

**Zur Ökologie arktischer und antarktischer Fische:  
Aktivität, Sinnesleistungen und Verhalten**

**On the ecology of Arctic and Antarctic fish:  
activity, sensory capabilities and behaviour**

---

**Christopher Zimmermann**

**Ber. Polarforsch. 231 (1997)  
ISSN 0176 - 5027**

Gewidmet meinen Großvätern Dr. med. Karl Zacher, † 29. April 1995,  
und Dr. jur. Hellmuth Zimmermann, † 22. Juli 1996.

**Christopher Zimmermann**

Institut für Polarökologie der Universität Kiel,  
Wischhofstr. 1-3, Geb. 12, D-24148 Kiel,  
Bundesrepublik Deutschland

Diese Arbeit ist die leicht veränderte Fassung einer Dissertation, die der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel im November 1996 vorgelegt wurde.

---

# Inhalt

<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>V</b>
<b>Summary</b> .....	<b>VII</b>
<b>1. Einleitung</b> .....	<b>5</b>
Untersuchte Fischarten .....	7
Ziele und Fragestellung .....	9
<b>2. Material und Methoden</b> .....	<b>11</b>
2.1 Untersuchungsphasen .....	11
2.2 Respirationsversuche: Durchführung .....	15
Aufbau und Funktion des Respirometers .....	15
Versuch zur <i>specific dynamic action</i> .....	18
Aktivitätsbestimmung .....	18
Reizung .....	20
2.3 Respirationsversuche: Auswertung .....	23
Blindwertberechnungen und Blindwertkorrektur .....	23
Aminosäure- und Temperaturkorrektur .....	24
Auswertung der Respirogramme .....	26
Auswertung der Aktivität .....	26
Bestimmung des Standardsauerstoffverbrauchs und des <i>scope for activity</i> .....	27
Faktorenanalyse .....	29
Auswertung Reizung .....	31
2.4 Verhaltensbeobachtung und Fütterungsversuche .....	32
Aufnahme und Analyse von Bewegungsabläufen .....	32
Langzeitbeobachtungen von <i>Pogonophryne</i> sp. ....	34
<b>3. Ergebnisse</b> .....	<b>35</b>
3.1 Aktivität .....	35
Bewegungshäufigkeit .....	35
Phasen ohne Bewegung .....	39
3.2 Respiration .....	40
Errechneter Standardstoffwechsel .....	40
Gewichtsabhängigkeit .....	41
Gemessener Standardstoffwechsel, Routine- und Aktivitätsstoffwechsel .....	43
<i>Factorial aerobic scope for activity</i> .....	45
<i>Specific dynamic action</i> .....	50
3.3 Faktorenanalyse .....	51
3.4 Reizung .....	55

3.5 Verhaltensbeobachtungen	.59
<i>Boreogadus saida</i>	.59
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	.64
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	.70
<i>Pogonophryne</i> sp. und <i>Histiodraco velifer</i>	.71
<b>4. Diskussion</b>	<b>.77</b>
4.1 Aktivität und Respiration	.77
Vergleich mit bisherigen Werten und Vergleich der Methoden	.83
Gewichtsabhängigkeit	.87
<i>Aerobic factorial scope for activity</i>	.88
<i>Specific dynamic action</i>	.89
Faktorenanalyse	.91
<i>Metabolic cold adaptation</i>	.92
4.2 Reizung	.94
4.3 Verhalten	.97
Schwimmverhalten	.97
Bewegungsmuster, Schwimmgeschwindigkeit	.98
Besondere Verhaltensweisen, Reaktionsgeschwindigkeiten	.100
4.4 Zusammenfassende Beschreibung der Ökotypen: Gibt es den typischen Polarmeerfisch?	.102
4.5 Ausblick	.105
<b>5. Literatur</b>	<b>.107</b>
<b>Danksagung</b>	<b>.113</b>
<b>6. Anhang</b>	<b>.115</b>
Abb. A1 bis A21: Aktivität und Sauerstoffverbrauch während der einzelnen Versuche	

## Zusammenfassung

Untersuchungen zur Respiration, Aktivität und Wahrnehmungsfähigkeit optischer und chemischer Reize sowie zum Verhalten wurden an drei arktischen und vier antarktischen Fischarten durchgeführt: *Anarhichas minor* (Anzahl der untersuchten Tiere: 1), *Boreogadus saida* (1), *Myoxocephalus scorpius* (4); *Gymnodraco acuticeps* (1), *Pagothenia borchgrevinki* (7), *Pogonophryne* sp. (4) und *Trematomus bernacchii* (1). Die Messungen erfolgten in Feldstationen (McMurdo Station bzw. Ny-Ålesund) und am Institut für Polarökologie in Kiel. Für die insgesamt 2400 h dauernden Untersuchungen wurde ein modifiziertes *intermittent flow*-Respirometer verwendet. Dieser Versuchsaufbau ermöglicht die annähernd streßfreie Hälterung der Fische mit ausreichendem Raum für spontane Bewegungen. Die Aktivität der Versuchstiere wurde mit Hilfe von Infrarot-Videokameras und *time lapse*-Rekordern permanent bestimmt. 1500 h Videoaufzeichnungen wurden ausgewertet und 82000 Bewegungen gezählt. Die Kombination von Respirationmessungen und Aktivitätsbestimmungen mit hoher zeitlicher Auflösung erlaubte die zuverlässige Bestimmung des Ruhe-Sauerstoffverbrauchs (SOC) sogar für aktive Fische (wie *B. saida*): Der SOC wurde anhand der Regressionsgeraden zwischen Aktivität (Bewegungen) und Respiration (Sauerstoffverbrauch) berechnet. Ferner konnte ein Vergleich der Ruhe-, Routine- (ROC) und Aktivitätsstoffwechselrate (AOC) und des *scope for activity* vorgenommen werden. Die ermittelten Standard-Sauerstoffverbräuche sind aufgrund der verbesserten Methodik deutlich geringer als die bisher für diese Arten ermittelten Werte.

Die Standard-Respirationsraten für einzelne Fische variierte zwischen  $8 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  ( $\pm 0.037 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  Standardfehler) für eine träge antarktische *Pogonophryne* sp. und  $68 (\pm 2) \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für einen großen und aktiven arktischen *Myoxocephalus scorpius*. Die individuelle Variabilität war auch innerhalb einer Art sehr hoch. Die Routinestoffwechselraten betragen bis zum Sechsfachen der Ruhewerte, der Sauerstoffverbrauch während Phasen mit maximaler Aktivität sogar bis zum Achtfachen der SOC.

Die untersuchten Fische bewegten sich im Mittel zwischen 2.7 (*Pogonophryne* sp.) und 610 mal pro Stunde (*B. saida*); die maximalen Bewegungshäufigkeiten betragen 1950 (*B. saida*) und  $1050 \text{ h}^{-1}$  (*P. borchgrevinki*). Die trägsten Tiere zeigten Phasen ohne signifikante Bewegung von mehr als 22 h Dauer (*Pogonophryne* sp.), die mittlere Pausenlänge betrug für diese Gattung ca. 22 min. Die trägste arktische Fischart war *Myoxocephalus scorpius* mit maximalen Phasen der Inaktivität von 1.1 h (Mittelwert 3.5 min).

Mit neun verschiedenen während der Experimente bestimmten Parametern wurde eine Faktorenanalyse durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen, daß die Ruhestoffwechselraten und die Aktivität der untersuchten Fische nahezu unabhängig von den Versuchstemperaturen waren. Diese entsprachen annähernd den *in situ*-Temperaturen und variierten je nach Untersuchungsgebiet zwischen -0.6 und 2.8 °C. Den größten Einfluß auf die SOC hatte dagegen die Aktivität der Versuchstiere. Die Implikationen für die Theorie der *metabolic cold adaptation* werden diskutiert.

Versuche zur Wahrnehmungsfähigkeit wurden mit Licht und Aminosäurelösungen durchgeführt. Die hierfür im Respirometer gehaltenen Tiere wurden dabei nicht gestört. Die Fische wurden 70 mal mit Licht (Intensitäten zwischen 0.5 und 5200 lux) und 40 mal mit Aminosäurelösung (Konzentrationen 3-82 mg l<sup>-1</sup>) gereizt. 69 signifikante Reaktionen auf diese insgesamt 110 Reizungen wurden bestimmt. Nur für *Pogonophryne* sp. konnte ein Schwellenwert für die Auslösung einer Reaktion bestimmt werden: Er liegt zwischen 0.5 und 10 lux. Die Reaktion dieser Gattung konnte der Reizgabe bis zu 30 min nachfolgen. Alle anderen untersuchten Fischarten reagierten unmittelbar und auf die niedrigsten eingesetzten Reizintensitäten.

Schließlich wurde im Laufe der Langzeitbeobachtungen und Fütterungsversuche an gehälterten Tieren ein breites Spektrum von Verhaltensweisen (Aggressions-, Flucht-, Fütterungsverhalten) aufgezeichnet, die Fortbewegungsweise analysiert und die Schwimmgeschwindigkeit bestimmt.

Eine vergleichende Diskussion mit Studien an Fischen borealer und tropischer Regionen zeigt, daß sich nach den unter naturnahen Bedingungen gewonnenen Ergebnissen dieser Untersuchung nahezu keine spezifischen Anpassungen an die besonderen Bedingungen des Lebensraums Polarmeer in Bezug auf Aktivität, Stoffwechselrate, Perzeption von Reizen oder Verhalten feststellen lassen. Unterschiede zwischen den Arten bezüglich der Aktivitätsmuster und des Metabolismus lassen sich eher durch den Ökotyp als die geographische Verbreitung und die Temperatur des Lebensraumes erklären.

## Summary

Respiration, activity, behaviour and reaction to various optical and chemical stimuli have been determined for 4 Antarctic and 3 Arctic fish species: *Pagothenia borchgrevinki* (8 specimens), *Pogonophryne* sp. (4), *Trematomus bernacchii* (1) and *Gymnodraco acuticeps* (1); *Myoxocephalus scorpius* (4), *Boreogadus saida* (1) and *Anarhichas minor* (1). Experiments were conducted at field stations (U.S. McMurdo Station, Ross Sea/Antarctica, and European Large Scale Facility Ny-Ålesund, Spitsbergen) and at the home laboratory in Kiel. The animals were kept in a modified intermittent flow type respirometer for a total of 2400 hours (up to 380 h per experiment). The experimental set-up assured nearly unstressed specimens with sufficient space for spontaneous movements. The activity was permanently monitored by an infrared (IR) camera with IR-illumination and a time-lapse video recorder. 1,500 h of video recordings were evaluated and more than 82,000 movements were detected. Combined high-resolution measurements of respiration and activity were conducted. This optimized method allowed a more accurate determination of the Standard Oxygen Consumption (SOC) even in active fish (like polar cod). It was calculated from the regression curve of activity (movements) and respiration (oxygen consumption). A comparison of standard, routine and active metabolism (i.e. the scope of spontaneous activity) was also possible with this experimental set-up. Due to the modified method, determined standard oxygen consumption rates were significantly lower than literature values for the same species.

The calculated individual SOC ranged from  $8.0 (\pm 0.04)$  mg O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kgWW<sup>-1</sup> for an Antarctic *Pogonophryne* sp. to  $68 (\pm 2)$  mg O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kgWW<sup>-1</sup> for a large and very active Arctic *Myoxocephalus scorpius*. The individual variability was generally high. Routine oxygen consumption was up to 6 times, respiration during phases with maximum activity even 8 times higher, as compared to the calculated SOC.

Mean movement counts ranged from 2.7 h<sup>-1</sup> (*Pogonophryne* sp.) to 610 h<sup>-1</sup> (*B. saida*), maximum counts were 1950 h<sup>-1</sup> (*B. saida*) and 1050 h<sup>-1</sup> (*Pagothenia borchgrevinki*). The most sluggish Antarctic animals exhibited periods of up to 22 h without any significant movement (*Pogonophryne* sp.). Mean intervals between moves were 22 min for this species. The most torpid Arctic species was *Myoxocephalus scorpius* with maximum inactivity intervals of 1.1 h and mean periods of 3.5 min.

A factor analysis was conducted with 9 parameters recorded during the experiments. The results demonstrated, that standard oxygen consumption and activity of the investigated

species were almost independent of the experimental temperature. These corresponded to the *in situ*-temperatures and ranged from -0.6 to 2.8 °C. In contrast, activity of the animals had the dominant influence on SOC. Implications for the theory of metabolic cold adaptation are discussed.

Sensory experiments were conducted with light and amino acids (AAc). They were carried out without any disturbance of the animal in the respirometer. 70 light stimulations were performed using a halogene lamp with light intensities between 0.5 and 5,200 lux. In addition, 40 injections of an amino acid solution with concentrations between 3 and 82 mg l<sup>-1</sup> were conducted. 69 significant reactions to these overall 110 stimuli could be detected. A threshold value to trigger a reaction could only be determined for *Pogonophryne* sp. Animals of this genus showed a delayed response to the stimulus. All other species reacted immediately, even to the lowest given intensities and concentrations, respectively.

Finally, a wide spectrum of behavioural patterns (aggression, feeding and escape behaviour) was recorded during long term observations and feeding experiments; the mode of locomotion and swimming speed was analyzed.

A literature comparison with fishes of boreal and tropical climates showed almost no specific "polar" adaptations to the specific conditions of their habitat, as far as activity, respiration rate, sensory capabilities or behaviour are concerned. In conclusion, differences between species with respect to activity patterns and metabolism are much better explained by the ecotype than by the geographical origin.

## 1. Einleitung

Die Polarmeere besitzen eine Vielzahl gemeinsamer Charakteristika, mit denen sie sich deutlich von anderen Meeresgebieten abgrenzen lassen. Von herausragender Bedeutung für biologische Prozesse sind dabei die Faktoren Temperatur und Licht (z.B. HEMPEL 1987). Die starke Saisonalität der eingestrahnten Lichtenergie bedingt eine relativ niedrige biologische Gesamtproduktivität der Polarregionen. Im Gegensatz zur Strahlungsintensität sind die Wassertemperaturen von großer Konstanz: In der Antarktis liegen die Temperaturen zwischen dem Gefrierpunkt (etwa  $-1.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) und  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , in der Arktis sind die Schwankungen etwas größer, selten werden aber Werte von  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  überschritten. Die niedrigen Temperaturen bedingen eine gute Versorgung der Organismen mit gelöstem Sauerstoff. Sie wirken sich weiterhin in vielfältiger Weise auf die Physiologie poikilothermer Organismen wie z.B. der Fische aus. Die Temperatur beeinflusst direkt physiologische Prozesse wie Reizleitungsgeschwindigkeit in Nervenbahnen, Wachstum oder Schwimmgeschwindigkeit und könnte damit sogar die Anzahl möglicher Lebensformtypen begrenzen (CLARKE & JOHNSTON 1996). Bei Fischen der Polarmeere wurden wichtige Anpassungen an das Leben nahe des Gefrierpunktes von Meerwasser nachgewiesen. Sie besitzen Gefrierschutzsubstanzen, die die Bildung von Eiskristallen im Körper verhindern (DEVRIES 1970, WÖHRMANN 1996), zur Aufrechterhaltung der Muskelfunktion ist die Anzahl der Mitochondrien in der Muskelzelle im Vergleich zu borealen Fischen erhöht (JOHNSTON 1993), Modifikationen der Nervenmorphologie beschleunigen die Reizleitungsgeschwindigkeit (MACDONALD *et al.* 1987) und der Energiebedarf für den Bluttransport ist durch Reduktion der Erythrocytenzahl verringert (KUNZMANN 1991).

