachtet. Die relativen Standard-Sauerstoffverbräuche lagen zwischen $15,3 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ für das kleinste und $8,3 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ für das größte gemessene Tier (Tab. 4-3). Diese Größenabhängigkeit der Respirationsrate drückt sich auch im Exponenten der Gewichtsbeziehung von 0,89 aus (Abb. 4-8).

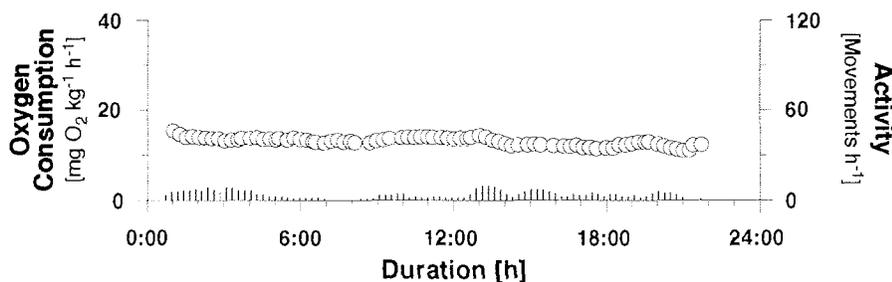


Abb.4-9: *Lycodes eudipleurostictus*: Typischer Verlauf eines Respirationsversuches. Aufgetragen sind die relative Respirationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 123,4 g.

Lycodes pallidus

Das Gewicht der zehn gemessenen *Lycodes pallidus* deckte den Gewichtsbereich von 3 bis 65 g ab. Alle Tiere stammten aus dem Barentsmeer. Die Individuen beruhigten sich innerhalb weniger Stunden (Abb. 4-10). Bei einigen Individuen traten während des weiteren Versuchsablaufs immer wieder Phasen höherer Aktivität auf, die auch zu einer geringfügig erhöhten Respirationsrate führten. Die relativen Standard-Sauerstoffverbräuche lagen zwischen knapp $20 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ für kleinere Individuen und $7,4 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ für das größte Tier (Tab. 4-3). Dementsprechend waren die absoluten Standard-Sauerstoffverbräuche mit einem Exponenten von 0,75 vom Gewicht der Fische abhängig (Abb. 4-8).

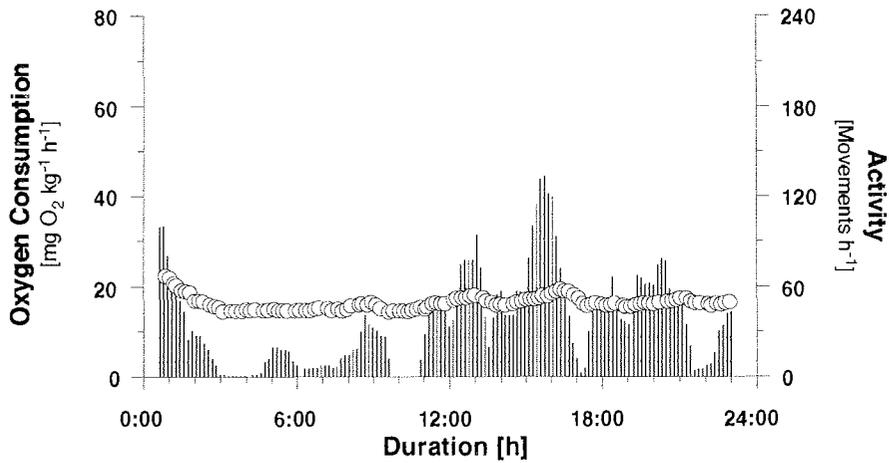


Abb. 4-10: *Lycodes pallidus*: Typischer Verlauf eines Respiationsversuches. Aufgetragen sind die relative Respiationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und die Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche) gegen die Versuchsdauer. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 6,6 g.

Lycodes seminudus

Von dieser Art wurden die Sauerstoffverbräuche dreier Tiere gemessen. Das kleinste Individuum wog 40 g und stammte vom Schelf vor Nordost-Grönland, die beiden anderen Tiere aus dem Barentsmeer wogen über 200 g. Nach einer Zeit von bis zu zwölf

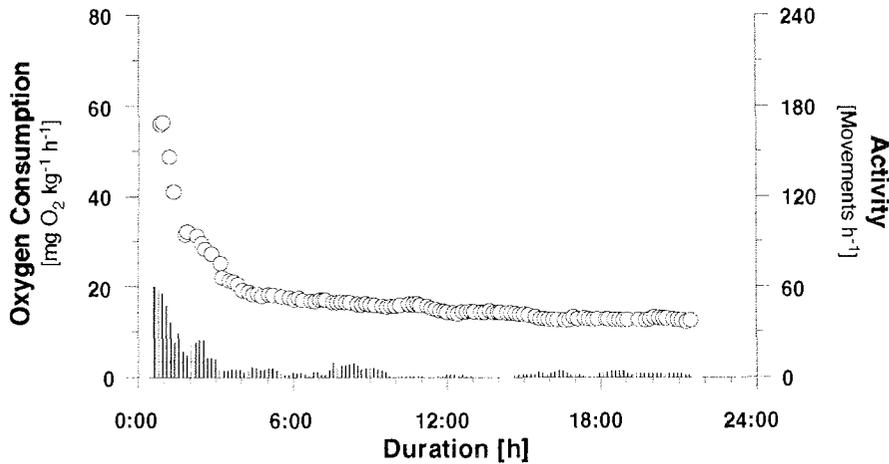


Abb. 4-11: *Lycodes seminudus*: Relative Respiationsrate pro Kilogramm Körpergewicht (Kreise) und Anzahl der Bewegungen pro Stunde (Striche), aufgetragen gegen die Versuchsdauer. Der Sauerstoffverbrauch ist auf ein Kilogramm Körpergewicht umgerechnet. Das Naßgewicht des untersuchten Individuums betrug 201,2 g.

Stunden waren die Sauerstoffverbräuche von anfänglich hohen Werten auf ein niedriges Niveau abgesunken (Abb. 4-11). Auch die Aktivität der Fische in den Kammern war zu Versuchsbeginn höher. Die relativen Standard-Sauerstoffverbräuche betragen zwischen 12 und 16 mg O₂h⁻¹kg⁻¹ (Tab. 4-3). Die berechnete Abhängigkeit der absoluten Respirationrate vom Gewicht ist als vorläufig zu betrachten, da sie auf lediglich drei Werten basiert, die zudem weit auseinander liegen (Abb. 4-8). Der Exponent der Respiration-Gewichts-Beziehung beträgt 0,84.

4.2. Diskussion

4.2.1. Verhalten

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß arktische Fischarten über längere Zeit, bis zu mehreren Jahren, in Aquarien mit künstlichem Seewasser gehältert werden können und sich daraus wertvolle Erkenntnisse über die Lebensweise der Fische gewinnen lassen.

Alle untersuchten Arten schnappten fast nur nach bewegter Nahrung, sie verhielten sich entsprechend dem Typus eines Lauerjägers (KEENLEYSIDE 1979). CHERNOVA (1987) beschrieb anhand von Aquarienbeobachtungen bei der arktische Art *Liparis liparis* einen gleichen Ernährungstyp. Ähnlich verhielten sich Individuen der antarktischen Familie Artedidraconidae im Aquarium (HUBOLD 1991, 1992). DANIELS (1982) fand bei Tauch- und Laborbeobachtungen diesen Jägertyp ebenfalls bei verschiedenen antarktischen Fischarten. Beute wurde erst dann geschnappt, wenn sie sich in unmittelbarer Nähe bewegte. Der Autor beobachtete, daß sich die Tiere in den weichen Untergrund eingruben und auf vorbeikommende Nahrungsorganismen warteten. Auch Individuen von *Artediellus atlanticus* graben sich im Weichboden ein, wie Unterwasserfotografien im Barentsmeer zeigten (VON DORRIEN, unveröffentlichte Beobachtung).

JANSSEN *et al.* (1990) beobachteten bei Cottiden und Nototheniiden, daß die Individuen sich hauptsächlich mit der Seitenlinie orientieren. So könnten die Individuen auch im Winter bei völliger Dunkelheit fressen. Die Funde von unbeweglichen Nahrungspartikeln wie Fischeiern und Teilen von Schwämmen zusammen mit Sediment und kleinen Steinen in den Mägen von *Artediellus atlanticus* nördlich von Svalbard können darauf hinweisen, daß die Individuen dieser Population Substrat fressen. Eine derartige "Schlürf-Methode", bei der Sediment und Nahrungspartikel gemeinsam aufgenommen werden, um anschließend sortiert zu werden, beschrieb DANIELS (1982) auch bei der antarktischen Art *Notothenia gibberifrons*.

Auch bei der Nahrungssuche unterschieden sich *Arrediellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus*. Während Individuen von *Arrediellus atlanticus* über mehrere Stunden hinweg am gleichen Ort lagen, schwammen jene von *Lycodes reticulatus* wesentlich öfter in den Aquarien umher und reagierten außerdem deutlich früher auf äußere Reize. Daraus läßt sich schließen, daß der Aktionsradius von *Lycodes reticulatus* erheblich größer sein muß, als der von *Arrediellus atlanticus*. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß *Lycodes reticulatus* eine erheblich aktivere Art ist als *Arrediellus atlanticus*.

4.2.2. Larvenökologie

Die Hälterung arktischer Fische über längere Zeit ermöglichte zum ersten Mal die Beobachtung der Larvalentwicklung von *Arrediellus atlanticus*.

Wahrscheinlich treibt *Arrediellus atlanticus* Brutpflege. Die Eier bildeten kompakte Eipakete, in deren Nähe sich immer ein Männchen aufhielt. Während der Zeit der Eientwicklung nahmen die Tiere keine Nahrung auf. Pflege oder Verteidigung der Eier konnte allerdings nicht beobachtet werden. Viele andere Cottidenarten betreiben ebenfalls Brutpflege, so zum Beispiel *Myoxocephalus scorpius*, wie Ennis (1970a) bei Tauchuntersuchungen beobachtete. Die Eipakete wurden jeweils von einem Männchen bewacht, während die Weibchen in tiefere Wasserschichten abwanderten. Brutpflege wurde auch bei mehreren antarktischen Fischarten beobachtet (DANIELS 1978, MORENO 1980, HOURIGAN & RADTKE 1989). Die wie bei *Arrediellus atlanticus* geringen Eizahlen vieler antarktischer Fischarten können ebenfalls ein Indiz für Brutpflegeverhalten sein (HUBOLD 1992).

Bei den Embryonen von *Arrediellus atlanticus* waren nach sechs Wochen die Augenflecken zu sehen. Die gleiche Zeitspanne wurde bei Freilanduntersuchungen der Larvalentwicklung von *Myoxocephalus scorpius* bei Wassertemperaturen von $-1,5^{\circ}\text{C}$ bis 0° festgestellt (ENNIS 1970a). Die Larven dieser Art schlüpfen nach 90 Tagen in einem niedrigen Entwicklungsstadium (ENNIS 1970a, SCOTT & SCOTT 1988). Die Larven der arktischen Cottidenart *Triglopsis (Myoxocephalus) quadricornis* haben bei Temperaturen von $+1,5^{\circ}\text{C}$ ebenfalls eine Entwicklungszeit von 90 Tagen bis zum Schlupf (WESTIN 1969). Die Embryonalphase der meisten antarktischen Fischarten dauert zwischen drei und sechs Monaten. EKAU (1989) berechnete für *Trematomus eulepidotus* aus der Entwicklungszeit vom Gastrula-Stadium bis zum Schlupf im Labor eine Gesamtdauer der Eientwicklung von 180 Tagen bei $-1,8^{\circ}\text{C}$ im Feld. Die Larven von *Arrediellus atlanticus* schlüpfen erst nach über 200 Tagen in einem sehr weit entwickelten Stadium. So waren bereits alle Flossen ausgebildet und die meisten Flossenstrahlen sichtbar. Die lange Zeit der Embryonalentwicklung ist nicht nur eine Folge der niedrigen Temperatur, sondern

auch des größeren Eidurchmessers und des höheren Entwicklungsstadiums der geschlüpften Larven (BLAXTER 1969, HEMPEL 1979, CLARKE 1983, JOHNSTON 1990). Hochentwickelte und große Larven haben bereits direkt nach dem Schlupf eine größere Reichweite bei der Nahrungssuche, was einen Vorteil in polaren Gebieten darstellt, wo Nahrung nur für kurze Zeit und häufig in geringen Dichten verfügbar ist (MARSHALL 1964). CLARKE (1983) stellte die Hypothese auf, daß die Entwicklung eines Lebensformtypes mit sehr weit entwickelten Jungtieren beim Schlupf eine Anpassung an eine stark ausgeprägte Saisonalität im Nahrungsangebot ist.