Trotz niedriger Temperaturen und beschränkter Produktion hat sich sowohl in der Antarktis als auch der Arktis eine diverse Fischfauna entwickelt. Die meisten antarktischen Fische gehören zur Unterordnung der Notothenioidei, die als monophyletische Gruppe von einer bodenlebenden Form abstammt. Seit dem Beginn der Abkühlung der Antarktis vor etwa 20 Mio. Jahren waren die Notothenioidei zu einer bemerkenswerten adaptiven Radiation in der Lage (EASTMAN & GRANDE 1989, CLARKE & CRAME 1989), wie sie vielleicht nur mit den Darwinfinken auf Galapagos vergleichbar ist. Heute belegen mehr als die Hälfte aller Arten der Unterordnung Notothenioidei andere als benthische Nischen (CLARKE & JOHNSTON 1996), und sie gehören sehr verschiedenen Ernährungstypen an (HUBOLD 1991).

Eine generelle Übertragung der Vorstellung vom bodenlebenden Antarktischfisch als trägern Ansitzjäger mit stark begrenzter Wahrnehmungs- und Leistungsfähigkeit erscheint nicht zulässig. Bereits CLARKE (1983) betont, daß beim Vergleich physiologischer Raten von Organismen der Polarmeere deren Ökologie berücksichtigt werden muß.

Nicht nur bezüglich der Physiologie sollte der Diversität der Anpassungen Rechnung getragen werden. Freilandbeobachtungen an antarktischen Fischen hatten bereits eine verblüffende Vielfalt unterschiedlicher Verhaltensweisen gezeigt. Beobachtungen durch Taucher (DANIELS 1982, MORENO 1980), aus abgesenkten Kästen unter dem Festeis (JANSSEN *et al.* 1991), durch Unterwasser-Videoaufnahmen und -photographien (EKAU & GUTT 1991, NORTH 1996) und Versuche an vor Ort gehälterten Tieren (JANSSEN *et al.* 1992, 1993) offenbarten bei den untersuchten Notothenioiden zum Teil komplexe Verhaltensmuster bei Brutpflege und Nahrungsaufnahme bis hin zu „sozialem“ Beutefang. Im Falle der Stoffwechselfysiologie und Sinnesleistungen waren die Versuchsbedingungen vielfach so fern von den natürlichen Gegebenheiten, daß die Ergebnisse kaum eine Übertragbarkeit auf Verhalten und Aktivität im natürlichen Habitat zulassen. Insbesondere wurde die Aktivität und die Empfindlichkeit kaltstenothermer Fische gegenüber Abweichungen von den Umweltbedingungen, an die sie angepaßt sind, häufig nicht beachtet (HOLETON 1974). So erbrachten stoffwechselfysiologische Untersuchungen an Polarmeerfischen erhöhte Raten, wenn man sie mit den Raten verglich, die für Vertreter gemäßigter Klimate bei der gleichen Temperatur erwartet wurden (SCHOLANDER *et al.* 1957, WOHLISCHLAG 1964a). Dies wurde als Ausdruck einer Kälteanpassung des Stoffwechsels interpretiert, die verwendete Methodik und das Dogma der Trägheit von Fischen der Polarmeere dagegen nicht in Frage gestellt. Neuere Untersuchungen lassen dagegen vermuten, daß vor allem die erwähnten methodischen Probleme zur Messung erhöhter Stoffwechselraten führten (CLARKE 1991). Die Frage, ob arktische und antarktische Fische im Vergleich zu Vertretern borealer und tropischer Klimate eine reduzierte Aktivität aufweisen, ist damit noch immer unbeantwortet.

Die vorliegende Arbeit soll daher untersuchen, ob das in den Polarmeeren vorhandene Spektrum von Ökotypen tatsächlich gegenüber anderen Gebieten eingeschränkt ist, wie CLARKE & JOHNSTON (1996) vermuten.

Ein Vergleich von antarktischen und arktischen Fischen ist hierbei besonders vielversprechend, weil diese - wie bereits gezeigt - bei aller Ähnlichkeit der Umweltbedingungen einen unterschiedlichen stammesgeschichtlichen Ursprung haben. Aufgrund des vergleichsweise geringen Alters des arktischen Lebensraumes werden hier Anpassungen mit geringerem Spezialisierungsgrad erwartet als in der Antarktis. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden daher an sieben Fischarten aus beiden Polarregionen vergleichende Untersuchungen zur Physiologie und zum Verhalten durchgeführt. Im folgenden soll eine kurze Charakterisierung der untersuchten Fischarten gegeben werden.

### **Untersuchte Fischarten**

Trotz einer bislang fehlenden Quantifizierung der Aktivität von Fischen der Polarmeere erlauben vorhandene Beobachtungen eine schematische Einteilung in träge und aktive Lebensformen. Diese Beobachtungen betreffen die Affinität zum Boden (von benthisch bis pelagisch oder cryopelagisch), die Strategie des Nahrungserwerbs (von Lauerjägern bis zu schnellen Räubern) sowie das Schwimmverhalten. Während die aktiven Vertreter, wie die Polardorsche des Nordmeeres, sehr schnell durch Spalten des Packeises ziehen (CRAIG *et al.* 1982), ist aus Aquarienbeobachtungen bekannt, daß sich die passivsten Arten über mehrere Stunden nicht bewegen (HUBOLD 1992). Um die Vielfalt dieser Ökotypen der Polarmeere möglichst umfassend darstellen zu können, wurde aus den verfügbaren Arten ein breites Spektrum von Formen ausgewählt (Abb. 1.1):

***Boreogadus saida*** (LEPECHIN 1774) (Gadiformes). Der Polardorsch bewohnt das Cryopelagial des Nordpolarmeeres, also den Lebensraum unter dem Eis oder an der Eiskante. Er ist zirkumpolar verbreitet (PONOMARENKO 1968) und nimmt eine zentrale Stellung im Nahrungsnetz eisbedeckter Gebiete ein (BRADSTREET & CROSS 1982): Er ist hier der wichtigste Konsument von Zooplankton (v.a. Kleinkrebse) und dient Warmblütern als hauptsächliche Nahrung. *B. saida* wird 20-30 cm lang (maximal 46 cm). Er unternimmt ausgedehnte Wanderungen und laicht im Dezember bis Februar vor den südlichen Festlandsküsten bis Nordnorwegen (RASS 1968). Durch die Synthese von Gefrierschutz-Glycoproteinen ist *B. saida* vor tiefen Temperaturen geschützt (WÖHRMANN 1993). Er bevorzugt Temperaturen um den Nullpunkt (HOGNESTAD 1968), kommt jedoch auch in bis zu 7°C warmem Wasser vor und besitzt eine große Toleranz gegenüber niedrigen Salzgehalten (RASS 1968). Wie schon die Körperform mit weit nach vorn verlagertem Schwerpunkt und gegabelter Schwanzflosse (Abb. 1.1) andeutet, ist der Polardorsch ein hochaktiver Dauerschwimmer

***Pagothenia borchgrevinki*** (BOULENGER 1902) (Nototheniidae). Diese Art ist das „ökologische Pendant“ zum Polardorsch in der Antarktis (ANDRIASHEV 1970): Auch sie ist zirkumpolar verbreitet, lebt im Cryopelagial in 0-30 m Tiefe, ernährt sich von Crustaceen und Fischbrut (EASTMAN & DEVRIES 1985) und wird bis 28 cm lang. *P. borchgrevinki* ist einer der wenigen „echten Antarktische“ (Notothenioidei), die eine neutrale Schwebfähigkeit erworben haben (EASTMAN 1985). Der Fisch kann unter dem Eis lange Zeit schwimmen, ruht aber auch in Höhlen und auf Vorsprüngen von Eisbergen oder Preßeisrücken. Seine Stellung im Nahrungsnetz ist nicht so bedeutend wie die von *B. saida*, dessen Abundanz *P. borchgrevinki* nicht erreicht. Auch dieser Fisch verfügt über Gefrierschutz-Proteine und ist extrem kaltstenotherm: Wie bei anderen Notothenioiden liegt die obere letale Temperaturgrenze bei 5°C (FANTA *et al.* 1989). *P. borchgrevinki* kann im McMurdo Sound einfach gefangen werden und dient wegen der problemlosen Hälterung seit fast 40 Jahren als Versuchstier für die wesentlichen physiologischen Untersuchungen an Antarktische.

*Gymnodraco acuticeps* (BOULENGER 1902) (Bathydraconidae) lebt benthisch und ernährt sich von Fischen und Krebsen, die er bei gelegentlichen Streifzügen auch im unteren Pelagial erbeutet. Er wird bis 35 cm lang, ist zirkumantarktisch verbreitet und bevorzugt - wie die meisten Bathydraconiden - größere Tiefen (unterhalb 400 m; GON 1990).

*Trematomus bernacchii* (BOULENGER 1902) (Nototheniidae) zeigt eine ähnliche Lebensweise und Verbreitung wie die vorgenannte Art, ist jedoch im Gegensatz zu dieser auf flachere Gebiete des Antarktischen Ozeans begrenzt (bis 600 m) und besitzt ein deutlich breiteres Nahrungsspektrum: Er ernährt sich u.a. von Krebsen, Fischeiern und Polychaeten (DEWITT *et al.* 1990).

*Anarhichas minor* OLAFSEN (Anarhichadidae) ist trotz seines Namens die größte Seewolf-Art und erreicht eine Maximallänge von 1.8 m Länge bei einem Gewicht von 26 kg. Der gefleckte Seewolf ist an kalte Gewässer gebunden, lebt im atlantischen Teil des Nordpolarmeeres (bis Südgrönland) und besitzt als einziger der hier untersuchten Fische eine wirtschaftliche Bedeutung. Larven und Juvenile leben pelagisch und ernähren sich von Fischbrut und Crustaceen, Adulte fressen als Bewohner des Benthos (100-250 m) vor allem Mollusken und Echinodermen, alte Tiere auch größere Fische

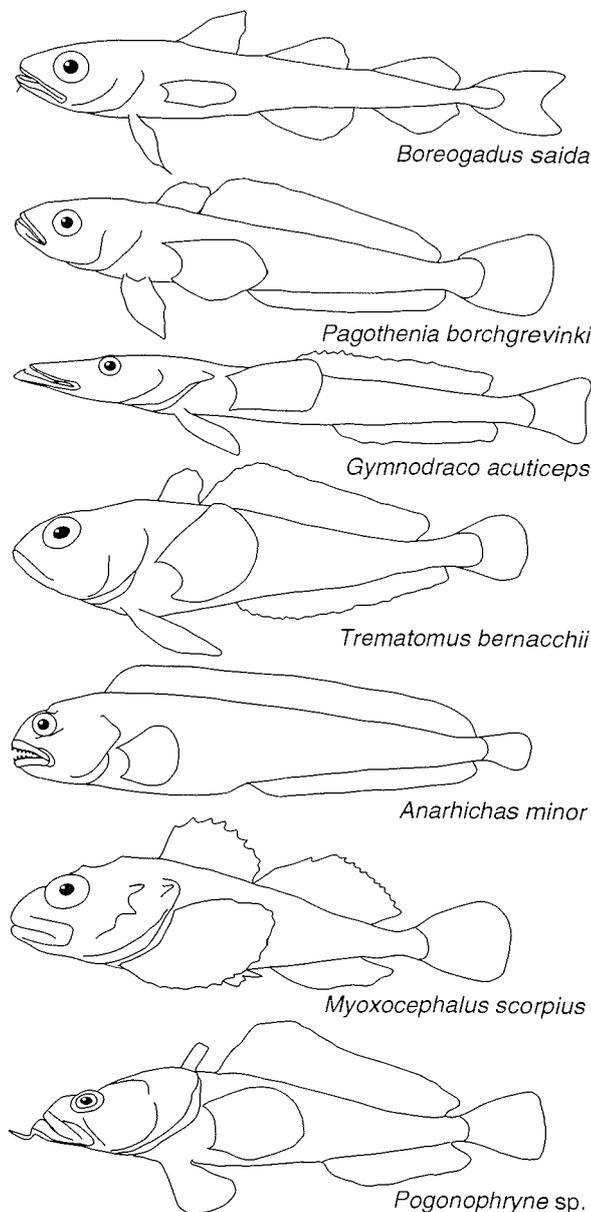


Abb. 1.1: Untersuchte Fischarten der Arktis und der Antarktis

(NIKOLSKII 1957). *A. minor* unternimmt ausgedehnte Laichwanderungen und wächst im ersten Jahr 15-20 cm.

***Myoxocephalus scorpius*** (LINNAEUS 1758) (Cottidae). Diese strikt benthische Art ist im ganzen Nordatlantik und in Nord- und Ostsee verbreitet, ist aber auch in Gebieten, deren Temperatur ganzjährig um 0 °C beträgt, zu finden. Sie kommt in der Arktis bis 250 m Tiefe vor, ist jedoch im Litoral am häufigsten und besitzt eine hohe Salzgehaltstoleranz. In der Arktis laicht *M. scorpius* im Dezember, er erreicht hier eine Maximallänge von 60 cm (1.1 kg). Diese Art ist ein typischer Ansitzjäger, die Beute nach kurzem Anschwimmen durch einen schnellen Schlag einsaugt; die Nahrung besteht aus Krebsen, Fischen und Polychaeten (MUUS & DAHLSTRÖM 1978).

***Pogonophryne* sp.** (REGAN 1914) (Arteidraconidae). Die untersuchten Individuen dieser antarktischen Gattung gehören zu einem taxonomisch nicht endgültig definierten Formenkreis (NEYELOV, St. Petersburg/Russland, pers. Mitteilung), die meisten der 17 beschriebenen Arten sind nur vom Holotyp bekannt (EAKIN 1990). Da sie eine sehr ähnliche Lebensweise und Verbreitung aufweisen, werden die Arten hier nicht weiter differenziert. *Pogonophryne* sp. ist eine typische Tiefwasser-Gattung. Wie alle Arteidraconiden besitzt auch sie eine Barbel, die möglicherweise der Anlockung von Amphipoden dient (die Hauptnahrung dieser Gattung; SCHWARZBACH 1988). *Pogonophryne* sp. sucht keine beköderten Reusen auf und ist daher nur mit geschleppten Netzen zu fangen. Sie lässt sich in Aquarien über mehr als zehn Jahre halten (eigene Daten); nach Untersuchungen von SAINT PAUL *et al.* (1988) und HUBOLD (1992) zum Stoffwechsel und zur Aktivität sind die Vertreter dieser strikt benthischen Gattung sehr träge: Sie bewegen sich sehr langsam und sind über Stunden völlig inaktiv. Diese Gattung sollte damit am unteren Ende der Aktivitätsskala aller untersuchten Fische stehen.

### **Ziele und Fragestellung**

Zur Klärung der Frage, ob tatsächlich die Umweltbedingungen in den Polargebieten - insbesondere die niedrige Temperatur - zu einer Begrenzung der natürlich vorkommenden Lebensformtypen führt (CLARKE & JOHNSTON 1996), sollen vergleichende Untersuchungen zur Physiologie, zur Aktivität und zum Verhalten arktischer und antarktischer Fische durchgeführt werden. Bei der Auswahl der Arten wird versucht, ein weites Aktivitätsspektrum abzudecken (s.o.). Ein möglicher Parameter zur Charakterisierung der generellen Aktivität bzw. der Lebensform ist die Stoffwechselrate. Diese, als Respirationsrate) eines Tieres gemessen, wird von vielen Autoren als Maß zur Einteilung in träge oder aktive Fische verwendet (z.B. WOHLSCHLAG 1964b). In der vorliegenden Arbeit soll u.a. geklärt werden, ob diese Variable zur Beschreibung der generellen Aktivität bereits ausreicht. Dazu wird in den Versuchen neben der Respirationsrate zusätzlich die

Aktivität (gemessen als Anzahl Bewegungen pro Zeiteinheit) direkt erfaßt. Dieser Versuchsansatz erfüllt außerdem die von z.B. KOCH & WIESER (1983) geforderte Bestimmung des Anteils spontaner Aktivität am Energiehaushalt von Fischen.

Neben den übergreifenden, integrierenden Parametern Aktivität und Stoffwechselrate wird die Vielfalt nebeneinander existierender Lebensformtypen (die ökologische Spannweite) zusätzlich in zwei detaillierteren Fallstudien zu folgenden Einzelaspekten durchgeführt: Reaktion auf optische bzw. chemische Reizung und Verhalten bei Fütterung bzw. während der Langzeithälterung der Tiere. Die Leistungsfähigkeit des chemischen bzw. optischen Sinnes von Fischen der Polarmeere soll durch die individuellen Veränderungen der Aktivitäts- bzw. Stoffwechselraten nach der Gabe einzelner Reize erfaßt werden. Dies soll ermöglichen, das Potential der Sinnesleistungen und das Spektrum von Verhaltensweisen vor dem Hintergrund der unter natürlichen Bedingungen wirkenden Reize abzuschätzen.

Im einzelnen werden also folgende Fragen bearbeitet:

- Wie groß sind die Unterschiede zwischen einzelnen Fischarten der Polarmeere in Bezug auf Aktivität und Stoffwechselrate?
- Zu welcher Steigerung der Aktivität und Respiration sind sie unter „naturnahen“ Bedingungen fähig?
- Läßt sich ein quantifizierbares Maß zur Charakterisierung des Ökotyps einer Fischart finden (z.B. die Respirationsrate)?
- Auf welche Art Reiz reagieren die Fische, lassen sich Schwellenwerte abgrenzen?
- Gibt es Hinweise auf ein breites Verhaltensrepertoire?

Schließlich soll im Literaturvergleich mit Fischen anderer Klimate festgestellt werden, ob die gewonnenen Ergebnisse auf eine besondere Ausprägung der Aktivität, der Sinnesleistungen und des Verhaltens als Anpassungen an die Bedingungen der Polarmeere hinweisen, ob es also den „typischen“ Polarmeerefisch gibt, der sich von Bewohnern tropischer oder gemäßigtter Regionen unterscheidet.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung sollen vor allem Rückschlüsse auf die Freilandbedingungen erlauben. Dies schließt die Verwendung herkömmlicher Techniken physiologischer Versuche aus, wie Schwimmrespirometer mit künstlicher Strömung, elektrochemische Ableitungen von Nerven der Sinnesorgane, Blendung oder operative Blockierung von Mechanorezeptoren zum Ausschluß der gleichzeitigen Reizperzeption durch verschiedene Sinne usw. (z.B. MACDONALD *et al.* 1987, JANSSEN 1996). Am Anfang der Untersuchungen stand daher die Fort- oder Neuentwicklung von Methoden zur gleichzeitigen Bestimmung von Aktivität und Stoffwechselrate und zur nichtinvasiven Bestimmung von Reizreaktionen selbst bei sehr trägen Fischen. Diese Methoden werden im folgenden Kapitel beschrieben.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsphasen

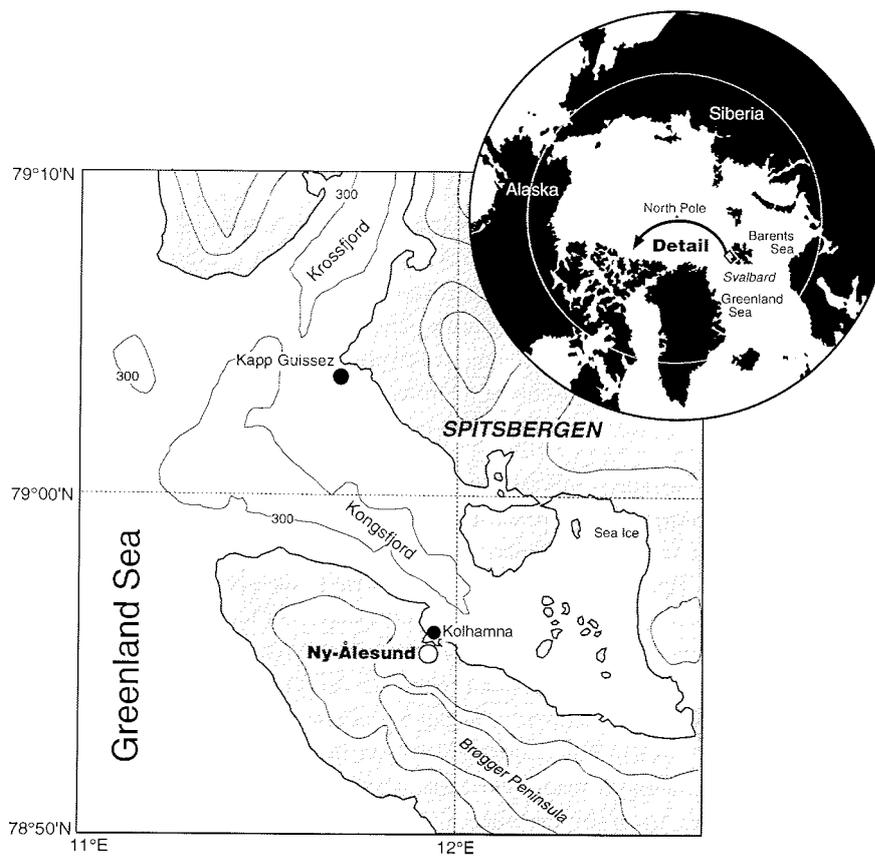
Für die vorliegende Arbeit wurden Daten aus drei Untersuchungsphasen verwendet: Je ein Stationsaufenthalt in der Arktis und in der Antarktis dienten der Materialgewinnung und Feldexperimenten mit frisch gefangenen Versuchstieren. Die abschließende Laborphase im heimischem Institut zielte auf die Untersuchung von Tieren, die aufgrund ihrer Lebensweise und der Fangmethoden auf den Stationen nicht zu erhalten waren. Da sich die Fang-, Hälterungs- und Versuchsbedingungen aufgrund der räumlichen Distanz der Untersuchungsgebiete und der damit verbundenen unterschiedlichen logistischen Möglichkeiten für die einzelnen Phasen zum Teil deutlich unterschieden, werden hier zunächst die Rahmenbedingungen dargestellt, bevor dann auf den eigentlichen Versuchsablauf und die Modifikationen eingegangen wird.

Die erste, **arktische Feldphase** wurde vom 12. Juni bis 1. August 1994 auf der europäischen Forschungsstation **Ny-Ålesund** durchgeführt. Die Station dient erst seit wenigen Jahren der marinen Forschung, die Infrastruktur befand sich zu diesem Zeitpunkt noch im Aufbau. Ny-Ålesund liegt auf dem nordwestlichen Spitzbergen/Svalbard am Kongsfjord (Abb. 2.1); trotz der hocharktischen geographischen Lage (78°55'N) befindet sich der Fjord noch im Einfluß des Golfstroms und war schon zu Beginn der Feldphase weitgehend eisfrei.

Die Fische wurden vor allem mit *fyke nets* gefangen, ca. 5 m langen und 50 cm hohen Stellnetzen mit zweikammerigen Reusen an jedem Ende. Sie wurden mit 15 kg Gewichten am Steert der Reusen und Schwimmern am Stellnetz versehen. Zwei bis drei dieser Netze wurden in der Bucht Kolhamna in 4-7 m Tiefe ausgelegt und täglich kontrolliert. In Stellnetzen können nur Fische gefangen werden, die aktiv ein Netz aufsuchen; von diesen wurden die jeweils aktivsten (Polardorsche, *Boreogadus saida*) und trägsten Vertreter (Seeskorpione, *Myoxocephalus scorpius*) für die Versuche verwendet. Ein ebenfalls untersuchter gefleckter Seewolf, *Anarhichas minor*, wurde mit einer kleinen Dredge von Bord des polnischen Forschungsschiffes „Oceania“ vor Kap Guisnez in ca. 35 m Tiefe gefangen. Unmittelbar nach dem Fang wurden die Fische in seewassergefüllten Wannen zum kleinen Aquarium der Station (Nansen Lab) transportiert. Hier konnten die Tiere in 120 bis 500 l Becken im Durchfluß unter weitgehend natürlichen Bedingungen bei Dämmerlicht gehältert werden. Die Temperatur am Seewasserhahn stieg während der Feldphase (also innerhalb von acht Wochen) von 2.5°C auf 5.5°C an, die Salinität

schwankte wegen des bedeutenden Gletscherabflusses im Innern des Fjords je nach Windrichtung zwischen 24 und 28. Bis zum Beginn der Versuche wurden die Tiere mindestens eine Woche nicht gefüttert. Ein Teil der Versuche, die Respirationmessungen, wurde in einem 10"-Container unmittelbar vor dem Aquarium durchgeführt; die Regel-elektronik konnte jedoch im Nansen Lab selber untergebracht werden.

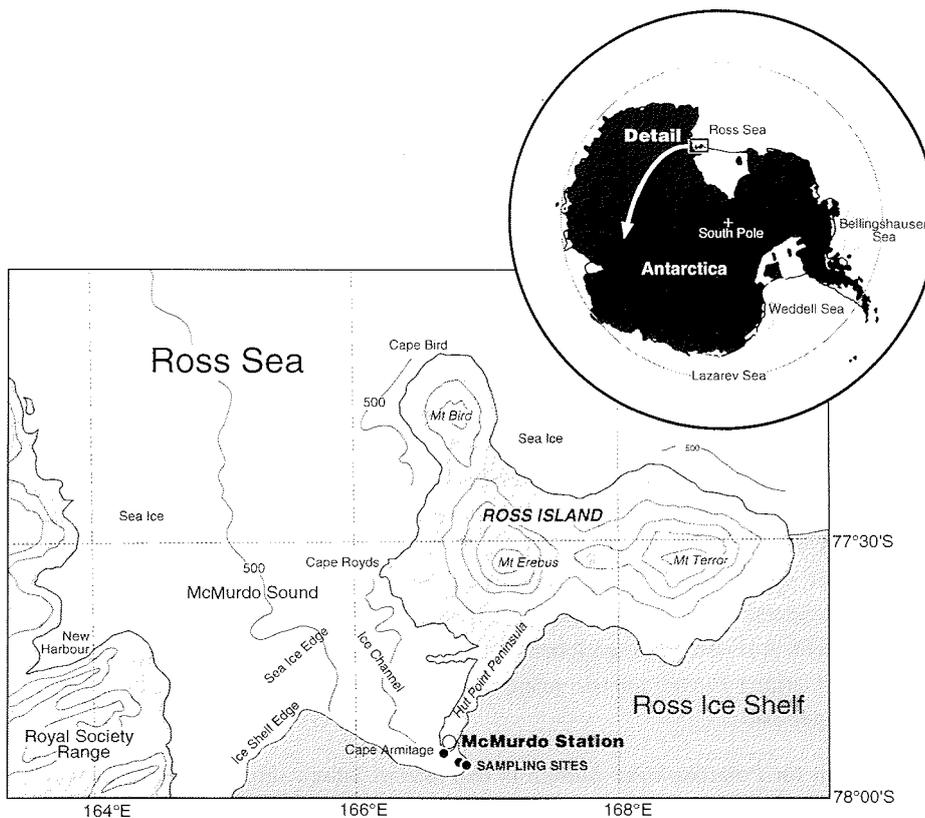
Die zweite, **antarktische Feldphase** konnte im Rahmen einer Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe von A.L. DEVRIES auf der amerikanischen Forschungsstation **McMurdo** vom 5. Januar bis 17. Februar 1995 durchgeführt werden. Die 1955 auf geschichts-trächtigen Boden errichtete Station - von hier aus starteten u.a. die Südpolexpeditionen SHACKLETONS 1908 und SCOTTS 1911 - befindet sich auf der Hut Point Peninsula, Ross



**Abb. 2.1:** Lage der Station Ny-Ålesund in der Arktis. Fangstationen im Kongsfjord sind als schwarze Kreise gekennzeichnet.

Island, auf  $77^{\circ}51'S$  (Abb. 2.2). Sie ist mit bis zu 1500 Bewohnern im Sommer die größte Siedlung in der Antarktis. Im Aquarium dieser Station wurden seit 1957 mit den Arbeiten von WOHLSCHLAG, DeVRIES, DeWITT, SOMERO, EASTMAN, MONTGOMERY, MACDONALD und vieler anderer nahezu alle wesentlichen Untersuchungen zur Physiologie und Morphologie hochantarktischer Fische durchgeführt.

Der McMurdo Sound zwischen Ross Island und der Royal Society Range war in der Saison '94/'95 zu keiner Zeit eisfrei und konnte bis Mitte Februar mit Landfahrzeugen befahren werden. Die Versuchstiere wurden daher mit herkömmlichen Angeln und einfachen zylindrischen, beköderten Reusen an vier verschiedenen Orten durch Eislöcher gefangen: in unmittelbarer Nähe der Station (0 bis 15 m Wassertiefe), am Cape Armitage



**Abb. 2.2:** Fanggebiete in der Antarktis (in der Übersicht gerastert) und Lage der McMurdo Station. Fangstationen auf dem Festeis des McMurdo Sound sind als schwarze Kreise gekennzeichnet.