Die Larven von *Arteidiellus atlanticus* wuchsen in den ersten einhundert Tagen mit 0,015 mm pro Tag. Eine höhere Wachstumsrate von 0,06 mm pro Tag fanden NORVILLO & ZHURALEVA (1989) für Larven der arktischen Cottidenart *Gymnocanthus tricuspis* bei einer Wassertemperatur von +1,6°C. Arten der antarktischen Unterordnung Notothenioidei weisen Wachstumsraten von 0,08 mm für benthische bis 0,37 mm für pelagische Larven auf (NORTH 1991, CLARKE & NORTH 1991). Daß bei Nahrungsaufnahme die Wachstumsraten der *Arteidiellus atlanticus*-Larven ähnlich zu denen der anderen benthischen Arten gewesen wären, kann nur vermutet werden. Nach dem Aufzehren des Dottersackes lebten die Postlarven von *Arteidiellus atlanticus* weitere zehn Wochen bevor sie starben. Während dieser Zeit wuchsen die Postlarven nicht mehr. Auch antarktische Fischlarven haben die Fähigkeit, wochenlange Hungerperioden, zum Teil direkt nach dem Schlupf, zu überleben (DANIELS 1978, HUBOLD 1992)

Die Verhaltensbeobachtungen der *Arteidiellus atlanticus*-Larven bestätigten, daß die Larven dieser Art eine benthische Lebensweise haben. Bisher konnte dieses nur indirekt aus dem Fehlen der Larven dieser und einiger anderer Arten, darunter auch der Gattung *Lycodes*, in Ichthyoplantonfängen vermutet werden (ABLE 1978). Die meisten arktischen Arten, darunter auch Cottiden, haben pelagische Larven (DUNBAR 1947). ENNIS (1970a) stellte bei seinen Tauchbeobachtungen fest, daß sich die Larven der Cottidenart *Myoxocephalus scorpius* bevorzugt in Bodennähe aufhielten. Für Arten der antarktischen Familie der Artedidraconiden wird ebenfalls angenommen, daß die Larven am Boden bleiben (HUBOLD 1992). Auch bei vielen arktischen Invertebraten gibt es Tendenzen, auf eine pelagische Entwicklungsphase zu verzichten (THORSON 1936, MILEIKOVSKY 1971). Ein möglicher Grund dafür sind die stabileren Nahrungsbedingungen im Benthal im Gegensatz zu den Verhältnissen im Pelagial.

Für die benthischen Larven von *Arteidiellus atlanticus* sind die Verbreitungsmöglichkeiten im Vergleich zu pelagischen Entwicklungsstadien wesentlich geringer. Dies kann die Ausbildung verschiedener Populationen mit unterschiedlichen populationsdynamischen Parametern begünstigen.

4.2.3. Wachstum

Die Wachstumsversuche im Labor ergaben für *Lycodes reticulatus* höhere Raten der Nahrungsaufnahme und des Wachstums als für *Arctodiellus atlanticus*. Mögliche Ursachen der geringen Nahrungsaufnahme von *Arctodiellus atlanticus* werden in der zusammenfassenden Diskussion erörtert.

Die bei *Lycodes reticulatus* gefundenen Wachstumsraten im Labor entsprechen Laborwerten von *Pagothenia bernacchii* (SAKAKIBARA *et al.* 1989). Ein 170 g schweres Individuum dieser antarktischen Art nahm während eines Zeitraumes von vier Monaten 0,6% seines Körpergewichtes pro Tag an Nahrung auf und wuchs im gleichen Zeitraum um 0,13% pro Tag. TARGETT (1990) maß bei juvenilen subantarktischen *Harpagifer antarcticus* (2-3 g) im Sommer (+1,8°C) Wachstumsraten von 0,26% des Körpergewichtes pro Tag bei einer Freßrate von 2,5% des Körpergewichtes pro Tag. Im Winter (-1,7°C) wurde bei einer Freßrate von 1,3% pro Tag kein Wachstum beobachtet. Diese Freßraten sind etwas höher als diejenigen von *Lycodes reticulatus*, sie gelten aber für ungeschälte Mysidaceen, die durch den Panzer einen höheren Anteil an unverdaulicher Substanz haben. Die Wachstumsraten entsprechen denen von *Lycodes reticulatus*.

4.2.4. Respiration

Durch die Langzeithälterung der Fische war es möglich, alle Respirationsversuche in Kiel durchzuführen. Gerade für Respirationmessungen zur Bestimmung des Standard-Stoffwechsels von Fischen müssen Störungen von außen weitgehend vermieden werden. Dies ist aber an Bord eines Schiffes mit den ständigen Schiffsbewegungen und Vibrationen unmöglich.

Das verwendete Prinzip des "Intermittent Flow System" vereinigt die Vorzüge von Messungen in geschlossenen Kammern (hohe Genauigkeit) und in Durchflußkammern (lange Versuchsdauer). Die Nachteile von geschlossenen Systemen (steigender Sauerstoffmangel, Anreicherung von Stoffwechsel-Ausscheidungsprodukten) und Durchflußkammern (Durchmischungsprobleme, Überschätzung der Respirationsraten) werden ausgeschlossen.

Schmale Versuchskammern stellen einen Streßfaktor für Fische dar (CLARKE 1983). Deswegen wurden für die hier durchgeführten Messungen runde Kammern mit flachem Boden verwendet. So konnten die durch das unvermeidliche Hantieren gestreßten Fische umherschwimmen und dadurch ihren Fluchttrieb in begrenztem Maße abbauen. Außerdem wurden entsprechende Kammergrößen verwendet, die das 15- bis 221-fache des Volumens des jeweiligen Fisches betragen. In den meisten der von anderen Autoren

durchgeführten Messungen des Standard-Sauerstoffverbrauchs betrug die Kammervolumen nur das vier- bis zehnfache des Fischvolumens. Außerdem verwendeten diese Autoren vielfach Kammern, die einem liegenden Zylinder glichen (u. a. HEMMINGSEN & DOUGLAS 1970, WELLS 1986, 1987, MIKHAIL & WELCH 1989). Der gebogene Bodenquerschnitt engt einen Fisch jedoch seitlich ein und führt zu erhöhtem Streß (FRY 1971). Nach HALSBAND & HALSBAND (1968) sind Kammern mit flachem Boden, wie sie für diese Untersuchungen verwendet wurden, besser geeignet.

Antarktische Fische benötigen maximal eine Woche für eine vollständige Verdauung der Nahrung (EKAU 1988), so war die zwei-wöchige Hungerzeit vor Versuchsbeginn ausreichend. Tatsächlich wurden niemals Kotreste in den Versuchskammern gefunden.

Während der Versuche schwankte die Sauerstoffsättigung in der Versuchskammer zwischen 90 und 95%. Diese Sättigungswerte entsprechen den natürlichen Bedingungen. Im Barentsmeer wurden am Boden Sauerstoffgehalte zwischen 85 und 98% gemessen (LUCHETTA *et al.* 1992). Man kann davon ausgehen, daß die Schwankungen des Sauerstoffgehaltes während der hier durchgeführten Versuche die gemessenen Verbräuche nicht beeinflußt haben, denn bei hohen Sauerstoffsättigungen tritt keine Abhängigkeit zwischen dem Sauerstoffgehalt und dem Sauerstoffverbrauch eines Fisches auf (BEAMISH 1964b).

Um den Standard-Stoffwechsel messen zu können, darf ein Fisch keine Spontanaktivität aufweisen (FRY 1971). Durch ständige Beobachtung seines Bewegungsverhaltens ist es möglich, Phasen fehlender Aktivität für die Messung des Standard-Stoffwechsels zu nutzen. Frühere Autoren sind nicht so strikt vorgegangen, sondern haben nachdem der Fisch sich beruhigt hatte, den Verbrauch über die gesamte anschließende Versuchsdauer gemittelt. Dabei wird eine eventuell auftretende Spontanaktivität nicht berücksichtigt. Diese Raten entsprechen dann eher dem Routine-Stoffwechsel, der Spontanaktivität einschließt. Da jede Form von Aktivität den Stoffwechsel erhöht, kombinierten BEAMISH (1964a) und BEAMISH & MOOKHERJII (1964) die von ihnen durchgeführten Respirationmessungen mit einer Erfassung der Bewegungsaktivität. Aus einer Korrelation zwischen Bewegungsaktivität und Sauerstoffverbrauch berechneten die Autoren den Standard-Sauerstoffverbrauch bei einer Aktivität von null. Für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten benthischen Fische wurde aus den kontinuierlich aufgezeichneten Verbräuchen der Standard-Sauerstoffverbrauch nur über die Phasen berechnet, in denen die Videoaufnahmen zeigten, daß die Fische inaktiv waren. Die so erhaltenen Verbrauchswerte entsprechen also tatsächlich der Rate des Standard-Stoffwechsels, entsprechend der Definition von BEAMISH & MOOKHERJII (1964).

Kein Fisch starb innerhalb der nächsten drei Monate nach Beendigung seines Versuches. Viele Fische nahmen sogar direkt nach den Versuchen wieder Nahrung auf. Dies deutet darauf hin, daß die Versuchsdurchführung relativ schonend war und die Fische keinem übermäßigen Streß ausgesetzt waren.

Die meisten der untersuchten Individuen wiesen zu Beginn der Messungen erhöhte Respirationsraten und eine vermehrte Spontanaktivität auf. Bei den meisten Individuen der Art *Lycodes reticulatus* dauerte es sehr lange, bis zu einem Tag, bis sie stabile Verbrauchsdaten erreichten. Danach ging die Spontanaktivität zurück. Alle anderen *Lycodes*- und *Arteidiellus*-Arten zeigten schon kurz nach dem Einsetzen in die Kammern deutlich abnehmende Verbrauchsdaten und erreichten schnell, in den meisten Fällen nach wenigen Stunden, stabile Verbräuche. Auch andere polare Fischarten reagierten auf Störungen durch Transport und Hantieren durch erhöhte Respirationsraten zu Beginn der Messungen. So betrug die Eingewöhnungszeit bei Individuen der antarktischen Art *Pogonophryne barsukovi* mehr als acht Stunden (VON DORRIEN, unveröffentlicht). Die gleiche Dauer beobachteten SAINT-PAUL *et al.* (1988) bei der nahe verwandten Art *Pogonophryne scotti*. Bei der zur gleichen Familie gehörenden Art *Arteidiellus orianae* war dieser Einfluß von Streß auf den Stoffwechsel und das Verhalten nicht so stark ausgeprägt, die Individuen beruhigten sich schneller und schwammen weniger (VON DORRIEN, unveröffentlicht).

Die gefundenen Gewichtsabhängigkeiten des Standard-Sauerstoffverbrauches der einzelnen Arten wurden mit Hilfe einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) miteinander verglichen. Innerhalb der Arten *Arteidiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* konnten keine Unterschiede im Sauerstoffverbrauch zwischen den jeweiligen Populationen festgestellt werden ($p > 0,500$). Die Unterschiede in den Wachstumsraten zwischen den einzelnen Populationen von *Arteidiellus atlanticus* führten also nicht zu unterschiedlichen Raten des Standard-Sauerstoffverbrauches.

Lycodes reticulatus hatte die höchste Standard-Stoffwechselrate aller untersuchten Arten, die Gewichtsabhängigkeit war signifikant verschieden zu allen übrigen Arten ($p < 0,001$). Die übrigen Arten zeigten keine signifikanten Unterschiede in der Steigung der Respirationsrate mit dem Gewicht ($p = 0,264$). In der Höhe (Y-Achsenabstand) der Standard-Sauerstoffverbräuche traten signifikante Unterschiede zwischen *Lycodes seminudus* und *Lycodes pallidus* (post-hoc Tukey-Test, $p = 0,001$), sowie *Lycodes seminudus* und *Arteidiellus atlanticus* ($p < 0,001$) auf. Daraus ergibt sich, daß *Lycodes pallidus* und *Arteidiellus atlanticus* einen signifikant niedrigeren Standard-Stoffwechsel als *Lycodes seminudus* aufwiesen. *Arteidiellus uncinatus* und *Lycodes eudipleurostictus*

nahmen mit ihren Standard-Stoffwechselraten einen mittleren Rang ein und wiesen keine signifikanten Unterschiede zu den übrigen Arten (außer *Lycodes reticulatus*) auf.

Den höchsten Exponenten der Gewichts-Respirations-Beziehung hatte mit 1,04 *Lycodes reticulatus*. Ein Exponent von eins bedeutet, daß die absolute Stoffwechselrate proportional zum Gewicht steigt. Ein großes Individuum von *Lycodes reticulatus* braucht demnach genauso viel Sauerstoff pro Gewichtseinheit (ein Kilogramm) wie ein kleines Individuum. Ist der Exponent, wie bei den übrigen Arten mit ca. 0,8, kleiner als 1, bedeutet dies, daß die relative Rate des Stoffwechsels mit zunehmendem Gewicht sinkt. WINBERG (1956) berechnete aus den Respirations-Gewichts-Beziehungen vieler Fischarten, meist aus dem Süßwasser, einen mittleren Exponenten von 0,8. Auch bei Süßwasserfischen gibt es starke Abweichungen von diesem Regelwert. So weisen zum Beispiel Bachsaibling (*Salvelinus fontinalis*) und Zwergwels (*Ictalurus nebulosus*) ebenfalls einen Exponenten von eins auf (BEAMISH 1964a).

Zum besseren Vergleich der Stoffwechselraten verschiedener Fischarten wurden die absoluten Verbräuche mit Hilfe der Respirations-Gewichts-Beziehung auf die relativen Raten für einen Standard-Fisch mit einem Gewicht von 100 g umgerechnet. Für die kleinen Cottiden-Arten wurden die Verbräuche für einen 10 g schweren Standard-Fisch berechnet, da eine Hochrechnung für den normalerweise in der Literatur verglichenen 100 g Standardfisch eine Extrapolation weit über die tatsächlich erreichten Endgewichte bedeutet hätte. War eine Respirations-Gewichts-Beziehung nicht vorhanden, wurde in der Tabelle 4-4 der Gewichtsbereich der untersuchten Individuen angegeben sowie der Bereich der relativen Respirationsraten pro Kilogramm Naßgewicht. Es wurden auch Standard-Sauerstoffverbräuche von mehreren Arten berücksichtigt, die neben der vorliegenden Arbeit mit dem gleichen Versuchsaufbau gemessen wurden (VON DORRIEN, unveröffentlicht).

Der von HOLETON (1974) gemessene mittlere Sauerstoffverbrauch von fünf verschiedenen arktischen Cottidenarten war fast doppelt so hoch wie die in dieser Arbeit gemessenen Werte. Der Autor berichtet aber, daß bei der hauptsächlich gemessenen Art *Arteidellus uncinatus* eine hohe Spontanaktivität auftrat, die sich in kurzen Phasen mit Schwimmaktivität äußerte. Er bezeichnet daher die gemessenen Raten als Routine-Sauerstoffverbrauch.