(ca. 100 m Tiefe) und vor der Schelfeiskante in max. 6 km Entfernung vom Aquarium (300-500 m Tiefe). Die Reusen wurden alle zwei Tage kontrolliert und gefangene Fische in seewassergefüllten und belüfteten Fässern mit Ski-Doos zum Aquarium transportiert. Die Tiere wurden mehrere Wochen im Aquariengebäude der Station im Durchfluß in 500 bis 2000 l-Becken bei Dämmerlicht gehalten, die Fütterung wurde mindestens zwei Wochen vor Versuchsbeginn eingestellt. Die Seewasserversorgung erfolgte direkt von der Hauptpumpe der Desalinierungsanlage McMurdos. Dadurch erwärmte sich das Wasser im Vergleich zu den *in situ*-Bedingungen geringfügig: Die Temperaturen am Seewassereinlaß schwankten tidenstromabhängig zwischen  $-1.6$  und  $-0.5^{\circ}\text{C}$ , am Seewasserhahn im Aquarium zwischen  $-1.2$  und  $+1.0^{\circ}\text{C}$ . Die Salinität betrug ca. 36.4.

Der gesamte Versuchsaufbau befand sich in einem kleinen, separaten Gebäude („Fish Hut 8“) in unmittelbarer Nähe des Aquariums, Steuerungseinheit und Respirometer bzw. Hälterungstanks aber in zwei getrennten Räumen dieser Hütte, um die Versuche nicht zu beeinträchtigen. Zwischen dem Transport der Versuchstiere aus dem „alten Aquarium“ und dem Einsetzen in das Respirometer bzw. dem Beginn der Fütterungsversuche verbrachten die Fische mehr als 24 Stunden in einem 80 l-Hälterungsbecken unmittelbar neben dem Respirometer, um einen eventuellen Einfluß des Transportstresses zu minimieren.

Bei der Auswahl der Tiere für die Versuche wurde auch in der Antarktis darauf geachtet, ein möglichst breites Aktivitäts- und Größenspektrum abzudecken. Es wurden daher träge, benthische *Trematomus bernacchii* und *Gymnodraco acuticeps* sowie aktive, cryopelagische *Pagothenia borchgrevinki* verwendet, letztere in möglichst verschiedenen Größen. Wie in der Arktis erlaubten die hier eingesetzten Fangmethoden jedoch nicht, sehr passive Lauerjäger zu erhalten.

Um auch solche Fische untersuchen zu können, wurde eine **dritte Untersuchungsphase** angeschlossen. Sie wurde im **Labor des Kieler Instituts für Polarökologie** von April bis Juli 1996 durchgeführt. Die hier verwendeten Versuchstiere wurden auf den Antarktisreisen ANT IX 1991 (Weddell- und Lasarewmeer) und ANT XI 1993 (Bellingshausenmeer, siehe Abb. 2.2) des deutschen Polarforschungsschiffes „Polarstern“ mit Grundschleppnetz und Agassiztrawl gefangen und in einem Hälterungscontainer nach Kiel gebracht. Aus den umfangreichen Fängen wurde für die Untersuchungen die besonders träge Gattung *Pogonophryne* ausgewählt, die ausschließlich mit geschleppten Netzen zu fangen ist.

Am Institut für Polarökologie wurden in den letzten Jahren sehr gute Bedingungen für die langfristige Hälterung polarer Meeresorganismen geschaffen. Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Fische befanden sich bei kontrollierten Bedingungen seit mindestens 15 Monaten und maximal fünf Jahren in einem Hälterungskühlraum: Die Temperatur betrug  $0.2 - 1.2^{\circ}\text{C}$ , die Salinität 32-37, es wurde gealtertes künstliches Seewasser

(Tropic Marine) verwendet. Die Tiere waren bei schwachem Dämmerlicht oder Dunkelheit in 30 bis 250 l-Aquarien untergebracht. Im Hälterungskühlraum wurden auch die Verhaltens- und Fütterungsbeobachtungen durchgeführt; die Respiationsversuche erfolgten in einem benachbarten Raum.

## 2.2 Respiationsversuche: Durchführung

Für die Respiations- und Reizungsversuche wurde ein Respirometer des *intermittent flow*-Typs verwendet (FORSTNER 1983, STEFFENSEN *et al.* 1984, STEFFENSEN 1989). Der bereits von VON DORRIEN (1993) und SCHMID (1994) am Institut für Polarökologie entwickelte Versuchsaufbau wurde im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen weiter modifiziert und erweitert. Zahlreiche Komponenten der Anlage wurden für diesen Einsatz entwickelt bzw. angefertigt.

Der verwendete Respiometertyp ermöglicht im Gegensatz zu *closed bottle*-Verfahren eine nahezu unbegrenzte Verweildauer des Versuchstieres in der Respiationskammer, weil durch den Austausch des Kammerwassers die Sauerstoffsättigung permanent auf einem hohen Niveau gehalten und die Anreicherung von Stoffwechselprodukten vermieden werden kann. Ferner kann wegen der Empfindlichkeit der verwendeten Sauerstoffsonden die Größe der Kammer so gewählt werden, daß eine Beeinträchtigung der Bewegungsfreiheit des Tieres (und damit der hierdurch bedingte Streß) minimal ist. Das Verhältnis von Kammerdurchmesser zu Standardlänge des untersuchten Fisches betrug zwischen 1.11 und 1.72, im Mittel 1.34.

### *Aufbau und Funktionsprinzip des Respiometers*

Abb. 2.3 zeigt schematisch den verwendeten Versuchsaufbau. Ein einzelnes Versuchstier befindet sich in einer vollständig mit Wasser gefüllten, luftdicht verschlossenen Respiationskammer aus Plexiglas. Die Dimensionen der drei verschiedenen verwendeten Respiationskammern waren 60 \* 115 mm (Höhe \* Durchmesser, kleine Kammer), 80 \* 190 mm (mittlere Kammer) bzw. 70 \* 295 mm (große Kammer). Aus- und Einstromöffnung, letztere mit einer Leitfläche versehen, zylindrische Form und der flache Kammerquerschnitt bewirken eine kreisförmige Strömung in der Kammer und eine homogene und schnelle Durchmischung des Kammerwassers (VON DORRIEN 1994). Eine Teflon-Zahnradpumpe (Pumpenkopf der Fa. Ismatec, Schweiz) sorgt für eine kontinuierliche, pulsfreie Entnahme von Kammerwasser. Dieses strömt mit definierter Geschwindigkeit eine polarographische Sauerstoffsonde (Fa. Eschweiler, Kiel) an. Unmittelbar anschließend wird die Temperatur durch einen Pt100-Meßfühler (Fa. Driessen & Kern, Bad Bramstedt) ermittelt. Beide Sonden sind über eine A/D-Wandlerkarte mit einem

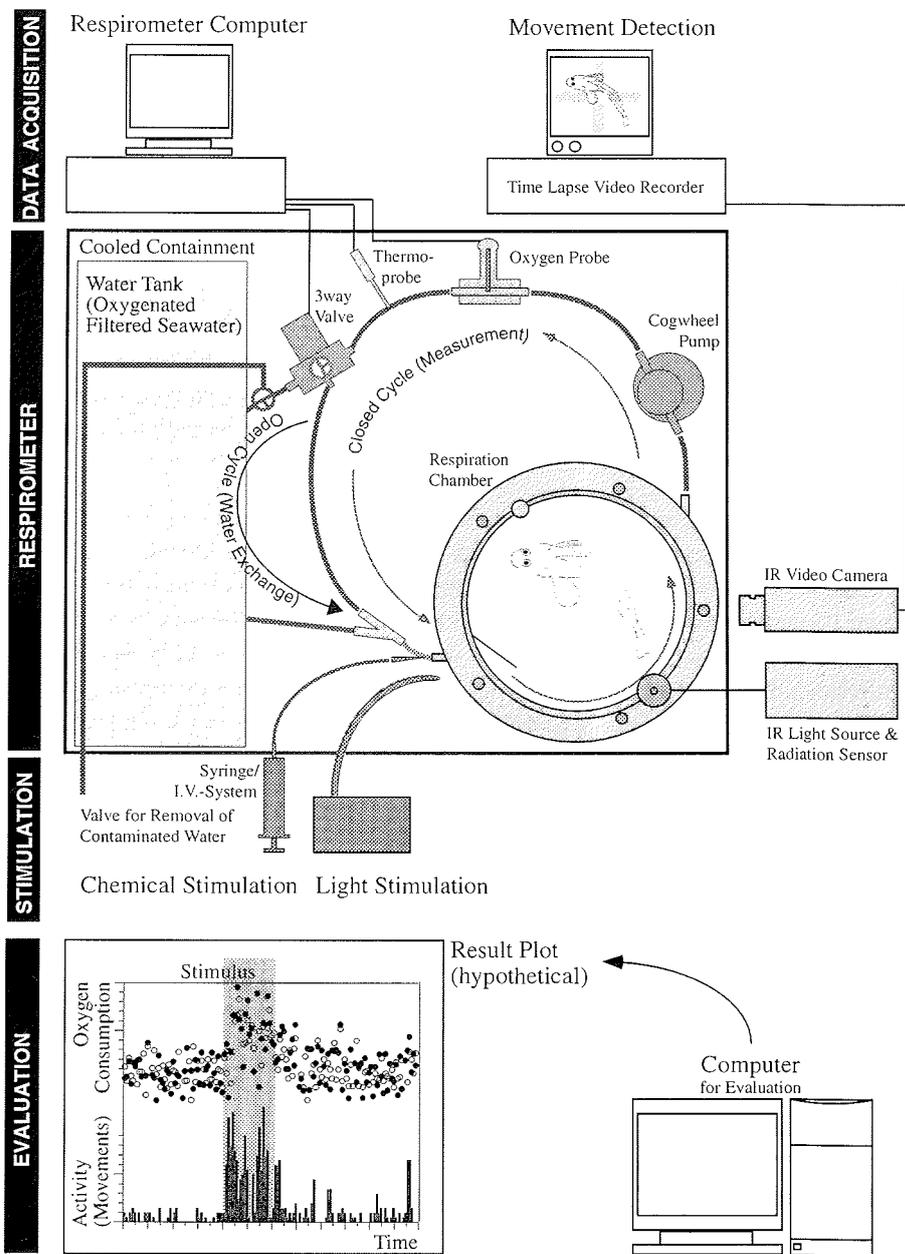


Abb. 2.3: Schema des verwendeten Respirometers (Aufsicht) mit dem Aufbau zur Aktivitätsbestimmung und zur chemischen und optischen Reizung. Unten ist ein exemplarischer Ergebnisplot dargestellt: als Kreis der mittlere Sauerstoffverbrauch des Versuchstieres in einem Meßintervall, als Balken die absolute Anzahl der Bewegungen im gleichen Intervall. Die Dauer der Einwirkung eines Reizes ist gestrichelt unterlegt.

Meßwerterfassungs- und Steuerungsrechner (Fa. IBP, Hannover) verbunden. Dieser ermittelt mehrere Tausend Wertepaare pro Minute, errechnet aus der Veränderung der Sauerstoffsättigung den Verbrauch, speichert in vorgegebenen Intervallen (5 min in der Arktis, 2 min in anderen Phasen) Mittelwerte ab und gibt die Ergebnisse grafisch aus. Während der Messung des Sauerstoffverbrauchs wird das Wasser durch ein elektronisch gesteuertes Dreiwegeventil (Fa. Nortec, Kiel) in die Kammer zurückgeleitet (geschlossener Kreislauf). Sinkt die Sauerstoffspannung unter einen zuvor festgelegten Wert, i.d.R. bei 90%, schaltet der Rechner das Ventil um. Das Kammerwasser wird in einen ca. 35 l fassenden und stets belüfteten Vorratstank geleitet. Frisches, sauerstoffgesättigtes Wasser fließt passiv nach (offener Kreislauf). Nach Erreichen eines oberen Schwellenwertes (min. 95%) wird das Ventil wieder geschlossen, der Wasseraustausch damit beendet und die Messungen wieder aufgenommen. Für die chemische Reizung der Versuchstiere (s.u.) kann manuell Wasser entfernt werden, bevor es den Vorratsbehälter erreicht. Das entnommene Wasser kann - ebenfalls vom Versuchstier unbemerkt - gleichzeitig ersetzt werden. Alle Komponenten des Meßkreislaufs sind durch gasdichte Tygon-schläuche verbunden. Das System ist mit zuvor steril filtriertem Seewasser (Sartorius Sartobran Filter 0.2 µm) gefüllt; während der Feldphasen wurde frisches, natürliches Seewasser, im Institutslabor künstliches Seewasser verwendet.

Die Kühlung des Respirimeters erfolgte in Ny-Ålesund und Kiel in Kulturtruhen (Fa. Rubarth, Hannover); durch eine modifizierte Steuerung schwankte die Temperatur während der Meßphasen um weniger als 0.1°C. Sauerstoff- und Temperatursonde wurden zusätzlich in einem Wasserbad passiv gekühlt (Ausnahme: Versuch Pogo A, s. u.). Aus logistischen Gründen konnte die Hälterungstruhe nicht nach McMurdo transportiert werden. Die beiden Respirationkammern wurden daher in der Antarktis mit Vorratsbehältern, Pumpen und Meßsonden in je einer halbhoch mit Wasser gefüllten und verdeckelten PVC-Wanne befestigt, die ihrerseits schwimmend zu 90% in ein mit Seewasser gefülltes 1500 l-Becken abgesenkt wurde. Die Kühlung erfolgte durch ständigen Austausch des Seewassers im umgebenden Tank, also an fünf Seiten der PVC-Container. Das Respirimeter konnte dadurch annähernd auf *in situ*-Temperaturen gekühlt werden, die Temperaturschwankungen waren jedoch deutlich höher als in der in Ny-Ålesund und in Kiel verwendeten Kulturtruhe.

Nach Ende eines Respirationversuches wurde das Gewicht des Versuchstieres bestimmt: Der Fisch wurde in ein festes Haushaltstuch aus Zellstoff gewickelt und mit diesem Tuch gewogen. Anschließend wurde das Gewicht des feuchten Tuches abgezogen. Ein Meßfehler durch anhaftendes Wasser wurde so minimiert, ohne das Tier stark zu belasten. Ferner wurde das Volumen des gesamten Meßkreislaufs ausgelitert, es betrug je nach verwendeten Komponenten zwischen 730 und 7200 ml.

Die in Ny-Ålesund für die Steuerung und Datenerfassung benutzte Software wurde von C. VON DORRIEN, D. PIEPENBURG und M. K. SCHMID, Kiel, entwickelt. Zwischen den

Feldphasen konnte durch eine Neuprogrammierung durch F. SCHULZ, Kiel, die gleichzeitige Messung zweier Versuchstiere in zwei getrennten Kammern mit der gleichen Steuereinheit und eine wesentliche Verkürzung der Meßintervalle sowie eine größere Genauigkeit der Messung realisiert werden.

Abweichend vom oben beschriebenen Meßablauf wurde wegen technischer Defekte bei zwei Versuchen statt der Zahnradpumpe eine Kreislumpumpe (Eheim 2211) verwendet (Versuche Boreo Aa-c und Myoxo A); hierdurch erhöhte sich das Kreislaufvolumen bei gleicher Kammergröße um ca. 1500 ml und die Messung wurde etwas unpräziser. Während des Versuchs Borch F lag der untere Schwellenwert für das Öffnen des Meßkreislaufes über mehrere Stunden bei einer Sauerstoffsättigung von ca. 70%, dieser Zeitraum wurde für die weiteren Berechnungen nicht verwendet, weil der Einfluß der stark reduzierten Spannung der Sauerstoffsonde und des durch die Hypoxie verursachten Stresses des Versuchstieres nur schwer abzuschätzen sind.