Die von HOLETON (1974) für arktische Zoarciden (hauptsächlich *Gymnelus viridis*) gefundenen Standard-Stoffwechselraten decken sich mit Stoffwechselraten von *Gymnelus retrodorsalis* (VON DORRIEN, unveröffentlicht) und den Werten der *Lycodes*-Arten (ohne *Lycodes reticulatus*). HOLETON (1974) beschreibt das Verhalten dieser Art und

Laboruntersuchungen

Tab. 4-4: Übersicht über Sauerstoffverbräuche verschiedener polarer und borealer Fischarten. Angegeben sind die korrespondierende Nummer der Abb. 4-12, Art, Anzahl der Messungen (in Klammern), Herkunftsgebiet, Versuchs-Temperatur, Naßgewicht (Standardgewicht oder Bereich der untersuchten Individuen), relativer Standard-Sauerstoffverbrauch (mit Respirations-Gewichts-Beziehung berechneter Wert oder Bereich der Meßwerte) sowie die Referenz.

No. in Fg. 4-12	Species (Number of Individuals)	Region	Temp. [°C]	Wet Weight [g]	VO ₂ [mg kg ⁻¹ h ⁻¹]	Reference
Sedentary Species						
1	<i>Arteidiellus atlanticus</i> (17)	Arctic	0	10	12.5	This Work
2	<i>Arteidiellus uncinatus</i> (4)	Arctic	0	10	18.3	- " -
	various Cottidae (29) (mainly <i>A. uncinatus</i>)	Arctic	-1.5	10	35.0	HOLETON 1974
3	<i>Myoxocephalus scorpius</i> (9)	Boreal	+7	50	48.0	JOHNSTON <i>et al.</i> 1991
4	<i>Lycodes reticulatus</i> (14)	Arctic	0	100	25.2	This Work
	<i>Lycodes eudipleurostictus</i> (5)	Arctic	0	100	10.8	- " -
5	<i>Lycodes pallidus</i> (10)	Arctic	0	100	7.5	- " -
	<i>Lycodes seminudus</i> (3)	Arctic	0	100	13.4	- " -
6	various Zoarcidae (24) (mainly <i>Gymnelus viinds</i>)	Arctic	-1.5	100	15.4	HOLETON 1974
	- " -	Arctic	-1.5	5	26.8	- " -
	<i>Gymnelus retrodorsalis</i> (2)	Arctic	0	3.8-4.4	16.5-23.9	VON DORRIEN, unpub.
	<i>Lycodichthys dearborni</i> (29)	Antarctic	-1.8	100	19.4	WOHLSCHLAG 1963
7	<i>Lycodichthys dearborni</i> (15)	Antarctic	-1.5	100	14.8	WELLS 1986
8	<i>Zoarces viviparus</i> (2)	Boreal	0	24.6-60.3	25.3-29.3	VON DORRIEN, unpub.
	<i>Arteididraco orianae</i> (2)	Antarctic	0	6.8-10.1	12.6-13.8	VON DORRIEN, unpub.
9	<i>Pogonophryne barsukovi</i> (3)	Antarctic	0	63.7-100.5	13.9-20.2	VON DORRIEN, unpub.
	<i>Pogonophryne scotti</i> (7)	Antarctic	-1	58-210	14.8-42.8	SAINT-PAUL <i>et al.</i> 1988
	<i>Pagetopsis macropterus</i> (1)	Antarctic	0	76	23.5	HEMMINGSEN <i>et al.</i> 1969
	<i>Notothenia neglecta</i> (9)	Antarctic	0	100	26.0	JOHNSTON <i>et al.</i> 1991
Pelagic Species						
10	<i>Boreogadus saida</i> (2)	Arctic	0	9.5-17.4	67.4-68.5	VON DORRIEN, unpub.
11	<i>Boreogadus saida</i> (14)	Arctic	-1.5	10	60.5	HOLETON 1974

zweier ebenfalls gemessener Individuen von *Lycodes mucosus* und *Lycodes turneri* als sehr wenig aktiv, sie bewegten sich zum Teil über mehrere Stunden hinweg nicht. Entsprechende Beobachtungen wurden in dieser Untersuchung bei den Arten *Gymnelus retrodorsalis*, *Lycodes eudipleurostictus* und *Lycodes seminudus* gemacht.

Für die antarktische Zoarcidenart *Lycodichthys dearborni* stellte WOHLSCHELAG (1963) bei -1,8°C eine Stoffwechselrate für einen 100-g-Fisch von 19,4 mgO₂kg⁻¹h⁻¹ fest und beschrieb diese Rate als die niedrigste bis dahin gemessene Stoffwechselrate einer Fischart. Dabei erfolgten seine Messungen nur über Zeiträume von 45 Minuten bis zu drei Stunden direkt nach Einsetzen in die Kammern und die Individuen zeigten einen hohen Grad von Spontanaktivität. So betrug die niedrigsten gemessenen Raten für zwei 33 und 38 Gramm schwere Tiere auch nur 9,4 bzw. 12,4 mgO₂kg⁻¹h⁻¹. Ähnlich niedrige Werte von 14,0 mgO₂kg⁻¹h⁻¹ für die gleiche Art fand WELLS (1986) bei -1,5°C.

Aber auch die Daten von WELLS zeigen eine hohe individuelle Streuung, was sich auch in einem extrem niedrigen Exponenten der Gewichtsabhängigkeit von 0,5 äußert. Die tatsächlichen Standard-Stoffwechselraten dieser antarktischen Zoarcidenart könnten daher noch wesentlich niedriger sein und so den hier gemessenen Raten arktischer Zoarciden entsprechen. Auch andere antarktische Fischarten weisen niedrige Standard-Stoffwechselraten zwischen 13 und 26 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ auf (HEMMINGSEN *et al.* 1969, SAINT-PAUL *et al.* 1988, JOHNSTON *et al.* 1991, VON DORRIEN unveröffentlicht).

BRETT & GROVES (1979) leiteten aus den Messungen von HOLETON (1974) als niedrigste lebenserhaltende Stoffwechselrate für Fische im Größenbereich zwischen 10 und 100 g einen Verbrauch von 20 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ ab. Dieser Wert wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit nach unten verschoben. Alle für *Arctiellus atlanticus* dieses Gewichtsbereiches gefundenen Raten liegen unter 15 mg. Mit einem Sauerstoffverbrauch für ein 100-g-Individuum von nur 7,5 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ haben die in dieser Untersuchung gemessenen Individuen von *Lycodes pallidus* die niedrigsten bisher bekannten Standard-Sauerstoffverbräuche von Fischen.

Am Beispiel der Messungen von SAINT-PAUL *et al.* (1988) wird deutlich, welchen Einfluß Spontanaktivität auf die Stoffwechselrate haben kann. Der gefundene mittlere Wert von 28,3 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ für ein 100-g-Individuum der antarktischen Art *Pogonophryne scotti* gibt eher den Routine-Stoffwechsel wieder. Die Stoffwechselrate eines 116 g schweren Individuums, die lediglich 17,4 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ betrug, zeigt, daß die Stoffwechselraten der einzelnen Individuen stark variierten und zum Teil wesentlich niedriger lagen (SAINT-PAUL *et al.* 1988). Dieser Wert entspricht der im Rahmen dieser Arbeit gemessenen Rate von 14,5 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ für ein 100,5 g schweres Individuum der nahe verwandten Art *Pogonophryne barsukovi* (VON DORRIEN, unveröffentlicht). Zwei unterschiedliche Meßmethoden des Sauerstoffverbrauches, die von SAINT-PAUL *et al.* (1988) verwendete Durchfluß-Meßmethode und das hier verwendete Intermittent-Flow-Respirometer können also für zwei nah verwandte Arten gleiche Ergebnisse bringen. Voraussetzung für vergleichbare Daten ist jedoch die Berücksichtigung der Spontanaktivität der Fische bei den Messungen.

Im allgemeinen weisen aktive Fischarten mit hohem Aktivitäts-Stoffwechsel und einer großen Differenz zwischen Standard- und Aktivitäts-Stoffwechsel (dem sogenannten "scope of activity") auch hohe Standard-Stoffwechselraten auf (PRIEDE 1985) Nach WIESER (1985) ist dieser "scope of activity" für Fischarten auf das Fünf- bis Siebenfache des Standard-Sauerstoffverbrauches begrenzt. Daraus schloß WELLS (1987), daß antarktische Nototheniiden einen erhöhten Standard-Stoffwechsel haben, um die maximal mögliche Stoffwechselrate ebenfalls zu erhöhen. Die Ergebnisse dieser Arbeit

scheinen diese Annahme zu bestätigen. Die wenig aktiven Arten wie *Arrediellus atlanticus* und *Lycodes pallidus* weisen niedrige Standard-Stoffwechsel auf. Dagegen ist der Standard-Stoffwechsel von *Lycodes reticulatus* gegenüber den anderen untersuchten Arten signifikant höher, er beträgt mehr als das dreifache der geringsten gemessenen Rate. Diese Art wies auch eine wesentlich höhere Aktivitätsrate als die übrigen Arten auf. Die maximal gemessene Respirationsrate von *Lycodes reticulatus* betrug das Drei- bis Vierfache des Standard-Sauerstoffverbrauches, bei den übrigen Arten wurden maximale Steigerungen um das Doppelte gefunden.

Die innerhalb der Gattung *Lycodes* aufgetretenen signifikanten Unterschiede der Standard-Stoffwechselrate zeigen, daß enge Verwandtschaft nicht gleiche Stoffwechselraten bedingt. Die Höhe des Standard-Sauerstoffverbrauches ist abhängig vom Lebensstyp. So zeigen Individuen des pelagisch lebenden Polardorsches (*Boreogadus saida*) doppelt so hohe Raten des Standard-Stoffwechsels wie die hier untersuchten Bodenfische (HOLETON 1974, VON DORRIEN unveröffentlicht). CHEKUNOVA (1983) unterschied innerhalb von Kaltwasser-Fischarten fünf verschiedene ökologische Gruppen, darunter pelagische, benthopelagische und benthische Arten, und zeigte entsprechende Unterschiede in den Standard-Stoffwechselraten dieser Arten.

Die obigen Ausführungen zeigen, daß die konträre Diskussion über die Hypothese einer "Metabolic Cold Adaptation" unter anderem durch den Vergleich von Fischarten verschiedener Ökotypen verursacht wurde. Außerdem lehnt CLARKE (1980, 1991) Messungen von polaren Arten bei höheren Temperaturen außerhalb ihrer normalen Habitat-Temperaturen ab, da diese bei den meist kalt-stenothermen Arten Streß verursachen. Diese Annahme wird bestätigt durch Untersuchungen, bei denen antarktische Fische schon auf Temperaturerhöhungen von 0,5°C mit Verhaltensänderungen reagierten (FANTA *et al.* 1989). Trotzdem wird die Hypothese einer MCA polarer Fische immer noch akzeptiert (FORSTER *et al.* 1987, MACDONALD *et al.* 1987, WELLS 1986, 1987, TORRES & SOMERO 1988, MIKHAIL & WELCH 1989, SOMERO 1991). Viele der neueren Messungen fallen zwar niedriger aus als die von WOHLISCHLAG gefundenen Verbräuche, sind aber immer noch um das Ein- bis Zweifache höher als die extrapolierten Werte temperierter Fische. Grundlage der Extrapolation ist die von KROGH (1914) aufgestellte sogenannte "Normalkurve" der Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels von Fischen (Abb. 4-12). Diese Kurve wurde auf Temperaturen von 0°C extrapoliert und diente stets als Vergleichsgrundlage für die Stoffwechselraten tropischer Fische bei kalten Temperaturen, da keine der Fischarten aus warmen Gebieten derartig niedrige Temperaturen überleben würde. BEAMISH & MOOKHERJII (1964) zeigten jedoch, daß die Abnahme des Stoffwechsels mit der Temperatur, gemessen von KROGH (1914) an einem einzigen Indi-

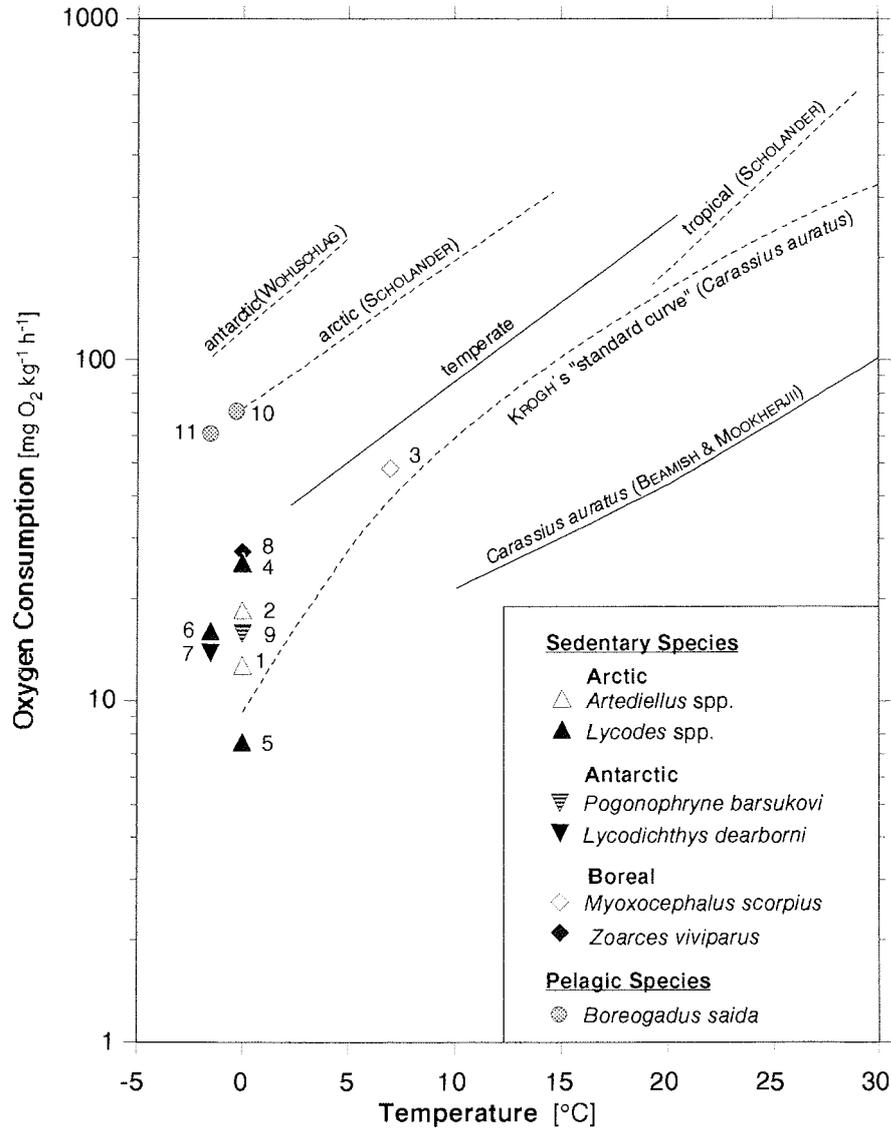


Abb. 4-12: Relative Standard-Sauerstoffverbräuche verschiedener polarer und borealer Fischarten. Die Nummern neben den Symbolen entsprechen den Nummern in Tabelle 4-4. Weiße Symbole sind Cottiden-Arten, schwarze Zoarciden-Arten. Die Strichlegung einiger Kurven und Geraden verschiedener Autoren soll deutlich machen, daß es sich nicht um Standard-Sauerstoffverbrauchsdaten handelt, nähere Erläuterungen siehe Text. (Geraden: nach MACDONALD et al. (1987); Kurven: nach HOLETON (1974); übrige Quellen siehe Tabelle 4-4.)

viduum (!) des Goldfisches *Carassius auratus*, das noch dazu betäubt war, durch ihre Messungen nicht bestätigt werden konnte. Die auf niedrige Temperaturen extrapolierten Sauerstoffverbräuche der KROGH'schen Normalkurve sind nach den Messungen von BEAMISH & MOOKHERJII (1964) zu niedrig. Damit ist die zum Beweis der MCA verwendete Vergleichsrate hinfällig (HOLETON 1974).

Neueste Untersuchungen von JOHNSTON *et al.* (1991) ergaben bei benthischen Fischarten aus der Antarktis, verglichen mit Arten gleichen Ökotyps aus gemäßigten und tropischen Breiten, keine erhöhten Stoffwechselraten und damit keine Hinweise auf eine MCA. Das gleiche Ergebnis zeigen die Messungen dieser Arbeit für arktische Bodenfischarten (Tab. 4-4, Abb. 4-12). Individuen der borealen Art *Zoarces viviparus* (Zoarciidae) haben bei 0°C vergleichbare Standard-Stoffwechselraten wie *Lycodes reticulatus* (VON DORRIEN unveröffentlicht). Die Individuen von *Zoarces viviparus* waren vor den Versuchen von 8°C über mehrere Wochen an die niedrigere Versuchstemperatur akklimatisiert worden, die noch im Bereich ihrer normalen Habitat-Temperaturen liegt. Beide Arten zeigten ähnliche Raten von Spontanaktivität. So wies auch *Zoarces viviparus* eine Eingewöhnungszeit von bis zu 24 Stunden auf. Einen hohen Grad von Spontanaktivität dieser Art beobachtete auch HUBOLD (1992). Die Standard-Stoffwechselraten der beiden Arten sind identisch. Die gegenüber den anderen untersuchten arktischen Arten erhöhten Raten des Standard-Stoffwechsels bei *Lycodes reticulatus* sind also keine Anpassung an die niedrigen Temperaturen im Sinne einer MCA, sondern Ausdruck einer anderen Lebensweise.

5. ZUSAMMENFASSENDE DISKUSSION UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DER ENERGETIK POLARER FISCHE

In der abschließenden Diskussion werden einzelne Ergebnisse der Feld- und Laboruntersuchungen miteinander verknüpft, um daraus eine zusammenfassende Aussage über die energetischen Grundlagen polarer Fische zu treffen. Dies soll am Beispiel der beiden Arten *Arctiellus atlanticus* und *Lycodes reticulatus* geschehen, die unterschiedliche Wachstums- und Stoffwechselraten aufweisen. Es wird untersucht, wie sich diese unterschiedlichen Raten auf den Nahrungsbedarf beider Arten auswirken.

Mit Hilfe der von WINBERG (1956) aufgestellten "Balanced Equation" ist eine Abschätzung des Nahrungsbedarfs einer Fischart aus den im Feld ermittelten Wachstumsparametern und den Standard-Sauerstoffverbräuchen möglich. Die Ergebnisse dieser Abschätzung können dann mit den Labor-Daten über Nahrungsverbrauch und Wachstumsraten verglichen werden und erlauben so weitere Aussagen über die Unterschiede zwischen den Arten.

Die von WINBERG (1956) aufgestellte Formel

$$C = 1,25 * (R + P)$$

setzt den Nahrungsbedarf C in Beziehung zum Stoffwechsel R und dem Wachstum P. Alle Variablen werden in Prozent Körpergewicht ausgedrückt. Der Faktor von 1,25 berücksichtigt, daß schätzungsweise nur 80% der aufgenommenen Nahrungsenergie in physiologisch verwertbare Energie umgesetzt werden können. Die übrige Energie geht als Ausscheidungen in Form von Faeces und Urin verloren. Diese Formel kann nur einen groben Richtwert des Nahrungsbedarfes geben, da der Anteil der verwertbaren Energie aus der Nahrung von verschiedenen Faktoren (Nahrungstyp, Jahreszeit, etc.) beeinflusst wird (BRETT & GROVES 1979). Trotzdem wurde das WINBERG-Modell in vielen Untersuchungen der Energiebilanz von Fischen angewendet und hat sich als nützlich erwiesen (SOOFIANI & HAWKINS 1985).

Für die Berechnung wurde angenommen, daß sich der Energiegehalt im Fischgewebe nicht mit dem Wachstum ändert und 1 kcal pro Gramm Naßgewicht beträgt (WINBERG 1956). Unter diesen Voraussetzungen entspricht 1 mg veratmeter Sauerstoff dem Energiegehalt von 5 mg Naßgewicht des Fisches (WINBERG 1956). Eine weitere Annahme betrifft die Summe der Energie, die für Respiration unter natürlichen Lebensbedingungen verwendet wird. WINBERG (1956) leitete aus zahlreichen Untersuchungen von pelagischen und demersalen Fischen der gemäßigten Breiten ab, daß die Summe aller Stoffwechselprozesse eines Fisches im Feld pro Tag das Doppelte seines Routine-Stoffwech-

Diskussion

sels beträgt. Ausgehend von den niedrigen Raten der Spontanaktivität der hier untersuchten arktischen Fische wird jedoch für diese Arten angenommen, daß unter natürlichen Lebensbedingungen die Summe aller Stoffwechselprozesse maximal das Eineinhalbfache ihres Standard-Stoffwechsels beträgt. Die gemessenen Sauerstoffverbräuche wurden daher mit dem Faktor 1,5 multipliziert. Aus den Wachstumskurven der einzelnen Populationen wurde der über ein Jahr gemittelte Gewichtszuwachs pro Tag berechnet. Beide Werte sind für jedes Individuum, dessen Respirationsrate gemessen worden war, als Prozent des Naßgewichtes in Tabelle 5-1 aufgeführt.

Tab. 5-1: Übersicht über die Ergebnisse des mit Hilfe des WINBERG-Modells berechneten Nahrungsbedarfes aller untersuchten Individuen. Angegeben sind Art, Herkunftsgebiet, Naßgewicht, Sauerstoffverbrauch unter natürlichen Lebensbedingungen, Wachstumsrate und Nahrungsbedarf. Die berechneten Werte sind als Prozent des Naßgewichtes pro Tag angegeben. Weitere Erklärungen siehe Text.

Species	Region Of Catch	Wet Weight [g]	Natural VO ₂ [% WW d ⁻¹]	Growth Rate [% WW d ⁻¹]	Food Requirement [% WW d ⁻¹]
<i>Arctiellus atlanticus</i>	N-Svalbard	0.7	0.38	0.44	1.02
	Centr. Bar. Sea	1.1	0.37	0.44	1.01
	Centr. Bar. Sea	1.2	0.30	0.41	0.89
	N-Greenland	3.0	0.30	0.11	0.51
	Centr. Bar. Sea	4.2	0.34	0.06	0.50
	Centr. Bar. Sea	5.4	0.23	0.04	0.34
	Centr. Bar. Sea	6.2	0.24	0.04	0.34
	Centr. Bar. Sea	6.6	0.24	0.05	0.36
	Centr. Bar. Sea	10.1	0.19	0.00	0.24
	N-Greenland	10.6	0.18	0.07	0.32
	Centr. Bar. Sea	12.8	0.19	0.00	0.24
	N-Greenland	20.9	0.24	0.03	0.33
	N-Greenland	28.0	0.19	0.00	0.23
	N-Greenland	28.0	0.17	0.00	0.22
	N-Svalbard	39.3	0.21	0.02	0.29
N-Svalbard	45.9	0.17	0.01	0.23	
N-Svalbard	51.4	0.17	0.00	0.22	
<i>Lycodes reticulatus</i>	Centr. Bar. Sea	3.0	0.42	0.19	0.76
	Centr. Bar. Sea	3.4	0.47	0.18	0.81
	NE-Greenland	11.0	0.56	0.13	0.86
	NE-Greenland	16.6	0.41	0.11	0.64
	Centr. Bar. Sea	19.1	0.45	0.07	0.65
	N-Svalbard	20.9	0.40	0.06	0.57
	W-Svalbard	31.9	0.30	0.04	0.43
	NE-Greenland	32.0	0.34	0.08	0.52
	NE-Greenland	32.0	0.33	0.08	0.51
	Centr. Bar. Sea	38.5	0.51	0.04	0.68
	N-Svalbard	51.6	0.38	0.03	0.51
	NE-Greenland	203.9	0.59	0.02	0.77
	NE-Greenland	377.2	0.57	0.01	0.72
	NE-Greenland	377.3	0.47	0.01	0.60

Aus den Berechnungen ergibt sich, daß junge *Arteidiellus atlanticus* mit einem Nahrungsbedarf von einem Prozent ihres Körpergewichtes pro Tag den höchsten relativen Energiebedarf aufweisen. Dagegen haben adulte *Arteidiellus atlanticus* den niedrigsten Energiebedarf aller untersuchten Individuen, da sie so gut wie keine Energie mehr für Wachstum aufwenden und die relative Stoffwechselrate dieser Art mit zunehmender Größe der Individuen sinkt. Bei Individuen von *Lycodes reticulatus* ist der Energiebedarf dagegen auch dann noch recht hoch, wenn sie kaum noch wachsen, da bei dieser Art die relative Stoffwechselrate auch bei zunehmender Größe gleich bleibt. Diese Unterschiede werden auch im Verhältnis zwischen Wachstum und Sauerstoffverbrauch deutlich. Junge *Arteidiellus atlanticus* im zweiten Lebensjahr haben ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen Wachstum und Respirationsrate. Dagegen veratmen *Lycodes reticulatus* im ersten Lebensjahr doppelt soviel Energie wie sie in Wachstum umsetzen. BRETT & GROVES (1979) fanden, daß bei jungen Fischen, die gut fressen, der Stoffwechsel das Eineinhalb- bis Dreifache derjenigen Energiemenge beträgt, die für das Wachstum genutzt wird.

Die mit dem WINBERG-Modell errechneten Daten ergänzten sich mit den im Labor ermittelten Werten von Nahrungsaufnahme und Wachstum. Bei *Lycodes reticulatus* sind theoretisch berechneter Nahrungsbedarf und im Labor beobachtete aufgenommene Nahrungsmenge identisch. Auch die Wachstumsraten im Feld und im Labor sind weitgehend gleich. Dieses Ergebnis ist eine Validierung der mit Hilfe der Otolithen ermittelten Wachstumsraten im Feld. Die Individuen haben aber im Labor nicht mehr Energie aufgenommen und in Wachstum umgesetzt als sie nach dem WINBERG-Modell bräuchten. Es ist vorstellbar, daß die maximal aufnehmbare Energiemenge genetisch begrenzt ist (CLARKE 1983).

Die mit Hilfe des WINBERG-Modells erhaltenen Ergebnisse erklären, warum Individuen von *Arteidiellus atlanticus* im Labor nicht gewachsen sind. Sie hatten im Labor weit weniger Nahrung aufgenommen als sie nach dem Modell für Stoffwechsel und Wachstum benötigt hätten. Der Zeitpunkt der Versuche im Winter (Januar bis Mai) kann eine Ursache sein, warum Individuen von *Arteidiellus atlanticus* nur sehr wenig während der Laborversuche gefressen hatten. Vielleicht verringert sich die von Individuen dieser Art aufgenommene Nahrungsmenge im Winter. Während des Sommers wurde beobachtet, daß Individuen von *Arteidiellus atlanticus* mehr fraßen und die Nahrung auch leichter annahmen. Da die Individuen bei schwachem Dauerlicht gehalten wurden, müßten dafür endogene Rhythmen verantwortlich sein. CLARKE (1991) beschreibt ein ähnliches Verhalten von Fischen im Winter und vermutete dafür hormonelle Ursachen. Auch bei subantarktischen Fischen wurden im Winter verringerte Raten der Nahrungsaufnahme und des Wachstums beobachtet (TARGETT *et al.* 1987, TARGETT 1990).