#### **Versuch zur specific dynamic action**

Der untersuchte *Boreogadus saida* wurde während einer Unterbrechung des laufenden Versuches *ad libitum* gefüttert (er fraß einen kleineren Polardorsch mit 8 g Frischgewicht), um einen Einfluß der *specific dynamic action* (SDA), der Erhöhung des Grundstoffwechsels durch Verdauungstätigkeit, feststellen zu können. Der Versuch Boreo A ist daher in drei Phasen geteilt, die getrennt ausgewertet wurden:

- a. die Phase vor der Fütterung zur Bestimmung des Grundstoffwechsels mit ca 24 h Dauer
- b. die Phase nach der Fütterung mit ca. 77 h Dauer
- c. eine abschließende Phase mit optischer Reizung und ca. 39 h Dauer.

Zwischen den Phasen wurde das Tier aus dem Respirometer entfernt, letzteres gereinigt und mit frischem Wasser befüllt.

#### **Aktivitätsbestimmung**

Zur Bestimmung der Aktivität der Versuchstiere wurden diese während eines Teils der Respirationmessungen mit einer Infrarot-Videokamera mit sehr hoher Lichtempfindlichkeit überwacht (Bischke CCD-102A bzw. Scharpf CCD-500-S). Ein *time lapse*-Videorecorder (Panasonic AG6720E) zeichnete jede Bewegung in extremem Zeitraster auf (8- oder 16-fach) und blendete die aktuelle Uhrzeit ein. Die Uhren der Respirometersteuerung und des Videorecorders wurden zuvor exakt abgeglichen. Im ansonsten vollständig abgedunkelten Respirometer erfolgte die Beleuchtung durch eine regelbare

**Tab. 2.1:** Respirationsversuche: verwendete Fische, sortiert nach Untersuchungsort. Angegeben ist die Versuchsbezeichnung (Kurzform des Artnamens und Nummer), der Artname, Standardlänge (SL), Frischgewicht (WW), Gesamtdauer des Versuchs, Gesamtdauer der Videoregistrierung, Volumen des Meßkreislaufes, rel. Raum in der Kammer, mittlere Temperatur während der Messung und Temperaturbereich ( $T_{\max}$ - $T_{\min}$ ).  $\Sigma$ : Anzahl der Versuche bzw. der untersuchten Arten oder Gesamtdauer der Respirationsversuche bzw. der Videoregistrierung.

Nr	Versuch	Art	SL (cm)	FW (g)	Dauer (hh:mm)	mit Video (hh:mm)	Vol. (ml)	rel. Raum	mittl. T (°C)	$\Delta T$ (°C)	Stabw T (°C)
<b>Ny-Ålesund / Arktis</b>											
1	Anarh A	<i>Anarhichas minor</i>	15.5	27.7	49:45	49:15	2450	81	2.72	0.72	0.09
2	Boreo Aa-c	<i>Boreogadus sassa</i>	23.3	110.6	143:45	128:00	7200	42	2.02	1.15	0.24
3	Myoxo A	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	19.0	175.4	22:30	22:30	7200	26	2.01	0.25	0.05
4	Myoxo B	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	13.0	33.3	191:30	100:30	2450	67	2.82	0.60	0.07
5	Myoxo C	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	14.2	56.9	54:30	53:15	2450	39	2.73	0.31	0.05
6	Myoxo D	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	14.5	56.0	59:00	52:15	2450	40	2.75	0.19	0.03
$\Sigma$	6	3			521:00	405:45					
<b>McMurdo / Antarktis</b>											
7	Bernac A	<i>Trematomus bernacchii</i>	15.5	55.2	106:00	48:00	2600	40	0.16	1.65	0.38
8	Gymno A	<i>Gymnodraco acuticeps</i>	23.5	87.2	47:30	14:00	5700	54	-0.62	0.59	0.11
9	Borch A	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	17.2	66.7	98:00	56:00	5700	71	0.09	1.06	0.36
10	Borch B	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	18.5	81.5	109:00	-	5700	58	-0.18	1.07	0.24
11	Borch C	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	17.2	78.9	98:00	60:00	5700	60	-0.32	1.11	0.21
12	Borch D	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	22.5	135.0	216:30	127:30	5700	34	0.55	0.90	0.24
13	Borch E	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	15.0	45.3	46:00	46:00	2600	49	0.72	1.18	0.18
14	Borch Fges	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	17.1	65.5	185:15	145:00	2600	34	0.48	1.00	0.26
15	Borch G	<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	16.5	48.0	135:30	78.5	2600	46	0.31	1.45	0.19
$\Sigma$	9	3			1041:45	575:00					
<b>Labor Kiel</b>											
16	Pogo A	<i>Pogonophryne</i> sp.	10.5	13.6	160:00	152:00	730	45	1.04	0.86	0.16
17	Pogo B	<i>Pogonophryne</i> sp.	15.5	63.6	385:15	186:30	2540	35	1.25	0.54	0.09
18	Pogo C	<i>Pogonophryne</i> sp.	15.0	63.6	162:30	141:00	2540	35	0.94	0.39	0.06
19	Pogo D	<i>Pogonophryne</i> sp.	20.5	124.4	141:00	107:30	5790	17	0.95	0.38	0.09
$\Sigma$	4	1			848:45	587:00					
$\Sigma$ ges	19	7			2411:30	1567:45					

IR-Leuchtdiodenkette, bei den ersten Versuchen in der Arktis (Boreo Aa-c, Myoxo A und Myoxo B) durch eine schwache Rotlichtlampe. Gefilmt wurde senkrecht von oben durch eine Glasscheibe; da sich die Videokamera außerhalb der Hälterungstruhe bzw. der PVC-Wanne befand, war die Störung des Versuchstiers beim Auf- und Abbau minimal. Durch die Verwendung eines Varioobjektivs konnten die Respirationskammern jeweils bildfüllend abgebildet werden.

Eine Übersicht über Art, Länge, Gewicht und Herkunft der verwendeten Versuchstiere und Parameter der Respirationsversuche gibt Tab. 2.1. Der angegebene relative Raum in der Respirationskammer ist der Quotient aus dem Volumen des den Fisch umgebenden Wassers und dem Volumen des Tieres. Für diese Abschätzung ist es ausreichend, die mittlere Dichte des Fisches als  $1 \text{ g cm}^{-3}$  anzunehmen (da einige untersuchte Fische

schwerer als das sie umgebende Wasser sind - z.B. *Pogonophryne* sp. -, andere dagegen leichter - z.B. *B. saida*). Der relative Raum berechnet sich dann aus:

$$\frac{\text{Vol}_{\text{Kammer}} [\text{cm}^3] - \text{WW}[\text{g}]/1[\text{gcm}^{-3}]}{\text{WW}[\text{g}]/1[\text{gcm}^{-3}]}$$

mit  $\text{Vol}_{\text{Kammer}} =$  Kammervolumen ( $\text{cm}^{-3}$ )  
 $\text{WW} =$  Frischgewicht des Fisches (g)

### Reizung

Nach Einstellung eines stabilen Sauerstoffverbrauchs, also nachdem sich die Versuchstiere an die Bedingungen im Respirometer gewöhnt hatten, wurden die Fische in unterschiedlichen Abständen optisch oder chemisch gereizt. Insgesamt wurden 17 Fische mit 70 optischen und 40 chemischen Reizen verschiedener Intensität stimuliert (Tab. 2.2). Die Einwirkzeit eines Reizes betrug i.d.R. 30 Minuten (zwischen 18 und 100 min, Mittelwert 32 min), bei Versuch Boreo Ac betrug die Reizezeit i.d.R. 20 min. Der zeitliche Abstand zwischen zwei Reizungen war wenn möglich größer als 3 h (minimal 1 h 10 min), um eine ausreichende Erholung des Tieres zu gewährleisten.

Die optische Stimulierung erfolgte durch eine regelbare Kaltlichtlampe mit Glasfaserlichtleitern und Linsenoptik (Schott KL1500e) vom Deckel der Halterungstruhe bzw. des PVC-Containers aus. Da sich die Lichtquelle außerhalb des Respirometers befand, wurde eine Erwärmung vermieden. Die Lichtintensität wurde durch einen untergetauchten Fotowiderstand (LDR) auf dem Deckel der Respirationskammer, das mit einem Voltmeter verbunden war, kontrolliert. Die Eichung erfolgte nach den Versuchen mit Hilfe eines Meßgerätes der Firma Licor (USA): Dabei wurde ein PAR (*photosynthetic active radiation*)-Sensor W190SB in der zuvor entleerten, aber weiter untergetauchten Kammer bestrahlt. Die Umrechnung in lux erfolgte mit Hilfe der in LARCHER (1984) angegebenen Faktoren. Das verwendete Lichtspektrum ist bei niedrigen Intensitäten im Vergleich zu dem des Sonnenlichtes in den roten Bereich verschoben, daher ändert sich der Umrechnungsfaktor von ca. 60 bei niedrigen bis ca. 40 bei den höchsten verwendeten Lichtintensitäten. Da eine minimale Reizschwelle festgelegt werden sollte, erfolgte die Abschätzung konservativ, d. h. die tatsächlich eingestrahlte Lichtmenge ist eher niedriger als der angegebene Wert.

Für die Gabe chemischer Reize wurde eine handelsübliche Braunüle verwendet. Eine sterile 0.6 mm Einmalkanüle wurde vor Versuchsbeginn unmittelbar vor dem Einlauf der Respirationskammer durch den Tygonschlauch gestochen und an diesem befestigt, die Einstichstelle mit Teflonband zusätzlich abgedichtet. Die Spitze der Kanüle befand sich in der Mitte des Wasserstroms, um eine schnelle und gleichmäßige Verteilung des Reizmittels in der Kammer sicherzustellen. Die Reizlösung wurde mit Einwegspritzen durch

**Tab. 2.2:** Respirometerversuche: Reizung. Verwendete Aminosäure- (bzw. Filetextrakt-) Konzentrationen (a) und Lichtintensitäten (b). Angegeben sind ferner die Anzahl der Stimulierungen mit einem Reiz und die Versuchsbezeichnung (vergl. Tab. 2.1). Stamm: Aminosäure-Stammlösung, Filetextr.: Extrakt aus Fischfilet (s. Text).

<b>a. Chemische Reizung (Aminosäuren/Filetextrakt)</b>				
Konz. (mg l <sup>-1</sup> )	Konz. (mmol l <sup>-1</sup> )	Stamm	Anzahl Reizungen	Versuch
3	0.02	A1	2	Myoxo B (2x)
9	0.07	B	4	Gymno A, Borch A, Borch C, Borch D
9	0.07	A3	1	Pogo D
10	0.08	A3	2	Pogo B, Pogo C
14	0.11	A1	1	Myoxo C
14	0.11	A3	1	Pogo A
15	0.12	A1	2	Myoxo B (2x)
17	0.14	A3	1	Pogo D
18	0.15	B	3	Borch A, Borch C, Borch D
20	0.16	B	4	Bernac A, Borch E, Borch F, Borch G
20	0.16	A3	2	Pogo B, Pogo C
27	0.22	A3	1	Pogo A
28	0.22	A1	2	Myoxo C, Anarh A
39	0.32	A3	2	Pogo B, Pogo C
40	0.32	B	4	Bernac A, Borch E, Borch F, Borch G
41	0.33	A2	1	Myoxo D
44	0.35	A1	1	Anarh A
54	0.44	A1	2	Anarh A, Myoxo C
55	0.44	A3	1	Pogo A
82	0.66	A2	1	Myoxo D
0.17 ml l <sup>-1</sup>		Filetextr.	1	Borch C
0.38 ml l <sup>-1</sup>		Filetextr.	1	Borch G
Σ			40	

<b>b. Optische Reizung (Licht)</b>				
Stufe	Intensität PAR (μE m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Intensität (lux)	Anzahl Reizungen	Versuch
0	0.0	0.3-0.5	9	Bernac A, Borch D (2x), Borch G (2x), Pogo A, Pogo B, Pogo C, Pogo D
0.5	0.2	8-10	18	Bernac A, Gymno A, Borch A (2x), Borch C (2x), Borch D (2x), Borch E, Borch F (3x), Borch G (2x), Pogo A, Pogo B, Pogo C, Pogo D
1	1.1	45-50	21	Anarh A, Boreo Ac, Myoxo B, Myoxo C, Myoxo D, Bernac A, Borch A (2x), Borch C, Borch D (3x), Borch E, Borch F, Borch G, Pogo A (2x), Pogo B, Pogo C, Pogo D (2x)
2	7.4	280-300	15	Boreo A, Myoxo B, Myoxo C, Myoxo D, Bernac A, Borch A, Borch C, Borch D, Borch E, Borch F, Borch G, Pogo A, Pogo B, Pogo C, Pogo D
3	21.9	1000-1100	4	Anarh A, Boreo A, Myoxo B, Myoxo C
4	47.4	2300-2500	1	Boreo A
5	86.3	5200	2	Boreo A, Myoxo B
Σ			70	

eine Heidelberger Verlängerung (75 cm), in Ny-Ålesund auch durch einen dünnen Tygenschlauch von außerhalb des Respirometers, also unbemerkt vom Fisch, appliziert. Die Lösung war auf die Respirometertemperatur gekühlt. Unmittelbar vor der Injektion wurde durch Aufziehen einer zweiten Spritze 2 ml des Wassers aus dem Meßkreislauf entnommen, verworfen, erneut 5 ml entnommen und mit diesem Wasser nach der Reizgabe nachgespült, damit keine Rückstände im Schlauch verblieben. Das ca. 2 ml fassende Braunülensystem war also permanent seewassergefüllt. Nach dem Ende der Einwirkzeit wurde durch manuelles Umlegen eines Hahnes außerhalb des Respirometers und Umschalten des Drei-Wege-Ventils das Wasser des Meßkreislaufes vollständig getauscht, das kontaminierte Wasser entfernt und die Kammer einige Minuten gespült. Um den Wasserstand im Vorratsbehälter konstant zu halten, kann dieses mit frischem, filtriertem Seewasser nachgefüllt werden. Je nach Kammergröße wurden zwischen 2 und 6 l Wasser entfernt. Während der Feldphase in Ny-Ålesund mußte eine andere Verlängerung mit einem Volumen von ca. 14 ml verwendet werden, gespült wurde hier mit 20 ml Seewasser aus dem Vorratsbehälter.