Die Nahrung von *Arctiellus atlanticus* besteht aus benthischen Arten, die vermutlich auch im Winter in ausreichenden Dichten im Benthos vorkommen. Arktische Cottiden und Zoarciden wiesen ebenfalls im Winter gefüllte Mägen auf, obwohl es kein oder nur sehr wenig Tageslicht gab (GREEN 1983). Allerdings wiesen die Arten einen höheren Anteil leerer Mägen und eine andere Nahrungszusammensetzung auf. Bei antarktischen Fischen wurden im Winter und zeitigen Frühjahr ebenfalls gefüllte Mägen gefunden (EKAU *et al.* 1987, WÖHRMANN 1988). Allerdings ist das Auftreten von ausgeprägten Jahresringen in den Otolithen der untersuchten Arten ein Beweis für reduzierte Wachstumsraten im Winter. Dort, wo die Nahrungsbedingungen besser waren, wie auf dem Schelfabhang nördlich von Svalbard (PIEPENBURG *et al.* 1992), wurden Individuen von *Arctiellus atlanticus* wesentlich größer als im zentralen Barentsmeer. So könnten die niedrigen Wachstumsraten die Folge einer Nahrungslimitierung im arktischen Benthos sein.

Damit ein Fisch seine Körpermasse erhalten kann, muß die als Nahrung aufgenommene Energiemenge die Kosten für die Aufrechterhaltung seiner lebensnotwendigen Prozesse ausgleichen. Der Standard-Sauerstoffverbrauch ist ein Maß für diese Kosten. Nur die diese Kosten übersteigende Nahrungsenergie kann in Wachstum umgesetzt werden (BRETT & GROVES 1979). Es wäre daher Energieverschwendung, bei niedrigen Temperaturen für diese "Betriebskosten" eine Kompensation in Form einer Erhöhung des Standard-Stoffwechsels durchzuführen. Diese Energie würde nicht mehr für ökologisch viel sinnvollere Prozesse wie Wachstum oder Reproduktion zur Verfügung stehen. Es ist im Gegenteil ein Vorteil, daß die Betriebskosten bei niedriger Temperatur geringer sind (Clarke 1988, 1991).

HØPNER PETERSEN (1989) stellte fest, daß es für Organismen auch bei niedriger Temperatur sehr wohl möglich ist, eine hohe Produktion zu erzielen. Aus Feldbeobachtungen leitete der Autor folgende mögliche Strategie ab: "Anwesenheit von Nahrung bedeutet Beginn von Freßaktivität, bedeutet maximalen Ertrag für Wachstum und Reproduktion, bei minimalem Stoffwechsel". Diese Zusammenhänge lassen sich bei der Art *Arctiellus atlanticus* wiederfinden. Die Individuen schwammen kaum und auch bei der Fütterung dauerte es einige Zeit, bis die Individuen aus einem Ruhezustand erwachten und zuschnappten. Dieser Ernährungstyp des Lauerjägers funktioniert nach dem Prinzip "sit and wait". Während der Ruhephasen wird nur ein Minimum an Energie verbraucht. Dafür dauert es länger, bis auf äußere Reize reagiert werden kann.

Im Gegensatz dazu zeigten Individuen von *Lycodes reticulatus* schon bei geringen Veränderungen in ihrer Umgebung eine sofort zunehmende Aktivitätsrate. Sie näherten sich auch entfernteren potentiellen Nahrungsobjekten. Vielfach wurden agile Arten wie Gar-

nelen und Polardorsche gefressen, zu deren Erbeutung die Fische schnell reagieren müssen. Um dies zu gewährleisten, reduzieren Individuen von *Lycodes reticulatus* ihren Stoffwechsel im Ruhezustand nicht im gleichen Maße wie *Arrediellus atlanticus*. Dies zeigen die höheren Raten des Standard-Stoffwechsels, die in Phasen äußerer Bewegungslosigkeit gemessen wurden. Ein weiteres Indiz ist der relativ hohe Exponent der Respirations-Gewichts-Beziehung. Große Tiere haben gegenüber kleineren Individuen keine reduzierte relative Respirationsrate, wie dies normalerweise bei Fischarten, auch bei *Arrediellus atlanticus*, der Fall ist.

Die Unterschiede im Standard-Stoffwechsel beider Arten werden nicht vollständig durch die unterschiedlichen Wachstumsraten kompensiert. So führt bei *Lycodes reticulatus* die höhere Stoffwechselrate im Ruhezustand zu einem größeren Gesamt-Energiebedarf im Vergleich zu *Arrediellus atlanticus*. Vermutlich ist es jedoch gerade diese höhere Stoffwechselrate, die es *Lycodes reticulatus* ermöglicht, den erhöhten Energiebedarf zu decken. Andererseits benötigt *Arrediellus atlanticus* wegen der verringerten Stoffwechselrate im Ruhezustand insgesamt weniger Energie. Die beiden untersuchten Arten verfolgen also unterschiedliche energetische Strategien, die zu einem unterschiedlichen Nahrungsbedarf führen.

Insgesamt sind die Raten des Sauerstoffverbrauches und des Wachstums der untersuchten Arten sehr niedrig, wenn man sie mit pelagischen Arten oder mit Arten aus temperierten Gebieten vergleicht. Dieses führt zu einem geringen Nahrungsbedarf, der im Sinne von CLARKE (1983) als Anpassung an ein geringes Nahrungsangebot erklärt werden kann. Zu diesen Anpassungen gehört auch eine spät eintretende Geschlechtsreife und die Produktion benthischer, hoch entwickelter Larven.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß eine isolierte Betrachtung einzelner physiologischer Prozesse, wie zum Beispiel der erhöhten Rate des Standard-Stoffwechsels, zu Fehlinterpretationen führen kann. Vielmehr muß in einem ökologischen Ansatz die gesamte Lebensweise und -geschichte einer Art untersucht werden, um daraus Aussagen über eventuelle Anpassungen an den Lebensraum ableiten zu können.

Um die Biologie und die Bedeutung der Fische im arktischen Ökosystem zu klären, ist weitere längerfristige Forschung nötig. Die vorliegenden Untersuchungen konnten zeigen, daß unter geeigneten Bedingungen eine jahrelange Hälterung polarer Fische möglich ist. Dadurch ergeben sich weiterführende Forschungsmöglichkeiten, um Verhalten, Lebensweise und Energiestoffwechsel von Fischarten in polaren Regionen zu untersuchen. Dazu zählen Fragen zu einem Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot und Stoffwechselrate, zu saisonalen Unterschieden der Nahrungsaufnahme-, Wachstums- und Stoffwechselraten, zum Jagdverhalten in der polaren Nacht oder zum Reproduktionsverhalten.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- AAGAARD K (1982): Inflow from the Atlantic Ocean to the polar basin. **In:** Rey L (ed.): The Arctic Ocean. John Wiley & Sons, New York, p. 69-81.
- AAGAARD K (1989): A synthesis of the Arctic Ocean circulation. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer **188**: 11-22.
- ABLE KW (1978): Ichthyoplankton of the St. Lawrence estuary: composition, distribution and abundance. J. Fish. Res. Board Can. **35**: 1518-1531.
- ANDRIASHEV AP (1954): Fishes of the northern seas of the USSR. Akademiya Nauk SSSR, Zoological Institute. Keys to the fauna of the USSR **53**: 1-566 [Translated from the Russian by Israel Program for Scientific Translations, 1964].
- ANDRIASHEV AP (1965): A general review of the Antarctic fish fauna. **In:** VAN MIEGHEM J, VAN OYE J, VAN OYE P (eds.): Biogeography and Ecology of Antarctica. Junk Publ., The Hague, p. 491-550.
- ANDRIASHEV AP (1987): A general review of the Antarctic bottom fish fauna. **In:** KULLANDER SO, FERNHOLM B (eds.): Proceedings of the 5. Congress of European Ichthyologists, Stockholm 1985, Stockholm, p. 357-372.
- ATKINSON EG, PERCY JA (1992): Diet comparison among demersal marine fish from the Canadian Arctic. Polar Biol. **11**: 567-573.
- BACKUS RH (1957): The fishes of Labrador. Bull. Am. Mus. Natur. Hist. **113**: 273-338.
- BAKER DJ (1986): The Arctic's role in climate. Oceanus **29**: 41-46.
- BEAMISH FWH (1964a): Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. Can. J. Zool. **42**: 177-188.
- BEAMISH FWH (1964b): Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. III. Influence of oxygen. Can. J. Zool. **42**: 355-366.
- BEAMISH FWH (1990): Swimming metabolism and temperature in juvenile walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. Env Biol Fish **27**: 309-314.
- BEAMISH FWH, MOOKHERJEE PS (1964): Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. Can. J. Zool. **42**: 161-175.
- BEVERTON RJH, HOLT SJ (1957): On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Investigation **19**: 1-533.
- BLAXTER JHS (1969): Eggs and Larvae. **In:** HOAR WS, RANDALL DJ (eds.): Fish Physiology, Vol. III. Academic Press, New York, p. 177-252.
- BOURKE RH, NEWTON JL, PAQUETTE RG, TUNNICLIFFE MD (1987): Circulation and water masses of the East Greenland shelf. J. Geophys. Res. **92**: 6729-6740.
- BRETT JR (1970): Fishes. **In:** KINNE O (ed.): Marine Ecology, Vol. I: Environmental Factors, Part I Wiley (Interscience), New York, p. 515-560.

- BRETT JR, GROVES TDD (1979): Physiological energetics. In: HOAR WS, RANDALL DJ, BRETT JR (eds.): Fish Physiology, Vol. 9. Academic Press, New York, p. 279-352.
- BRISKINA MM (1939): Feeding of non-commercial fishes of the Barents Sea. (in russian with english summary) Transactions of the Institute of Marine Fisheries and Oceanography of the USSR **4**: 339-354.
- CARMACK EC, SWIFT JH (1990): Some aspects of the large-scale physical oceanography of the Arctic ocean influencing biological distributions. In: MEDLIN LK, PRIDDLE J (eds.): Polar Marine Diatoms. British Antarctic Survey, Cambridge, p. 35-46.
- CHEKUNOVA VI (1983): Ecological groups of cold-water fishes and their energy metabolism. J. Ichthyol. **23**: 111-121.
- CHERNOVA NV (1987): Aquarium observations on liparids *Careproctus reinhardti* (Kröyer) and *Liparis liparis* L. Proc. Zool. Inst. Leningrad **162**: 95-99.
- CHERNOVA NV, VON DORRIEN CF, NEYELOV AV, SALDANHA L (1992): Benthic fish investigations. In: Rachor E (ed.): Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV "Polarstern". Ber. Polarforsch. **115**: 101-109.
- CLARKE A (1980): A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. Biological Journal of the Linnean Society **14**: 77-92.
- CLARKE A (1983): Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. **21**: 341-453.
- CLARKE A (1988): Seasonality in the Antarctic marine environment. Comp. Biochem. Physiol. **90B**: 461-473.
- CLARKE A (1991): What is cold adaptation and how should we measure it? Amer. Zool. **31**: 81-92.
- CLARKE A, NORTH AW (1991): Is the growth of polar fish limited by temperature? In: DI PRISCO G, MARESCA B, TOTA B (eds.): Biology of Antarctic Fishes. Springer, Berlin, p. 54-69.
- CROCKETT EL, SIDELL BD (1990): Some pathways of energy metabolism are cold adapted in Antarctic fishes. Physiol. Zool. **63**: 472-488.
- DANIELS RA (1978): Nesting behaviour of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbour, Antarctic Peninsula. J. Fish Biol. **12**: 465-474.
- DANIELS RA (1982): Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish. Bull. **80**: 575-588.
- DRAGESUND O, GJOESAETER J (1988): The Barents Sea. In: POSTMA H, ZIJLSTRA JJ (eds.): Ecosystems of the World 27: Continental Shelves. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, p. 339-361.
- DUNBAR MJ (1947): Marine young fish from the Canadian eastern Arctic. Bull. Fish. Res. Board Can. **73**: 1-11.
- DUNBAR MJ (1968): Ecological development in polar regions. Prentice-Hall, New Jersey, 119 pp.

- DUNBAR MJ (1982): Arctic marine ecosystems. In: REY L (ed.): The Arctic Ocean. John Wiley & Sons, New York, p. 233-260.
- DUNBAR MJ (1985): The Arctic marine ecosystem. In: ENGELHARDT FR (ed.): Petroleum Effects in the Arctic Environment. Elsevier Applied Science Publishers, London, New York, p. 1-35.
- EHRENBAUM E (1901): Die Fische. Fauna Arctica 2: 65-168.
- EKAU W (1988): Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis. Ber. Polarforsch. 51: 1-140.
- EKAU W (1989): Egg development of *Trematomus eulepidotus* Regan 1914 (Nototheniidae, Pisces) from the Weddell Sea, Antarctica. Cybium 13: 213-219.
- EKAU W, HUBOLD G, WÖHRMANN A (1987): Fish and fish larvae. In: Schnack-Schiel S (ed.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. Polarforsch. 39: 210-218.
- EKMAN S (1953): Zoogeography of the Sea. Sidgwick and Jackson Limited, London, 417 pp.
- ENNIS GP (1970a): Reproduction and associated behaviour in the shorthorn sculpin, *Myoxocephalus scorpius* in Newfoundland waters. J. Fish. Res. Bd. Canada 27: 2037-2045.
- ENNIS GP (1970b): Age, growth and sexual maturity of the shorthorn sculpin, *Myoxocephalus scorpius* in Newfoundland waters. J. Fish. Res. Bd. Canada 27: 2155-2158.
- EVERSON I (1977a): Antarctic marine secondary production and the phenomenon of cold adaptation. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 279: 55-66.
- EVERSON I (1977b): The Living Resources of the Southern Ocean. FAO Southern Ocean Fisheries Survey Program, Rome, GLO/SO/77/1, 156 pp.
- FANTA E, LUCCHIARI PH, BACILA M (1989): The effect of temperature increase on the behavior of Antarctic fish. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 2: 123-130.
- FEDOROV VV (1984): Cottidae. In: WHITEHEAD PJP, BAUCHOT M-L, HUREAU J-C, NIELSEN J, TORTONESE E (eds.): Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, Vol II. UNESCO, Paris, p. 1243-1260.
- FINLEY KJ, BRADSTREET MSW, MILLER GW (1990): Summer feeding ecology of harp seals (*Phoca groenlandica*) in relation to arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Canadian High Arctic. Polar Biol. 10: 609-618.
- FINLEY KJ, EVANS CR (1983): Summer diet of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian high Arctic. Arctic 36: 82-89.
- FORD E (1933): An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 19: 305-384.
- FORSTER ME, FRANKLIN CE, TAYLOR HH, DAVISON W (1987): The aerobic scope of an Antarctic fish, *Pagothenia borchgrevinki* and its significance for metabolic cold adaptation. Polar Biol. 8: 155-159.

- FORSTNER H (1983): An automated multiple-chamber intermittent-flow respirometer. In: GNAIGER E, FORSTNER H (eds.): Polarographic oxygen sensors. Springer-Verlag, Berlin, p. 111-126.
- FORSTNER H, GNAIGER E (1983): Calculation of equilibrium oxygen concentration. In: GNAIGER E, FORSTNER H (eds.): Polarographic oxygen sensors. Springer-Verlag, Berlin, p. .
- FROST KJ, LOWRY LF (1980): Feeding of ribbon seals (*Phoca fasciata*) in the Bering Sea in spring. Can. J. Zool. **58**: 1601-1607.
- FRY FEJ (1971): The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: HOAR WS, RANDALL DJ (eds.): Fish Physiology, Vol. 6 Academic Press, London, p. 1-98.
- GREEN JM (1983): Observations on the food of marine fishes from Resolute Bay, Cornwallis Island, Northwest Territories. Astarte **12**: 63-68.
- HALSBAND E, HALSBAND I (1968): Eine Apparatur zur Messung der Stoffwechselintensität von Fischen und Fischnährtieren. Arch. Fischereiwiss. **19**: 78-62.
- HEMMINGSSEN EA, DOUGLAS EL (1970): Respiratory characteristics of the hemoglobin-free fish *Chaenocephalus aceratus*. Comp. Biochem. Physiol. **33**: 733-744.
- HEMMINGSSEN EA, DOUGLAS EL, GRIGG GC (1969): Oxygen consumption in an Antarctic hemoglobin-free fish, *Pagetopsis macropterus*, and in three species of *Notothenia*. Comp. Biochem. Physiol. **29**: 467-470.
- HEMPEL G (1979): Early Life History of Fish. The Egg Stage. Univ. Wash. Press, Seattle, 70 pp.
- HEMPEL G (1987): Die Polarmeere - ein biologischer Vergleich. Polarforschung **57**: 173-189.
- HEMPEL G (1989): Symposium on marine sciences of the Arctic and subarctic regions. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer **188**: 7-10.
- HOGNESTAD PT (1961): Contributions to the fish fauna of Spitsbergen I. The fish fauna of Isfjorden. Acta Borealia A **18**: 1-36.
- HOLETON GF (1973): Respiration of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from a high Arctic lake. J. Fish. Res. Bd. Canada **30**: 717-723.
- HOLETON GF (1974): Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artefact? Physiol. Zool. **47**: 137-152.
- HØPNER PETERSEN G (1989): Benthos, an important compartment in northern aquatic ecosystems. In: REY L, ALEXANDER V (eds.): Proceedings of the sixth Conference of the Comité Arctique International, 13-15 May 1985. E. J. Brill, Leiden, New York, Koebenhavn, Koeln, p. 162-176.
- HOIRIGAN TF, RADTKE RL (1989): Reproduction of the Antarctic fish *Nototheniops nudifrons*. Mar. Biol. **100**: 277-283.
- HUBOLD G (1991): Ecology of notothenioid fishes in the Weddell Sea. In: DI PRISCO G, MARESCA B, TOTA B (eds.): Biology of Antarctic Fishes. Springer, Berlin, p. 3-22.

- HUBOLD G (1992): Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer. Ber. Polarforsch. **103**: 1-157.
- HYSLOP EJ (1980): Stomach content analysis - a review of methods and their application. J. Fish. Biol. **17**: 411-429.
- JANSSEN J, COOMBS S, MONTGOMERY J, SIDELEVA V (1990): Comparison in the use of the lateral line for detecting prey by notothenioids and sculpins. Antarctic Journal **15**: 214-215.
- JENSEN AS (1904): De Nordeuropæisk-Grønlandske Lycodinæ. Dan. Ingolf-Exped. **2**: 1-99.
- JENSEN AS (1909): The fishes of East Greenland. Medd. Groenl. **29**: 213-276, pl. XI-XIII.
- JENSEN AS (1952a): On the Greenland species of the genera *Arctiellus*, *Cottunculus*, and *Gymnocanthus* (Teleostei, Scleroparei, Cottidae). Medd. Groenl. **142**: 1-21.
- JENSEN AS (1952b): Recent finds of Lycodinae in Greenland waters. Medd. Groenl. **142**: 1-28.
- JOHANNESSEN OM (1989): MIZEX, the Marginal Ice Zone Experiment. (Abstract) Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer **188**: 67.
- JOHNSTON IA (1989): Antarctic fish muscles - structure, function and physiology. Science **1**: 97-108.
- JOHNSTON IA (1990): Cold adaptation in marine organisms. Phil. Trans. R. Soc. Lond. **B 326**: 655-667.
- JOHNSTON IA, CLARKE A, WARD P (1991): Temperature and metabolic rate in sedentary fish from the Antarctic, North Sea and Indo-West Pacific Ocean. Mar. Biol. **109**: 191-195.
- KEENLEYSIDE MHA (1979): Diversity and adaptation in fish behavior. Springer, Berlin, 208 pp.
- KOCK KH, KELLERMANN A (1991): Review: Reproduction in Antarctic notothenioid fish. Antarctic Science **3**: 125-150.
- KOZLOWSKI J (1992): Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. TREE **7**: 15-19.
- KRAUSE G (ed.) (1991): Die Expedition ARKTIS VII mit FS "Polarstern" 1990. Bericht vom Fahrtabschnitt ARK VII/2. Ber. Polarforsch. **93**: 1-50.
- KROGH A (1914): The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. Internationale Zeitschrift für Physikalisch-Chemische Biologie **1**: 491-508.
- KROGH A (1916): The Respiratory Exchange of Animals and Man. Longmans, Green, London, 173 pp.

- LAMP F (1966): Beiträge zur Biologie der Seeskorpione *Myoxocephalus scorpius* (L.) und *Taurulus bubalis* (Euphr.) in der Kieler Förde. Kieler Meeresforschung 22: 98-120.
- LEIM AH, SCOTT WB (1966): Fishes of the Atlantic coast of Canada. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 155: 485 pp.
- LONGHURST AR, PLATT T, HARRISON WG, HEAD EJH, HERMAN AW, HORNE E, CONOVER RJ, LI WKW, SUBBA RAO DV, SAMEOTO D, SMITH JC, SMITH REH (1989): Biological oceanography in the Canadian High Arctic. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer 188: 80-89.
- LØNNE OJ, GABRIELSEN GW (1992): Summer diet of seabirds feeding in sea-ice-covered waters near Svalbard. Polar Biol. 12: 685-692.
- LOZAN JL (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, 237 pp.
- LUCETTA A, CIVITARESE G, MATISHOV D (1992): Hydrochemistry. In: Rachor E (ed.): Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV "Polarstern". Ber. Polarforsch. 115: 32-42.
- LYDERSEN C, GJERTZ I, WESLAWSKI JM (1989): Stomach contents of autumn-feeding marine vertebrates from Hornsund, Svalbard. Polar Record 25: 107-114.
- MACDONALD JA, MONTGOMERY JC, WELLS RMG (1987): Comparative physiology of Antarctic fishes. Advances in Marine Biology. 24: 321-388.
- MACDONALD JA, MONTGOMERY JC, WELLS RMG (1988): The physiology of McMurdo Sound fishes: current New Zealand research. Comp. Biochem. Physiol. 90B: 567-578.
- MARSHALL NB (1964): Some convergences between the benthic fishes of polar seas. In: SCIENTIFIC COMMITTEE ON ANTARCTIC RESEARCH (ed.): Proc. 1st Symp. Ant-arct. Biol. Paris 2-8 September 1962. Hermann, Paris, p. 273-278.
- MCALLISTER DE (1962): Systematic notes on the sculpin genera *Arctidiellus*, *Icelus* and *Triglops* on Arctic and Antlantic coasts of Canada. Bull. Nat. Mus. Canada 185: 49-59.
- MCALLISTER DE, ANDERSON ME, HUNTER JG (1981): Deep-water eelpouts, Zoarcidae, from Arctic Canada and Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 821-839.
- MCCLAREN IA (1958): The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) in the eastern Canadian Arctic. Fish Res Board Can Bull 118: 1-97.
- MEHL S (1991): The Northeast Arctic cod stock's place in the Barents Sea ecosystem in the 1980s: an overview. Polar Research 10: 525-534.
- MEINCKE J (1989): Arctic and Subarctic programmes: A review. (Abstract) Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer 188: 66.
- MENZIES RJ, GEORGE RY, ROWE GT (1973): Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans. John Wiley & Sons Inc., New York, 488 pp.
- MIKHAIL MY, WELCH HE (1989): Biology of Greenland cod, *Gadus ogac*, at Saqvaq-juac, northwest coast of Hudson Bay. Env. Biol. Fish. 26: 49-62.

- MILEIKOVSKY SA (1971): Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecology significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.* **10**: 193-213.
- MOMBECK F (1983): Untersuchung der Grundfischbestände vor Labrador. *Inf. Fischwirtsch.* **30**: 9-15.
- MORENO CA (1980): Observation on food and reproduction in *Trematomus bernacchii* (Pisces: Nototheniidae) from the Palmer Archipelago, Antarctica. *Copeia* **1980**: 171-173.
- MOROSOVA GN (1982): Distribution, relative abundance and size composition of three species of eelpouts in the Labrador and Newfoundland areas. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **3**: 159-164.
- MORTIMER, CE (1983): *Chemie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 637 pp.
- MUSICK JA, ABLE KW (1969): Occurrence and spawning of the sculpin *Triglops murrayi* (Pisces, Cottidae) in the Gulf of Maine. *J Fish Res Board Can* **26**: 473-475.
- MUUS B (1981): Fisk. In: MUUS B, SALOMONSEN F, VIBE C (eds.): *Groenlands Fauna*. Gyldendal, Kobenhavn, p. 23-158.
- NORTH AW (1991): Review of the early life history of Antarctic notothenioid fish. In: DI PRISCO G, MARESCA B, TOTA B (eds.): *Biology of Antarctic Fishes*. Springer, Berlin, p. 70-86.
- NORTH AW, WHITE MG (1987): Reproductive strategies of Antarctic fish. In: KULLANDER SO, FERNHOLM B (eds.): *Proc. V Congr. europ. Ichthyol.*, Stockholm 1985, Stockholm, p. 381-390.
- NORVILLO GV, ZHURALEVA NG (1989): Early postembryonal development of the Arctic staghorn sculpin *Gymnocanthus tricuspis*. *J. Ichthyol.* **29**: 331-333.
- PAULY D (1979): Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. *Ber. Inst. f. Meereskunde* **63**: 1-156.
- PETHON P (1985): *Aschehougs store fiskebok*. (in Norwegian). H. Aschehoug & Co., Stockholm, 447 pp.
- PIEPENBURG D (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. *Ber. Polarforsch.* **52**: 1-118.
- PIEPENBURG D, VON DORRIEN C, SCHMID M, RUST J (1991): Benthos and Fish. In: Krause G (ed.): *Die Expedition ARKTIS VII mit FS "Polarstern" 1990. Bericht vom Fahrtabschnitt ARK VII/2*. *Ber. Polarforsch.* **93**: 27-31.
- PIEPENBURG D, GUTT J, SCHMID M, KENDALL M, RAUSCHERT M (1992): Evertbrates. In: Racher E (ed.): *Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV "Polarstern"*. *Ber. Polarforsch.* **115**: 90-91.
- PITCHER TJ, HART PJB (1982): *Fisheries Ecology*. Croom Helm, London, Canberra, 414 pp.

- PRIEDE IG (1985): Metabolic scope in fishes. In: TYTLER P, CALOW P (eds.): Fish Energetics: New Perspectives. Croom Helm, London, Sydney, p. 33-64.
- RACHOR E (ed.) (1992): Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV "Polarstern". Ber. Polarforsch. **115**: 1-150.
- RASS TS (1935): Einige Gesetzmäßigkeiten in Bau und Entwicklung von Fischeiern und Larven in nördlichen Gewässern (in russian, with german summary). Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de l'URSS, II **8-9**: 597-601.
- RASS TS (1941): Analogous or parallel variation in structure in development of fishes in northern and Arctic seas. Jubilee Publications of the Moscow Society of Naturalists 1805-1940, Moscow, 1-60 pp.
- SAINT-PAUL U, HUBOLD G, EKAU W (1988): Acclimation effects on routine oxygen consumption of the Antarctic fish *Pogonophryne scotti* (Arteidraconidae). Polar Biol. **9**: 125-128.
- SAKAKIBARA S, KONDO Y, TOBAYAMA T, HOSHIAI T (1989): Growth of nototheniid fish, *Trematomus bernacchii* and *Pagothenia borchgrevinki* reared in Aquarium. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. **2**: 105-110.
- SCHOLANDER PF, FLAGG W, WALTERS V, IRVIN L (1953): Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms. Physiol. Zool. **26**: 67-92.
- SCHWARZBACH W (1988): Die Fischfauna des östlichen und südlichen Weddellmeeres: geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten. Ber. Polarforsch. **54**: 1-94.
- SCOTT WB, SCOTT MG (1988): Atlantic Fishes of Canada. Univ. Toronto Press, Toronto, 731 pp.
- SIEWING R (Hrsg.) (1980): Lehrbuch der Zoologie. Bd. 1: Allgemeine Zoologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York, 910 pp.
- SOMERO GN (1991): Biochemical mechanisms of cold adaptation and stenothermality in Antarctic fish. In: DI PRISCO G, MARESCA B, TOTA B (eds.): Biology of Antarctic Fishes. Springer, Berlin, p. 232-247.
- SOOFIANI NM, HAWKINS AD (1985): Field studies of energy budgets. In: TYTLER P, CALOW P (eds.): Fish Energetics: New Perspectives. Croom Helm, London, Sydney, p. 283-307.
- STEFFENSEN JF (1989): Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. Fish Physiol. Biochem. **6**: 49-59.
- STEFFENSEN JF, JOHANSEN K, BUSHNELL PG (1984): An automated swimming respirometer. Comp. Biochem. Physiol. **79A**: 437-440.
- TARGETT TE (1990): Feeding, digestion, and growth in Antarctic fishes: Ecological factors affecting rates and efficiencies. (abstract). In: IIGB PRESS (ed.): 2nd Int. Conf. Biol. Ant. Fishes, Ravello 30.5.-1.6.1990. IIGB Press, Naples, p. 37-39.
- TARGETT TE, YOUNG KE, KONECKI JT, GREY PA (1987): Research on wintertime feeding in Antarctic fishes. Antarctic Journal **12**: 211-213.