Die optische Reizung erfolgte in sieben festgelegten Intensitätsstufen. Zur chemischen Reizung wurden einerseits Aminosäure-(AS-)lösungen unterschiedlicher Zusammensetzung und Konzentration, andererseits ein Extrakt aus Fischfilet verwendet. Die ausgewählten Aminosäuren sind Bestandteile einer von HARA *et al.* (1994) für die chemische Reizung von Fischen verwendeten Mischung; durch die Kombination mehrerer AS wurde die Wahrscheinlichkeit einer Reaktion bei gleichem experimentellem Aufwand erhöht. Die Versuchstiere wurden in der Arktis Aminosäure-Gesamtkonzentrationen von ca. 3-82 mg l<sup>-1</sup> ausgesetzt, in der Antarktis von 9-40 mg l<sup>-1</sup> und im Kieler Labor von 9-55 mg l<sup>-1</sup>. Diese sind in der Größenordnung (10<sup>-1</sup> - 10<sup>-3</sup> g l<sup>-1</sup> bzw. 10<sup>-3</sup> - 10<sup>-5</sup> M) vier bis sechs Zehnerpotenzen niedriger als die in Körperflüssigkeiten von Wirbeltieren vorkommenden AS-Konzentrationen (DÖRNER, 1989), die höchsten Konzentrationen entsprechen den von HARA *et al.* (1994) als Standard-Aminosäurereiz für Fische gekennzeichneten. Wegen des großen experimentellen Aufwandes und der bis dahin angenommenen Meinung, die Schwelle für chemische Reize liege in Antarktischen hoch, wurde nur ein Bereich von zwei Zehnerpotenzen abgedeckt.

Folgende Lösungen wurden zur chemischen Reizung hergestellt:

- Lösung A1 (Arktis): je 0.20 g L-Threonin (119.12 g mol<sup>-1</sup>), L-Leucin (131.18 g mol<sup>-1</sup>), L-Glutamin (146.15 g mol<sup>-1</sup>) und L-Serin (105.09 g mol<sup>-1</sup>) aufgelöst in 10 ml Aqua bidest; diese Stammlösung wurde mit filtriertem Seewasser weiter verdünnt (1+10 = 1 ml Stammlsg. auf 10 ml Seewasser, 2+10, 4+8) und hiervon je 1, 2.5, 4 oder 5 ml in die mittlere Kammer (2450 ml Kreislaufvol.) eingespritzt.
- Lösung A2 (Arktis): je 0.50 g der genannten Aminosäuren, aufgelöst in 20 ml Aqua bidest., Stammlsg. verdünnt im Verhältnis 2+8 und 4+6 und je 5 ml in die mittlere Kammer eingespritzt.

- Lösung B (Antarktis): 1.273 g L-Glutamin, 1.040 g L-Serin, 1.581 g L-Threonin, 0.780 g L-Leucin und 0.510 g L-Isoleucin ( $131.18 \text{ g mol}^{-1}$ ) aufgelöst in 50 ml Nanopure. Von dieser Stammlösung wurden jeweils 0.5 oder 1 ml in beide Kammern (2600 ml und 5700 ml) eingespritzt.
- Filetextrakt: ca  $2 \text{ cm}^3$  beinfreies Filet von *Dissostichus mawsoni*, Gewicht ca 10 g, wurde fein zerkleinert, mit einem Ultraturax in 50 ml Nanopure suspendiert und bei  $2000 \text{ min}^{-1}$  5 min zentrifugiert, die überstehende opake Phase abgenommen und bei  $4500 \text{ min}^{-1}$  20 min zentrifugiert. Die opake Phase wurde erneut abgenommen und durch einen Whatman-Faltenfilter filtriert. Die 12 ml übrigbleibende Lösung war fast klar, 1.0 ml wurde in beide Kammern eingespritzt.
- Lösung A3 (Labor Kiel): je 1.00 g der schon für die Lösungen A1 und A2 verwendeten Aminosäuren wurden in 80 ml Aqua bidest aufgelöst und von dieser Stammlösung 0.2 ml, 0.4 ml oder 0.8 ml in die kleine Kammer (730 ml), 0.5 ml, 1.0 ml oder 2.0 ml in die mittlere Kammer (2540 ml) und 1.0 ml oder 2.0 ml in die große Kammer (5790 ml) eingespritzt.

Um eine Reduzierung der ursprünglich eingesetzten AS-Menge durch Bakterien im Verlauf der mehrwöchigen Meßperioden auszuschließen, wurden die Lösungen am Ende der Phasen auf Bakterienbefall untersucht. In keinem Fall konnte eine erhöhte Keimzahl ermittelt werden.

### 2.3 Respirationsversuche: Auswertung

Die Auswertung, statistische Bearbeitung und grafische Darstellung der Respirometerdaten erfolgte auf Apple Macintosh-Computern mit Hilfe der Programme KaleidaGraph 3.0 (Synergy Software), Excel 4.0 (Microsoft), Excel 5.0 Solver, StatView 4.5 (Abacus Concept) und Illustrator 6.0 (Adobe).

#### *Blindwertberechnungen und Blindwertkorrektur*

Um den maximalen Anteil des durch Bakterienatmung oder Sondendrift verursachten Fehlers der Sauerstoffverbrauchsmessung festzustellen, wurde - soweit möglich - für jeden Versuch eine mehrstündige Blindwertbestimmung durchgeführt, bei einigen Experimenten in der Arktis sogar zwischen einzelnen Versuchsteilen. Alle Blindwerte waren kleiner als 10% der mittleren Sauerstoffverbräuche der Versuchstiere, es zeigte sich jedoch eine positive Korrelation mit der Versuchsdauer. Da die Experimente bis zu 15 Tagen dauerten, würde die nach Versuchsende ermittelte Blindatmung für den größten Teil der langen Versuche überschätzt. Um diesen Fehler zu vermeiden und Einflüsse wie Temperaturschwankungen zu eliminieren, wurde für jedes der sieben Meßkreislauf-Volumen ein mittlerer Blindwert bestimmt. So konnten außerdem Korrekturwerte für Versuche errechnet werden, nach denen eine direkte Blindwertbestimmung nicht möglich war (Tab. 2.3).

**Tab. 2.3:** Vergleich der Mittelwerte aller Blindversuche und gemittelte Korrekturfaktoren, sortiert nach Kreislaufvolumen. Angegeben ist die Versuchsbezeichnung (die Ziffer in Klammern gibt ggf. den Versuchsteil an), der mittlere Sauerstoffverbrauch (in  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ l}^{-1}$ ), die Standardabweichung auf diese Werte, die Versuchsdauer vor dem Start des Blindversuches und die für die Berechnung verwendete Dauer des Blindversuches. °Phasen der Temperaturangleichung zu Beginn und \*solche mit AS-Injektion (s. u.) wurden ggfs. von der Blindwertbestimmung ausgeschlossen

Kammervol. (ml)	Versuch Blind nach...	O <sub>2</sub> -Verbrauch (mg O <sub>2</sub> l <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Stdabw. (mg O <sub>2</sub> l <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Versuchsdauer vor Blind (h)	Blindversuchs- dauer (h)
7200	Boreo A (2)	0.02	0.28	20	6.6
7200	Boreo A (6)	0.09	0.24	197	13.5
7200	Myoxo A (1)	0.07	0.18	23	2.5
<b>7200 ml Vol. (n=3)</b>		<b>0.06</b>			
2450	Myoxo B (3)	0.03	0.12	62	8.4
2450	Myoxo B (7)°	0.11	0.04	129	23.7
2450	Myoxo C (8)	0.11	0.18	54	4.8
2450	Myoxo D (9)	0.13	0.09	52	4.9
2450	Anarh A (2)	0.12	0.13	50	4.8
<b>2450 ml Vol. (n=5)</b>		<b>0.10</b>			
5700	Borch A (3)	-0.04	0.18	98	2.3
5700	Borch C (3)*	0.03	0.07	98	3.7
5700	Borch D (6)	0.07	0.06	134	2.5
<b>5700 ml Vol. (n=3)</b>		<b>0.02</b>			
2600	Borch E (7)	-0.15	0.13	162	1.0
2600	Borch F (8)*	0.22	0.13	185	19.7
2600	Borch G (2)*	0.06	0.05	235	8.3
2600	Bernac A	0.12	0.06	106	2.1
<b>2600 ml Vol. (n=4)</b>		<b>0.06</b>			
730	Pogo A*°	0.07	0.01	160	95.4
<b>730 ml Vol. (n=1)</b>		<b>0.07</b>			
2540	Pogo B*	0.14	0.14	385	11.7
2540	Pogo C	0.08	0.07	163	14.0
<b>2540 ml Vol. (n=3)</b>		<b>0.11</b>			
5790	Pogo D	0.06	0.05	141	19.6
<b>5790 ml Vol. (n=1)</b>		<b>0.06</b>			

### Aminosäure- und Temperaturkorrektur

Während der Blindwertbestimmungen wurde acht mal Aminosäurelösung in den verwendeten Konzentrationen eingespritzt und - analog zu den Versuchsbedingungen - nach ca. 30 min wieder entfernt. Dabei zeigte sich für die in der Antarktis eingesetzte Lösung B eine erhebliche Erhöhung der Blindverbrauchswerte, die unabhängig von der Konzentration war und immer den gleichen zeitlichen Verlauf zeigte: Die maximale Verbrauchssteigerung wurde nach 8-10 min registriert, nach 20-30 min war auch ohne Wasserwechsel der mittlere Blindwert wieder erreicht (Abb. 2.4). Für die in der Arktis und in Kiel verwendete AS-Lösung B ließ sich ein ähnlicher Verlauf feststellen, die Abweichung vom mittleren Blindwert war aber deutlich geringer als bei Lösung A. Zur Korrektur wurden für jedes verwendete Meßintervall (alle 2 bzw. 5 min) mittlere Faktoren in Prozent des Blindwertes ermittelt, für jedes Kreislaufvolumen daraus absolute Kor-

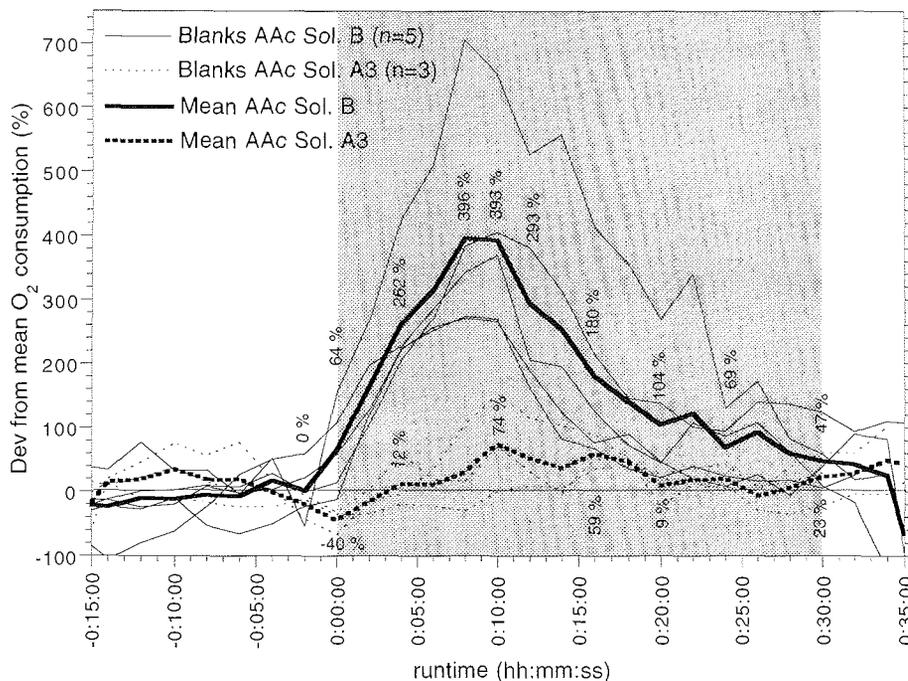


Abb. 2.4: Blindkorrekturen. Vergleich der Abweichungen vom mittleren Blindwert aller Aminosäureeinspritzungen mit den gemittelten Korrekturfaktoren für 2- bzw. 5 min-Intervalle. Dünne Linien geben den Verlauf der errechneten Sauerstoffverbräuche nach der Einspritzung der Aminosäurelösung in den Einzelversuchen an, die dicke Linie den mittleren Verlauf. Durchgezogene Linien: AS-Lösung B (Antarktis), gestrichelte Linien: AS-Lösung A (Arktis und Labor Kiel). Die Prozentzahlen geben den jeweiligen verwendeten Korrekturwert an. Grau unterlegt ist der Zeitraum, für den Korrekturwerte ermittelt wurden.

rekturwerte errechnet und der bereits blindwertkorrigierte Sauerstoffverbrauch der Fische während der Phase der Reizung um diese Werte reduziert.

Während des Versuches Pogo A trat eine starke Abhängigkeit der Verbrauchs-Messwerte von der Temperatur in der Phase des Kammerwasser-Austausches auf. Diese wurde verursacht durch eine mangelnde Temperaturkonstanz des Sauerstoffsondenkörpers: Die Sonde war nicht in einem Wasserbad temperaturstabilisiert, sondern durch Schaumstoff isoliert. Der Sondenkörper konnte daher schlagartig die - geringere - Temperatur des Vorratswassers annehmen und erwärmte sich langsam mit diesem, was wegen der theoretisch niedrigeren Sauerstoffsättigung bei tieferen Temperaturen zu erniedrigten berechneten Sauerstoffverbräuchen unmittelbar nach jedem Pumpzyklus führte. Zur Korrektur wurde aus dem Blindversuch ein Korrekturfaktor ermittelt: Für alle Phasen mit konstanter Temperatur und linearer Abnahme der Sauerstoffsättigung wurde bei angenommenem konstantem Verbrauch eine optimale Steigung der Geraden berechnet (durch Itera-

tion auf eine minimale Standardabweichung, Excel Solver 5.0). Die Korrektur der Sättigung wurde anschließend nach folgender Formel vorgenommen:

$$\text{Sat}_{\text{korr}} = \text{Sat}_{\text{roh}} - a (b - t) \quad \text{mit} \quad \begin{array}{l} \text{Sat}_{\text{korr}} = \text{temperaturkorrigierte Sättigung} \\ \text{Sat}_{\text{roh}} = \text{unkorrigierte Sättigung} \\ a = \text{Korrekturfaktor, hier } -5.95 \\ b = \text{Stabilisierungstemperatur, hier } 1.58^\circ\text{C} \\ t = \text{aktuelle Temperatur} \end{array}$$

Die Stabilisierungstemperatur ist für die folgende Berechnung des korrigierten Sauerstoffverbrauchs aus der korrigierten Sauerstoffkonzentration entbehrlich, weil nur Differenzen zwischen zwei Konzentrationen gebildet werden. Die Werte für die aktuelle Temperatur  $t$  wurden über fünf Messpunkte geglättet, um zufällige Schwankungen im Rahmen der Korrektur nicht zu verstärken.

### *Auswertung der Respirogramme*

Der Meßwert-Erfassungscomputer errechnet aus den Signalen der Sauerstoffsonde und des Temperaturfühlers mit Hilfe der Weiss'schen Formel (WEISS 1970) und nach Eingabe von Salzgehalt und atmosphärischem Luftdruck für jedes Meßintervall die Sauerstoffsättigungskonzentration in mg pro Liter. Der Sauerstoffverbrauch des Fisches in  $\text{mg l}^{-1} \text{h}^{-1}$  ergibt sich aus der Differenz der berechneten Konzentrationen zweier aufeinanderfolgender Intervalle und wird ebenfalls vom Computer ausgegeben.