- THIEDE J (1986): Zur geologischen Geschichte der Polarmeere und ihrer Wassermassen. Geol. Paläontol. Inst. Univ. Kiel, Kiel, 312 pp.
- THORSON G (1936): The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. Meddr. Grønland **100**: 1-115.
- TORRES JJ, SOMERO GN (1988): Metabolism, enzymic activities and cold adaptation in Antarctic mesopelagic fishes. Mar. Biol. **98**: 169-180.
- VAN GUELPEN L (1986): Hookear sculpins (genus *Arrediellus*) of the North American Atlantic: taxonomy, morphological variability, distribution, and aspects of life history. Can. J. Zool. **64**: 677-690.
- VON HOFSTEN N (1919): Zoologische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Spitsbergen 1908 unter Leitung von Professor GO Greer. Teil II. Die Fische des Eisfjords. K. Sven. Vetenskapsakad. Handl. **54**: 1-129.
- VOß J (1988): Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). Ber. Polarforsch. **115**: 1-145.
- WALFORD LA (1946): A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull. **90**: 141-147.
- WEISS RF (1970): The solubility of nitrogen, oxygen, and argon in water and seawater. Deep-Sea Res. **17**: 721-735.
- WELLS RMG (1986): Cutaneous oxygen uptake in the Antarctic icequab, *Rigophila dearborni* (Pisces: Zoarcidae). Polar Biol. **5**: 175-180.
- WELLS RMG (1987): Respiration of Antarctic fishes from McMurdo Sound. Comp. Biochem. Physiol. **88A**: 417-424.
- WESLAWSKI JM, LINKOWSKI TB, HERRA T (1990): Southern Spitsbergen fishes. In: KLEKOWSKI RZ, WESLAWSKI JM (eds.): Atlas of the Marine Fauna of Southern Spitsbergen. Vol. 1. Vertebrates Polish Academy of Sciences Press, Wrocław, p. 99-195.
- WESTIN L (1969): The mode of fertilization, parental behaviour and time of egg development in fourhorn sculpin, *Myoxocephalus quadricornis* (L.). Fish. Board of Sweden, Inst. Freshwater Res., Drottningholm Report **49**: 175-182.
- WIESER W (1985): Developmental and metabolic constraints of the scope for activity in young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Biol. **118**: 133-142.
- WINBERG GG (1956): Rate of Metabolism and Food Requirements of Fishes. Beloruss, State University, Minsk (Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. No. 194, 1960), 253 pp.
- WÖHRMANN A (1988): Jahreszeitliche Unterschiede in der Ernährung antarktischer Fische (Notothenioidei: *Trematomus eulepidotus*, *T. scotti*, *Chionodraco myersi*). Dipl. Arb. Univ. Kiel, Kiel, 111 pp.
- WOHLSCHLAG DE (1960): Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. Ecology **41**: 287-292.

- WOHLSCHLAG DE (1963): An Antarctic fish with unusually low metabolism. *Ecology* **44**: 557-564.
- WOHLSCHLAG DE (1964): Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. **In**: LEE MO (ed.): *Biology of the Antarctic Seas*, vol.1 American Geophysical Union, Washington DC, p. 33-62.
- ZAR JH (1984): *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, 718 pp.
- ZENKEVITCH L (1963): *Biology of the Seas of the USSR*. G. Allen & Unwin LTD, London, 995 pp.

ANHANG

	Seite
Tab. A1: Abundanz aller gefangenen Fischarten (ARK 7/2)	A2
Tab. A2: Biomasse aller gefangenen Fischarten (ARK 7/2)	A3
Tab. A3: Abundanz aller gefangenen Fischarten (ARK 8/2)	A4
Tab. A4: Biomasse aller gefangenen Fischarten (ARK 8/2)	A5

Tab. A-1: Expedition ARK 7/2 (1990): Abundanz der gefangenen Fische pro Station. Angegeben ist die Anzahl der Individuen pro Quadratkilometer sowie die Wassertiefe auf jeder Station. Für beide Fanggeräte ist außerdem der prozentuale Anteil jeder Art am Gesamtfang (Dominanz) angegeben. (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschleppnetz)

Species	ARK 7/2															Dominance [%]		
	Abundance [Indiv. km ⁻²]	195	199	200	205	207	213	214	215	216	221	222	224	226	227	228	AGT	OT
	Depth [m]	490	175	370	120	350	480	110	100	170	200	350	200	100	200	250	AGT	OT
1 <i>Raja hyperborea</i>	-	-	192	-	214	-	-	-	-	-	-	-	-	53	11	0.8	0.4	
2 <i>Arctogadus glacialis</i>	893	989	4789	2658	214	2288	227	427	-	749	2524	2568	62	951	2235	25.0	47.1	
3 <i>Boreogadus saida</i>	595	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	10	338	266	0.8	3.8	
4 <i>Sebastes marinus</i>	-	-	-	-	-	654	-	-	-	-	814	26	-	-	-	1.6	3.9	
5 <i>Arteidiellus atlanticus</i>	-	-	1916	-	214	163	1814	855	4380	140	244	205	10	159	447	16.4	6.5	
6 <i>Arteidiellus uncinatus</i>	-	-	-	-	-	-	2494	1282	-	-	-	-	10	74	-	5.7	0.5	
7 <i>Iselus bicornis</i>	-	330	-	1840	-	-	2041	3846	243	-	-	-	-	207	11	11.9	1.4	
8 <i>Triglops nybelini</i>	1190	-	1533	409	1282	-	-	427	1703	229	27	295	83	317	543	11.5	8.3	
9 <i>Cottunculus microps</i>	-	-	383	-	-	-	-	-	-	63	41	13	-	-	11	0.8	0.6	
10 <i>Lycenchelys kolthoffi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	0.1	
11 <i>Lycodes eudipleurostictus</i>	-	-	-	-	-	1144	-	-	-	-	27	-	-	-	-	-	2.9	
12 <i>Lycodes pallidus</i>	-	-	-	-	641	-	-	-	243	25	14	-	-	-	-	-	1.6	
13 <i>Lycodes reticulatus</i>	-	-	-	818	-	-	-	-	243	51	54	-	155	21	75	2.0	2.0	
14 <i>Lycodes seminudus</i>	298	-	192	-	427	-	-	-	-	-	27	-	-	-	-	-	1.6	
15 <i>Gymnelus retrodorsalis</i>	-	-	-	1431	-	-	-	427	-	25	-	-	10	-	-	-	3.3	
16 <i>Liparis fabricii</i>	893	659	766	3885	-	-	-	-	-	-	-	26	41	930	2768	11.5	22.2	
17 <i>Careproctus reinhardti</i>	298	-	766	-	-	163	-	-	-	-	-	-	-	127	43	2.5	1.0	
18 <i>Eumicrotremus derjugini</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	11	-	0.1	
19 <i>Hippoglossoides platessoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	54	39	-	-	11	-	0.5	
20 <i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	41	-	-	42	75	-	0.9	

Tab. A-2: Expedition ARK 7/2 (1990): Biomasse (kg) der gefangenen Fische pro Station. Angegeben ist das Gewicht der Individuen pro Quadratkilometer sowie die Wassertiefe auf jeder Station. Für beide Fanggeräte ist außerdem der prozentuale Anteil jeder Art am Gesamtfang (Dominanz) angegeben. (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz)

ARK 7/2		Station-Number															Dominance	
Biomass [kg km ⁻²]	Depth [m]	195	199	200	205	207	213	214	215	216	221	222	224	226	227	228	[%]	
Species	Gear	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	OT	OT	OT	OT	OT	OT	AGT	OT
1	<i>Raja hyperborea</i>	-	-	44.1	-	36.3	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	0.3	8.3	0.3
2	<i>Arctogadus glacialis</i>	11.9	8.2	114.7	16.0	3.8	186.8	1.3	4.3	-	19.3	77.3	75.1	3.2	18.8	45.2	39.9	37.4
3	<i>Boreogadus saida</i>	1.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	0.5	14.4	10.5	0.1	4.8
4	<i>Sebastes marinus</i>	-	-	-	-	-	60.5	-	-	-	-	88.7	1.1	-	-	-	7.7	12.8
5	<i>Arteidiellus atlanticus</i>	-	-	34.0	-	6.0	1.2	2.9	0.6	49.6	1.8	2.4	2.1	<0.1	1.5	9.0	9.0	2.8
6	<i>Arteidiellus uncinatus</i>	-	-	-	-	-	-	5.9	1.7	-	-	-	-	<0.1	0.2	-	0.6	<0.1
7	<i>Icelus bicomis</i>	-	0.6	-	9.2	-	-	3.2	10.3	0.4	-	-	-	0.9	<0.1	<0.1	1.8	0.2
8	<i>Triglops nybelini</i>	9.6	-	15.0	2.8	13.2	-	-	3.4	10.9	1.5	0.1	2.0	0.7	2.1	4.8	5.0	1.9
9	<i>Cottunculus microps</i>	-	-	29.1	-	-	-	-	-	-	-	15.1	8.3	0.1	-	0.1	3.2	3.5
10	<i>Lycenchelys kolthoffi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	<0.1
11	<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	-	-	-	-	-	55.4	-	-	-	-	-	2.9	-	-	-	7.0	0.4
12	<i>Lycodes pallidus</i>	-	-	-	-	9.6	-	-	-	3.0	0.4	0.1	-	-	-	-	1.2	0.1
13	<i>Lycodes reticulatus</i>	-	-	-	8.5	-	-	-	-	5.6	8.1	17.3	-	14.6	0.6	6.4	1.3	6.5
14	<i>Lycodes seminudus</i>	12.0	-	2.7	-	14.3	-	-	-	-	-	1.6	-	-	-	-	2.5	0.2
15	<i>Gymnelus retrodorsalis</i>	-	-	-	4.4	-	-	-	2.1	-	0.1	-	-	<0.1	-	-	0.6	<0.1
16	<i>Liparis fabricii</i>	11.0	16.8	8.9	68.8	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.4	9.3	40.7	9.8	9.2
17	<i>Careproctus reinhardti</i>	2.8	-	16.4	-	-	0.8	-	-	-	-	-	-	-	2.3	0.4	2.1	0.5
18	<i>Eumicrotremus derjugini</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	0.1	-	0.1
19	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.1	4.1	-	-	2.9	-	3.0
20	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23.7	-	-	27.1	43.6	-	16.2

Tab. A-3: Expedition ARK 8/2 (1991): Abundanz der gefangenen Fische auf Stationen bis 500 m Tiefe. Angegeben ist die Anzahl der Individuen pro Quadratkilometer sowie die Wassertiefe auf jeder Station. Für beide Fanggeräte ist außerdem der prozentuale Anteil jeder Art am Gesamtfang (Dominanz) angegeben. (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz)