Die Rohdaten mußten daher nur durch das Naßgewicht des Fisches und das Volumen des Meßkreislaufs geteilt werden, um den Verbrauch auf Gewicht und Zeit zu normieren. Ferner wurden die meist aus mehreren Abschnitten bestehenden Versuche zusammengefaßt und eine Gesamtlaufzeit vom Einsetzen des Fisches in das Respirometer bis zum Versuchsende errechnet. Um einen Vergleich mit den Aktivitätsdaten zu ermöglichen, mußte für jeden Versuch ein einheitliches Meßintervall vorliegen. Während in der Antarktis und in Kiel grundsätzlich 2-min-Intervalle gewählt wurden, variierten diese in der Aktis für einzelne Abschnitte zwischen 20 s und 5 min. Hier mußten die Daten daher über 2.5 min (Boreo A) bzw. 5 min (alle anderen) gemittelt werden. Von den so erhaltenen Daten wurde der Blindwert abgezogen und ggfs. eine Korrektur während der Aminosäurereizung vorgenommen (s.o.).

### *Auswertung der Aktivität*

Alle Videobänder wurden, z.T. noch während der Stationsaufenthalte, manuell ausgewertet. Ein automatisches Erfassungssystem aus der Alarmtechnik (Bischke Videosensor AVS-1) erwies sich als zu ungenau und zu träge, so daß die Bewegungshäufigkeit deut-

lich unterschätzt wurde. Mit der manuellen Auswertung wurden dagegen alle Bewegungen erfasst, an der mehr als die Hälfte des Versuchstieres beteiligt war. Ein kräftiges Zucken des Schwanzes oder eine heftige Schnappbewegung wurde also ebenso wie eine Ortsveränderung registriert, Bewegungen der Brustflossen oder Drehen des Kopfes dagegen nicht. Das in 8- bis 32fachem Zeitraffer bespielte Videoband wurde mit normaler Laufgeschwindigkeit abgespielt. Auch bei dieser Geschwindigkeit ließen sich einzelne Bewegungen i.d.R. deutlich trennen; der durch die subjektive Abgrenzung entstehende Fehler wurde minimiert, indem alle Bänder nur von einer Person ausgewertet wurden. Mit Hilfe eines von D. JACOBI, Hamburg, zu diesem Zweck geschriebenen Programmes konnte jeder manuell eingegebenen Bewegung ein exakter Zeitpunkt (der Versuchsgesamtlaufzeit) zugeordnet werden. Analog zu den für die Respirogramme festgelegten Intervallen wurden die Einzelbewegungen anschließend in 2-, 2.5 oder 5-min-Klassen eingeteilt. Abweichend von diesem Protokoll wurde bei *Boreogadus saida* verfahren: Da dieser Fisch ein aktiver Dauerschwimmer ist, waren einzelne Bewegungen nur schwer zu trennen. Es wurde daher das Berühren zweier imaginärer Linien über der Respirationskammer (in Ost-West- und Nord-Süd-Richtung) mit dem Kopf des Tieres gezählt. Um beide Auswertemethoden vergleichen zu können, wurden drei zufällig ausgewählte Videosequenzen à 1 h Dauer mit beiden Verfahren parallel ausgewertet. Während die Abfolge der Bewegungen selbst bei kleinen Meßintervallen (1 min) exakt erhalten bleibt, wird die Aktivität um den Faktor 2.5 unterschätzt. Für den Vergleich der Arten wurden die Daten entsprechend korrigiert.

Für den Vergleich der Aktivität zwischen den Arten wurden - unabhängig von dem für die Respirationmessungen verwendeten Meßintervall - alle Einzelbewegungen in 2 min-Klassen eingeteilt und auf Bewegungen pro Stunde hochgerechnet. Neben der Verteilung der in Klassen eingeteilten Bewegungen, der maximalen und der mittleren Anzahl Bewegungen wurde die mittlere und maximale Zeitspanne zwischen zwei Ereignissen („Pause“) ermittelt und jeweils Quotienten aus diesen beiden Parametern berechnet.

#### ***Bestimmung des Standardsauerstoffverbrauchs und des scope for activity***

Zum Vergleich der Aktivitäts- und der Respiurationsdaten wurden diese zunächst durch Mittelung über eine bestimmte Anzahl Meßwerte (KaleidaGraph) geglättet:

- Arktis: über 12 Werte (60 min), Boreo A über 24 Werte (60 min)
- Antarktis und Kiel: über 15 Werte (30 min).

In der Beziehung zwischen den Aktivitäts- und den Verbrauchswerten war eine zeitliche Verzögerung festzustellen: Einer zu einer bestimmten Zeit erfolgten Bewegung kann die Abnahme der Sauerstoffkonzentration erst einige Minuten später nachfolgen, bedingt durch die Verschiebung in der O<sub>2</sub>-Aufnahme durch den Fisch, der Abnahme in der

durchmischten Kammer und im Transport des Wassers zur Sonde. Diese Verzögerung wurde nach dem Auftragen der geglätteten Werte gegeneinander empirisch ermittelt und korrigiert: Verbrauch und Aktivität wurden so lange in Meßintervallschritten gegeneinander verschoben, bis sich für die Regressionsgerade der höchste Korrelationskoeffizient ergab (bei 0 bis 12 min Differenz, i.d.R. 8 min).

Der Standard-Sauerstoffverbrauch des Versuchstieres (*standard oxygen consumption*, SOC) umfaßt die für alle unmittelbar lebenserhaltenden Prozesse erforderliche Energie, schließt also interne oder externe Arbeit und insbesondere jede Bewegungsaktivität aus. Bisher wurde die SOC meist durch **Messung** während Phasen mit minimaler Aktivität des Versuchstieres geschätzt (im folgenden als mSOC, *measured SOC*, bezeichnet). Die in der vorliegenden Arbeit vorgenommene Kombination von Verbrauchs- und Aktivitätsdaten mit hoher zeitlicher Auflösung erlaubt dagegen eine **Berechnung** des Ruhe-Sauerstoffverbrauchs (cSOC für *calculated SOC*), selbst wenn während der Messung keine Phasen ohne Spontanaktivität auftraten: Die cSOC wird aus dem Schnittpunkt der Korrelationsgraden zwischen Aktivität (a) und Respiration (r) mit der Ordinate (a=0) bestimmt (SPOOR 1946). Eine große Anzahl von Meßpunkten durch kurze Intervalle und lange Versuchszeiten führt zu einer großen Zuverlässigkeit der SOC-Bestimmung. Zur Ermittlung der Steigung der Geraden wurden die Aktivitätsdaten auf 2 min-Intervalle normiert. Aus dieser Steigung konnte der theoretische mittlere Sauerstoffbedarf für eine einzelne Bewegung berechnet werden.

Für drei Arten (*Myoxocephalus scorpius*, *Pagothenia borchgrevinki* und *Pogonophryne* sp.) lagen mehr als drei Einzeluntersuchungen vor. Daher konnte eine Überprüfung der Gewichtsabhängigkeit des absoluten Standardstoffwechsels ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$ ) und die Berechnung eines theoretischen Sauerstoffverbrauchs für ein Standardtier mit 10 oder 100 g Frischgewicht erfolgen. Hierfür wurde nach WINBERG (1956) die Regressionsgerade zwischen logarithmiertem Frischgewicht (WW) und logarithmiertem absolutem Sauerstoffverbrauch ermittelt:

**absoluter SOC = a WW<sup>b</sup>** mit b = Maß für die Gewichtsabhängigkeit der Regression.

Ein Wert von  $b < 1$  bedeutet, daß große Tiere einen niedrigeren relativen Standardstoffwechsel haben als kleine Tiere. Bei  $b = 1$  ist keine Gewichtsabhängigkeit des relativen Sauerstoffverbrauchs festzustellen.

Aus den geglätteten Daten konnte zusätzlich zu cSOC und mSOC der Routine-Stoffwechsel (ROC, umfaßt die Phasen mit Spontanaktivität) und - durch die Reizung - ein 'naturnaher' Aktivitätsstoffwechsel (AOC) und das Verhältnis zwischen Aktivitäts- und Ruhestoffwechsel (*aerobic factorial scope for activity*, FRY 1971) bestimmt werden. Die Abgrenzung der Ruhephasen und solcher mit maximaler Aktivität erfolgte subjektiv, für erstere wurden alle Perioden mit minimaler Bewegung ausgewählt ( $< 100$  Bewegungen  $\text{h}^{-1}$

bei Versuch Boreo A, Myoxo A und Borch E,  $<10$  bei allen übrigen arktischen Versuchen und Borch A, F und G und 0 Bewegungen  $h^{-1}$  bei allen übrigen antarktischen und Kieler Versuchen). Die jeweils drei bis acht Phasen mit maximaler Aktivität (nicht unbedingt mit maximalem Sauerstoffverbrauch!) wurden zur Ermittlung des Aktivitätsstoffwechsels verwendet.

### Faktorenanalyse

Die verschiedenen Respirations-, Aktivitäts- und externen Versuchsparameter zeigten ein komplexes Muster von positiven und negativen Korrelationen. Durch eine Faktorenanalyse wurde dieses Muster vereinfacht durch die Reduktion auf eine kleinere Anzahl von Faktoren, die den ursprünglichen Parametern zugrunde liegen. Folgende Parameter wurden hierfür ursprünglich verwendet (vergl. Abb. 2.5):

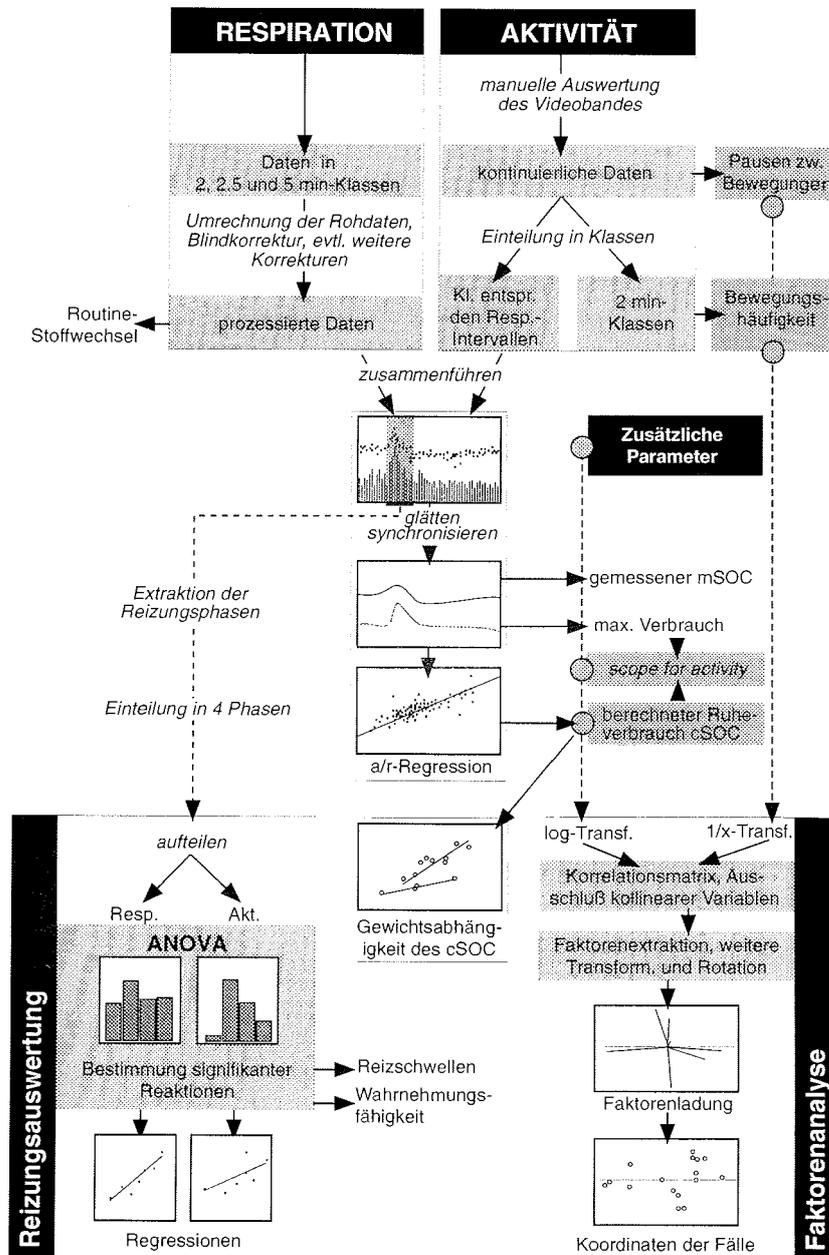
- der berechnete Standardstoffwechsel (cSOC)
- der Quotient aus maxOC und cSOC (*scope for activity*)
- die Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration (*slope*)
- die mittlere Bewegungshäufigkeit (*move mean*)
- der Quotient aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit (*move quot*)
- die mittlere Zeitspanne zwischen zwei Bewegungen (*pause*)
- der Quotient aus maximaler und mittlerer Pausenlänge (*pause quot*)

sowie als „externe“ Variablen

- die mittlere Temperatur während des Versuchs (*temp mean*)
- die Differenz zwischen maximaler und minimaler Temperatur (*temp diff*) und
- der relative Raum (wie oben definiert, *space*).

Das Gewicht des Versuchstieres wurde nicht einbezogen, weil sein Einfluß vor allem artabhängig ist und es wenig zur Erklärung der Varianz der ursprünglichen Werte beitrug. Die vier zeitbezogenen Variablen (*move* und *pause*) wurden zunächst  $1/x$ -transformiert, alle übrigen logarithmiert, um den Einfluß unterschiedlicher Skalen in der Verteilung der Werte zu dämpfen und mögliche Beziehungen zu linearisieren. Mit Hilfe der Statistiksoftware StatView wurde anschließend für alle 20 Fälle (Versuche) und 10 Variablen eine Korrelationsmatrix erstellt. *Pause quot*, die einzige Variable, die einen Korrelationskoeffizienten von  $>0.75$  aufwies (mit *move mean*), wurde von der weiteren Berechnung ausgeschlossen, um eine Kollinearität zu vermeiden.