Species	ARK 8/2																	Dominance [%]	
	Abundance	Station-Number																AGT	OT
	[Indiv. km ⁻²]	40	42	45	50	55	70	76	82	90	101	104	105	107	134	136	141		
	Depth [m]	200	150	250	180	100	320	340	300	150	400	200	240	350	280	140	150		
	Gear	OT	AGT	OT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	OT	AGT	AGT	AGT		
1	<i>Raja radiata</i>	-	-	-	-	-	-	690	-	-	-	-	-	32	-	-	-	0.3	0.1
2	<i>Gadus morhua</i>	12	-	49	-	-	230	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.2
3	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1
4	<i>Boreogadus saida</i>	1383	1449	1021	21111	1370	-	-	2381	-	-	-	-	79	1620	2801	366	7.9	7.2
5	<i>Onogadus argentatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	111	-	-	-	-	0.2
6	<i>Sebastes marinus</i>	96	-	1750	-	-	1609	1149	1190	11111	1263	9655	4575	15442	231	280	-	8.0	39.8
7	<i>Arteidiellus atlanticus</i>	1455	3986	510	-	-	-	-	-	-	6313	1149	4248	6921	3704	1961	16117	10.7	21.2
8	<i>Icelus bicornis</i>	36	5072	-	4074	1142	-	-	-	794	-	-	-	-	-	1120	4029	4.1	0.1
9	<i>Triglops nybelini</i>	625	27174	316	370	913	-	-	-	-	-	920	4575	2154	28935	22689	12088	29.8	7.6
10	<i>Triglops murrayi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	794	-	690	654	-	-	-	-	0.5	-
11	<i>Gymnacanthus tricuspis</i>	-	-	-	-	2055	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-
12	<i>Cottunculus microps</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	269	231	-	-	0.1	0.6
13	<i>Leptagonus decagonus</i>	722	725	523	-	-	-	3908	74405	-	2020	-	327	443	231	560	2198	14.3	4.6
14	<i>Anarhichas minor</i>	-	-	-	-	-	230	-	-	-	-	-	-	63	-	-	-	0.1	0.1
15	<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	-	-	24	-	1370	460	460	595	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	0.1
16	<i>Anisarchus medius</i>	-	-	-	-	5251	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0	-
17	<i>Leptoclinus maculatus</i>	72	-	267	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0
18	<i>Lycenchelys kolthoffi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	143	-	-	-	-	0.3
19	<i>Lycodes eudipleurostictus</i>	12	-	-	370	-	-	-	-	-	1010	-	-	32	-	-	-	0.4	0.1
20	<i>Lycodes reticulatus</i>	60	362	12	-	-	-	-	3571	-	-	-	-	253	-	280	366	0.8	0.8
21	<i>Lycodes pallidus</i>	180	-	-	6296	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4167	1401	733	3.7	0.5
22	<i>Lycodes seminudus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	758	-	-	95	-	-	-	0.3	0.2
23	<i>Lycodes squamiventer</i>	-	-	-	2593	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	-
24	<i>Lycodes vahl</i>	-	-	-	-	-	460	1149	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	-
25	<i>Gymnelis retrodorsalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	560	-	0.2	-
26	<i>Liparis fabricii</i>	-	362	-	19259	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	560	-	4.9	-
27	<i>Liparis gibbus</i>	12	725	36	370	228	-	690	2381	-	-	-	-	16	-	-	-	1.0	0.2
28	<i>Careproctus reinhardti</i>	12	-	12	-	-	230	-	-	-	-	-	-	16	463	280	-	0.4	0.1
29	<i>Careproctus spec.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	280	-	0.1	-
30	<i>Eumicrotremus spinosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	794	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-
31	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	1599	4348	778	741	1370	4828	1149	1786	-	1263	-	327	3405	3472	840	3663	7.3	14.5
32	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	190	-	-	-	-	0.4
33	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1

Tab. A-4: Expedition ARK 8/2 (1991): Biomasse (kg) der gefangenen Fische auf Stationen bis 500 m Tiefe. Angegeben ist das Gewicht der Individuen pro Quadratkilometer sowie die Wassertiefe auf jeder Station. Für beide Fanggeräte ist außerdem der prozentuale Anteil jeder Art am Gesamtfang (Dominanz) angegeben. (AGT=Agassiztrawl, OT=Grundschieppnetz)

Species	ARK 8/2		Station-Number														Dominance			
	Biomass [kg km ⁻²]	Depth [m]	40	42	45	50	55	70	76	82	90	101	104	105	107	134	136	141	[%]	
	Gear	OT	AGT	OT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	OT	AGT	AGT	AGT	AGT	OT
1 <i>Raja radiata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	167.8	-	-	-	-	-	9.6	-	-	-	5.5	0.7
2 <i>Gadus morhua</i>	0.4	-	0.9	-	-	-	-	11.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.1
3 <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1
4 <i>Boreogadus saida</i>	9.5	4.3	22.8	147.0	3.4	-	-	-	25.6	-	-	-	-	-	0.7	1.6	16.8	1.8	4.4	3.1
5 <i>Onogadus argentatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9	-	-	-	-	0.1
6 <i>Sebastes marinus</i>	0.3	-	6.2	-	-	-	33.3	35.9	17.9	60.8	11.9	40.9	23.4	617.7	1.3	1.4	-	-	5.6	45.2
7 <i>Arteidiellus atlanticus</i>	13.7	17.0	5.2	-	-	-	-	-	-	-	-	79.0	7.6	12.3	135.9	25.7	10.4	53.2	5.4	11.6
8 <i>Icelus bicornis</i>	<0.1	15.8	-	10.7	3.2	-	-	-	-	-	2.0	-	-	-	-	-	2.0	3.1	0.8	<0.1
9 <i>Triglops nybelini</i>	2.7	48.8	2.2	0.7	2.7	-	-	-	-	-	-	4.1	23.5	14.5	128.5	64.4	34.8	8.4	1.5	
10 <i>Triglops murrayi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.4	-	11.3	5.4	-	-	-	-	-	0.5	-
11 <i>Gymnacanthus tricuspis</i>	-	-	-	-	54.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8
12 <i>Cottunculus microps</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.3	20.0	-	-	0.6	0.2
13 <i>Leptagonus decagonus</i>	1.8	1.6	3.8	-	-	-	-	28.7	187.5	-	10.1	-	0.6	4.7	3.1	0.8	4.9	6.2	0.9	
14 <i>Anarhichas minor</i>	-	-	-	-	-	-	160.9	-	-	-	-	-	-	-	16.6	-	-	-	5.3	1.2
15 <i>Lumpenus lamprætaeformis</i>	-	-	0.4	-	4.6	9.9	1.8	3.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	<0.1
16 <i>Anisarchus medius</i>	-	-	-	-	15.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-
17 <i>Leptoclinus maculatus</i>	0.2	-	1.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2
18 <i>Lycenchelys kolthoffi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	0.1
19 <i>Lycodes eudipleurostictus</i>	<0.1	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	27.6	-	-	1.1	-	-	-	-	0.8	0.1
20 <i>Lycodes reticulatus</i>	0.2	9.1	0.2	-	-	-	-	-	65.5	-	-	-	-	10.3	-	8.4	3.7	2.1	0.8	
21 <i>Lycodes pallidus</i>	0.9	-	-	59.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	98.3	4.8	2.9	4.6	0.1	
22 <i>Lycodes seminudus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19.3	-	-	1.8	-	-	-	-	0.6	0.1
23 <i>Lycodes squamiventer</i>	-	-	-	20.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-
24 <i>Lycodes vahli</i>	-	-	-	-	-	27.1	9.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-
25 <i>Gymnelis retrodorsalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.2	-	-	0.1	-
26 <i>Liparis fabricii</i>	-	5.1	-	145.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.2	-	-	3.3	-
27 <i>Liparis gibbus</i>	0.3	10.6	1.7	3.7	1.8	-	-	4.6	21.7	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	1.1	0.2
28 <i>Careproctus reinhardti</i>	0.1	-	0.2	-	-	1.0	-	-	-	-	-	-	-	4.3	11.7	0.8	-	-	0.4	0.3
29 <i>Careproctus spec.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-	<0.1	-
30 <i>Eumicrotremus spinosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-
31 <i>Hippoglossoides platessoides</i>	23.9	22.8	7.2	25.9	17.1	659.8	202.3	3.0	-	174.0	-	0.3	381.4	96.3	11.5	40.3	39.2	30.5	-	-
32 <i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37.4	-	-	-	-	-	2.7
33 <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	-	-	1.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2

DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. Hempel, der mir die Teilnahme an zwei Expeditionen der "Polarstern" in die Arktis ermöglichte und mir wertvolle Anregungen und Ratschläge während der Entstehung der Arbeit gab.

Herrn Prof. Dr. G. Hubold danke ich herzlich für die Heranführung an das Thema und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Den Habilitanden des Instituts für Polarökologie, besonders Herrn Dr. W. Hagen, danke ich vielmals für das Destillieren der ersten Textentwürfe sowie ihre ständige Diskussionsbereitschaft.

Herrn Dr. D. Piepenburg und Herrn M. Schmid danke ich für etliche gemeinsame Forschungsstunden auf "Polarstern", vor Aquarien und Bildschirmen sowie über/in den Kühltruhen.

Vielen Dank an Herrn C. Zimmermann, der die hervorragenden Zeichnungen der Larven anfertigte und mir sehr beim Layout der Endfassung half sowie an Frau C. Friedrich für ihre Hilfe bei der Endkorrektur.

Ein großer Dank gilt folgenden Personen, die durch ihre Unterstützung sehr viel zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben:

- Der Besatzung von FS "Polarstern" für die Durchführung der Fänge, oft unter schwierigen Bedingungen.

- Herrn Dr. J. Kinzer für die Mitbenutzung eines Kühllabors des Institutes für Meereskunde sowie die erstmalige Ausstellung arktischer Fischarten im Aquarium des Instituts für Meereskunde.

- Herrn Dr. U. Waller für wertvolle Ratschläge bei der Planung der Respirations-Meßanlage sowie die Überlassung von Programm-Routinen zur Datenerfassung.

Herrn F.-P. Rapp für seinen unermüdlichen Einsatz bei der Lösung elektronischer und anderer technischer Probleme sowie seiner Telefon-Alarmbereitschaft.

- Allen Mitarbeitern des Instituts für Polarökologie für das sehr gute Arbeitsklima.

Special thanks to Mr. Prof. Dr. L. Saldanha, Mrs. Dr. N. Chernova and Mr. Dr. A. Neyelov for their very kind cooperation during the EPOS-II-cruise.

Mein größter und herzlichster Dank gilt meinen Eltern für ihr mutmachendes Vertrauen in mich und meiner Freundin und Frau Doris, die geduldig meine Launen ertrug und mir immer Halt gab.

**Folgende Hefte der Reihe „Berichte zur Polarforschung“
sind bisher erschienen:**

Verkaufspreis/DM

- * **Sonderheft Nr. 1/1981** – „Die Antarktis und ihr Lebensraum“
Eine Einführung für Besucher – Herausgegeben im Auftrag von SCAR
- Heft Nr. 1/1982** – „Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“
zusammengestellt von Heinz Kohnen 11,50
- * **Heft-Nr. 2/1982** – „Deutsche Antarktis-Expedition 1980/81 mit FS ‚Meteor‘“
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfüge
zusammengestellt von Norbert Klages 10.–
- Heft Nr. 3/1982** – „Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungs-
schiffes ‚Meteor‘“ (im Rahmen von FIBEX 1980/81, Fahrtabschnitt ANT III), von Bodo Morgenstern 19,50
- Heft Nr. 4/1982** – „Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“
Liste der Planktonfänge und Lichtstärkemessungen
zusammengestellt von Gerd Hubold und H. Eberhard Drescher 12,50
- * **Heft Nr. 5/1982** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982“
by G. Hempel and R. B. Heywood
- * **Heft Nr. 6/1982** – „Antarktis-Expedition 1981/82 (Unternehmen ‚Eiswarte‘)“
zusammengestellt von Gode Gravenhorst
- Heft Nr. 7/1982** – „Marin-Biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS ‚Polar-
sirkel‘ (Pre-Site Survey)“ – Stationslisten der Mikronekton- und Zooplanktonfänge sowie der Bodenfischerei
zusammengestellt von R. Schneppenheim 13,—
- Heft Nr. 8/1983** – „The Post-Fibex Data Interpretation Workshop“
by D. L. Cram and J.-C. Freytag with the collaboration of J. W. Schmidt, M. Mall, R. Kresse, T. Schwinghammer 10,—
- Heft Nr. 9/1983** – „Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80“
by I. Hempel, G. Hubold, B. Kaczmaruk, R. Keller, R. Weigmann-Haass 15,—
- Heft Nr. 10/1983** – „Fluor im antarktischen Ökosystem“ – DFG-Symposium November 1982
zusammengestellt von Dieter Adelung 23,—
- Heft Nr. 11/1983** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982 (II)“
Data of micronekton and zooplankton hauls, by Uwe Piatkowski 16,—
- Heft Nr. 12/1983** – „Das biologische Programm der ANTARKTIS-I-Expedition 1983 mit FS ‚Polarstern‘“
Stationslisten der Plankton-, Benthos- und Grundschieppnetzfüge und Liste der Probenahme an Robben
und Vögeln, von H. E. Drescher, G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz und J. Voß 14,—
- * **Heft Nr. 13/1983** – „Die Antarktis-Expedition von MS ‚Polarbjörn‘ 1982/83“ (Sommerkampagne zur
Atka-Bucht und zu den Kraul-Bergen), zusammengestellt von Heinz Kohnen
- * **Sonderheft Nr. 2/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition von FS ‚Polarstern‘ (Kapstadt, 20. Januar 1983 –
Rio de Janeiro, 25. März 1983)“, Bericht des Fahrtleiters Prof. Dr. Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 3/1983** – „Sicherheit und Überleben bei Polarexpeditionen“
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- Heft Nr. 14/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition (ANTARKTIS I) von FS ‚Polarstern‘ 1982/83“
herausgegeben von Gotthilf Hempel 40,—
- Sonderheft Nr. 4/1983** – „On the Biology of Krill *Euphausia superba*“ – Proceedings of the Seminar
and Report of the Krill Ecology Group, Bremerhaven 12.–16. May 1983, edited by S. B. Schnack 75,—
- Heft Nr. 15/1983** – „German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV ‚Walther Herwig‘ and RV ‚Meteor‘“ –
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Data of micronekton and zooplankton hauls
by Uwe Piatkowski and Norbert Klages 22,50
- Sonderheft Nr. 5/1984** – „The observatories of the Georg von Neumayer Station“, by Ernst Augstein 8,—
- Heft Nr. 16/1984** – „FIBEX cruise zooplankton data“
by U. Piatkowski, I. Hempel and S. Rakusa-Suszczewski 19,—
- Heft Nr. 17/1984** – „Fahrtbericht (cruise report) der ‚Polarstern‘-Reise ARKTIS I, 1983“
von E. Augstein, G. Hempel und J. Thiede 29,—
- Heft Nr. 18/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht von den Fahrtabschnitten 1, 2 und 3, herausgegeben von D. Fütterer 25,—
- Heft Nr. 19/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht vom Fahrtabschnitt 4, Punta Arenas–Kapstadt (Ant-II/4), herausgegeben von H. Kohnen 41,—
- Heft Nr. 20/1984** – „Die Expedition ARKTIS II des FS ‚Polarstern‘ 1984, mit Beiträgen des FS ‚Valdivia‘
und des Forschungsflugzeuges ‚Falcon 20‘ zum Marginal Ice Zone Experiment 1984 (MIZEX)“
von E. Augstein, G. Hempel, J. Schwarz, J. Thiede und W. Weigel 42,—