Die Eigenwerte dieser Korrelationsmatrix wurden berechnet und aus der großen Anzahl Parameter eine kleine Anzahl Faktoren extrahiert (Extraktionsmethode: Hauptkompo-



**Abb. 2.5:** Schematischer Ablauf der Datenauswertung. Auch dargestellt sind typische Ergebnisdiagramme, wie sie in Kap. 3 und im Anhang zu finden sind. a/r-Regr.: Regression zwischen geglätteter und synchronisierter Aktivität und Respiration. Dunkelgrau schattiert: Variablen, die für die Faktorenanalyse verwendet wurden.

nen, 75%-Varianz), also neue, theoretische Variablen, die die Relationen zwischen den ursprünglichen Parametern erhalten. Durch eine Analyse der Eigenwerte der Faktoren läßt sich deren Varianzanteil abschätzen, also der Teil der Streuung innerhalb der ursprünglichen mehrdimensionalen Punktwolke, die durch einen einzelnen Faktor zu erklären ist. Die Faktorenladungen lassen sich als Vektoren mit gemeinsamem Ursprung in einem mehrdimensionalen (in diesem Fall: vierdimensionalen) Raum betrachten. Eng korrelierte Variablen stehen in einem kleinen Winkel zueinander, senkrecht aufeinanderstehende Vektoren sind unkorreliert. Bei der zweidimensionalen Projektion dieses Raumes ist die Länge der Vektoren nur dann ein Maß für die Korrelation, wenn sie sich in der Projektionsebene befindet. Ein kurzer Vektor kann also eine hohe Faktorenladung für eine andere, im zweidimensionalen Diagramm nicht erfaßte Dimension besitzen. Um möglichst viele Faktorenladungen so nah wie möglich an die Achsen des Koordinatenkreuzes, die Faktoren (bzw. in eine Projektionsebene) zu bringen, wurden die Faktoren orthogonal rotiert. Die Winkel zwischen den gedrehten Faktoren bleiben dabei erhalten, diese sind weiter unkorreliert.

Abschließend wurden die Positionen der Fälle (also der einzelnen Versuche) im Faktorenraum in einem weiteren mehrdimensionalen Ergebnisplot dargestellt.

Die Vorbereitung der Daten für die Faktorenanalyse und die gewählten Extraktions- und Transformationsmethoden entsprechen den Empfehlungen von FLURY & RIEDWYL (1983) und LEGENDRE & LEGENDRE (1983) und sind dort ausführlich erläutert. Hier finden sich auch nähere Informationen zur Interpretation der Ergebnisse.

### ***Auswertung Reizung***

Die ungeglätteten Aktivitäts- und Respirationen sämtlicher 110 Einzelreizungen wurden zunächst auf eine Zeit standardisiert ( $t_0$  = Zeitpunkt der Reizauslösung) und anschließend in vier Phasen a 30 Minuten eingeteilt:

- Phase 0, 30 min vor der Reizgabe
- Phase A, die Zeit während der Reizung
- Phase B, die halbe Stunde nach dem Ende der Reizung (da einige Stimulierungen geringfügig länger als 30 min dauerten, fiel in diese Periode in jedem Fall das Ausschalten des Lichts bzw. die Entfernung des chemischen Reizes)
- Phase C, eine weitere halbe Stunde im Anschluß an Phase B (um eine Erholung oder eine längerfristige Auswirkung der Reizung feststellen zu können).

Von dieser Einteilung wurde nur für den Versuch Boreo Ac und für eine Lichtreizung (L0.5) im Versuch Pogo B abgewichen. Bei ersterem betrug die Reizzeit, wie oben

erwähnt nur ca. 20 min, die vier Phasen umfaßten daher auch nur 20 min. Bei letzterem dauerte die Lichtreizung 100 min, auch hier wurden die Phasen auf 90 min angepaßt.

Um zu überprüfen, ob die Tiere signifikant ( $p \leq 0.05$ ) auf die Reizgabe reagierten, wurden die Respiration- und Aktivitätsdaten in den verschiedenen Phasen mit Hilfe einer Meßwiederholungs-Varianzanalyse ausgewertet (ANOVA, *Analysis of Variance*). Ergab der globale Test signifikante Unterschiede zwischen den Phasen, wurden die einzelnen Phasen-Mittelwerte mit post-hoc Tests (Fishers PLSD) paarweise miteinander verglichen.

Als signifikante Reaktion eines Fisches auf einen Reiz wurde gewertet, wenn der Mittelwert der Phase A und/oder der Phase B signifikant **größer** als der der Phase 0 war. Phase B wurde mitberücksichtigt, weil es für die Abgrenzung der Wahrnehmungsfähigkeit keine Rolle spielt, ob ein Tier auf das Ein- oder das Ausschalten des Lichtes reagiert. Bei der chemischen Reizung wurde auf einen Artefakt durch das Auspumpen des Kammerwassers und eine evtl. damit verbundene Temperaturveränderung geprüft; dieser Effekt scheint jedoch unerheblich zu sein. Die Ergebnisse wurden getrennt für Aktivität und Respiration angegeben, eine Reaktion wurde aber auch dann als signifikant bezeichnet, wenn nur für einen der beiden Parameter die oben genannten Bedingungen erfüllt waren.

Schließlich wurde versucht, Schwellenwerte für jeden Reiztyp und jede Fischart festzustellen. Für alle signifikanten Reaktionen wurden die Mittel- und Maximalwerte der Phasen 0 und A (bzw. B) näher betrachtet. Es wurde auf Korrelationen zwischen der Reaktion (also der Erhöhung der Respiration oder der Aktivität) und der Reizintensität, der Zeit zwischen zwei Stimuli und der Dauer der Reizung geprüft, und zwar jeweils getrennt nach Hemisphäre, Art und Individuum.

Die Abb. 2.5 faßt die wesentlichen Schritte der Datenaufbereitung und -auswertung zusammen.

## 2.4 Verhaltensbeobachtung und Fütterungsversuche

### *Aufnahme und Analyse von Bewegungsabläufen*

Um typische Bewegungsabläufe und Verhaltensweisen aufzeigen, gegeneinander abgrenzen und interpretieren zu können, wurden ausgewählte arktische und antarktische Fischarten im Aquarium gefilmt. Die Versuche wurden in separaten 30-90 l-Glasaquarien durchgeführt. Die Fische wurden in die durchflußgekühlten (Feldversuche) bzw. im Kühlraum aufgestellten (Labor Kiel) Aquarien überführt. Die Becken waren möglichst naturnah eingerichtet, also zB. mit feinem Kies und zusätzlich mit bewachsenen Steinen

**Tab. 2.4:** Verhaltensbeobachtungen und Fütterungsversuche: Verwendete Fischarten und Art und Anzahl der Beobachtungen.

Art	Beobachtung	Anzahl
<i>Boreogadussaida</i>	Nahrungsaufnahme, Aggression	29
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	Nahrungsaufnahme	4
<i>Arteidraco</i> sp.	Nahrungsaufnahme, Aggression	5
<i>Histiodraco velifer</i>	Nahrungsaufnahme	4
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	Nahrungsaufnahme, Aggression, Rotation	16
<i>Pogonophryne</i> sp.	Nahrungsaufnahme, Barbelbewegung, Aggression, Fortbewegung, Langzeitbeobachtung	9

(für die im Flachen gefangenen Fische in McMurdo) oder mit Laminarien (Ny-Ålesund). Die Tiere konnten sich vor Versuchsbeginn mehrere Stunden an diese Umgebung gewöhnen. Die Fütterung erfolgte in Ny-Ålesund mit lebenden Krebsen aus dem Kongsfjord (*Sabinea* sp., *Themisto* sp. und *Calanus* sp.), in McMurdo mit Filet anderer antarktischer Fische und in Kiel mit Fischfilet, Nordmeerkrabben und versuchsweise mit antarktischen Amphipoden (*Epimeria* sp.). Unmittelbar vor Beginn der Fütterung wurde der Durchfluß abgestellt oder stark reduziert und das Becken beleuchtet.

Für die Aufzeichnung wurde eine hochauflösende S-VHS-Videokamera mit einstellbarer Verschußzeit (Panasonic WV-F15HSE, Verschußzeit 1/50-1/500 s), verschiedene Varioobjektive 80-210 mm und ein abblend- und fokussierbares 150 W-Halogen-Videolicht verwendet. Die kurze Verschußzeit ermöglichte eine ausreichende Auflösung bei Zerlegung der Videosequenzen in Einzelbilder. Gefilmt wurde frontal oder von oben, die Tiefenschärfe betrug maximal 4 cm. Die Versuchstiere wurden gefüttert und das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme, z.B. Entfernungen bei der Nahrungswahrnehmung, Ausrichtung auf die Beute und Annäherungsgeschwindigkeiten, bestimmt. Ferner wurden besondere Verhaltensweisen wie Aggressivität oder Fluchtverhalten registriert.

Wahrnehmungsentfernungen und Reaktionsgeschwindigkeiten wurden grafisch bestimmt. Hierfür wurden die relevanten Videoabschnitte zunächst mit einem *time code* versehen (Time Code Generator Axon AVG-90), also jedes einzelne Bild numeriert. Mit Hilfe eines Videorecorders, der Halbbilder auflösen und ansteuern kann (Sony SVO-9500MDP mit Schrittsteuerung SVRM-100), eines Gerätes zum Auslesen des *time codes* (Time Code Inserter Axon AVI-90) und eines Digitalisiertablets wurden anschließend einzelne Videobilder digitalisiert. Der zeitliche Abstand zweier Halbbilder betrug 20 ms (bei 25 Vollbildern s<sup>-1</sup>). Entfernungen wurden von zuvor aufgezeichneten Maßstäben und von Dimensionen verschiedener Gegenstände im Aquarium rückgerechnet. In Tab. 2.4 sind die für die Verhaltensbeobachtungen verwendeten Fischarten aufgeführt.

***Langzeitbeobachtungen von Pogonophryne sp.***

Die Langzeitbeobachtungen erfolgten jeweils in den Hälterungsbecken und mit der für die Aktivitätsmessung im Respirometer beschriebenen Videoanlage. Zur Beleuchtung diente bei kleinen Aquarien eine Infrarot-Leuchtdiodenkette, bei größeren Becken eine schwache Rotlichtlampe. Auch die Auswertung erfolgte analog zu den Respirometerversuchen, allerdings bei geringerem Zeitraffer (Faktor 4-8). Jede Bewegung (Kiemendeckelbewegungen nur über einen kurzen Zeitraum) wurde registriert und in drei Kategorien eingeteilt:

1. minimale Bewegung einzelner Körperteile (z.B. einer Flosse)
2. Bewegung eines größeren Teils des Tieres, jedoch ohne Ortsveränderung
3. heftige Bewegung mit Ortsveränderung.

Bei der Auswertung der Respirometerversuche wurden dagegen nur Bewegungen der dritten Kategorie ausgewertet (s. o.).

### 3. Ergebnisse

In diesem Abschnitt wird zunächst auf die Aktivität der untersuchten Fische im Respirometer eingegangen, anschließend werden die verschiedenen ermittelten Stoffwechselraten (Standard-, Routine- und maximaler Stoffwechsel) vorgestellt und miteinander verglichen. Es folgt die statistische Analyse der gefundenen Werte und die Bestimmung der zur Erklärung dieser Sachverhalte geeigneten Faktoren. In einem vierten Teil werden die Ergebnisse der Reizungs-Experimente präsentiert. Der Verlauf jedes einzelnen Versuchs, also Respiration und Aktivität gegen die Laufzeit, Zeitpunkt, Abfolge und Dauer der Reizungen usw., ist als Übersicht im Anhang wiedergegeben. Im letzten Teil dieses Kapitels sind die verschiedenen Verhaltensbeobachtungen und die Ergebnisse der Fütterungsversuche beschrieben.

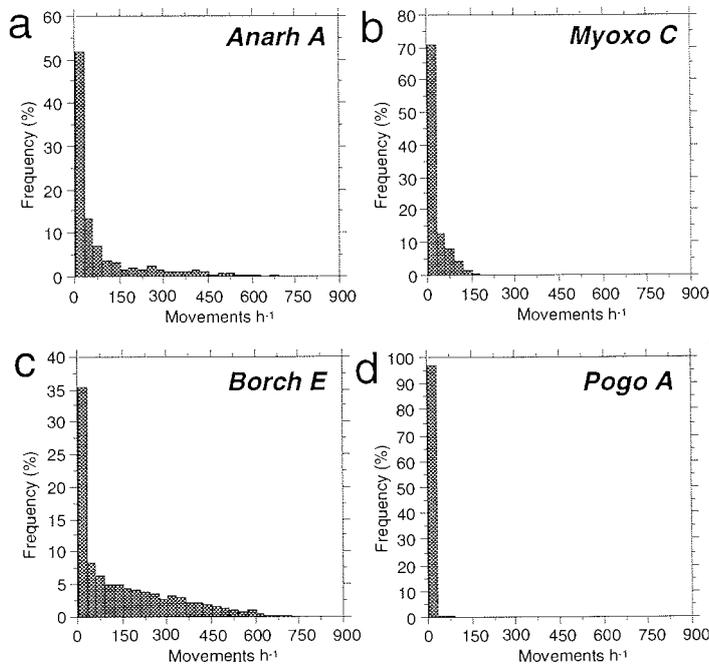
#### 3.1 Aktivität

##### *Bewegungshäufigkeit*

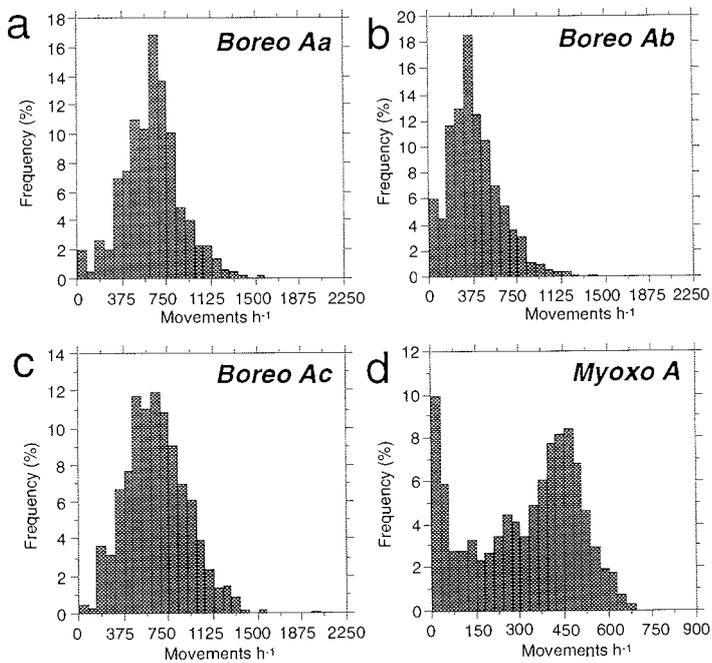
Über insgesamt knapp 1568 Stunden wurde die Aktivität der im Respirometer gehaltenen Fische per Videoaufzeichnung überwacht. Dies entspricht ca. 65% der Gesamt-Versuchsdauer. Aufgrund der Auswertung der Videos wurden 82631 Einzelbewegungen registriert. Zur Beschreibung der Aktivitätsmuster wurde zunächst eine Verteilung der Bewegungen in 2 min-Intervallen erstellt. Abb. 3.1 zeigt eine Auswahl der gefundenen Verteilungen. Es zeigte sich bei fast allen Versuchen eine klare negative Binomialverteilung (mit einer Varianz deutlich größer als der Mittelwert). Jeweils 35% (*Pagothenia borchgrevinki* E) bis 98% (*Pogonophryne* sp. A) aller 2 min-Intervalle enthielten keine Bewegungen. Ein abweichendes Bild war nur für zwei Individuen der arktischen Arten festzustellen (Abb. 3.2): Die Anzahl Bewegungen pro Klasse war bei *Boreogadus saida* in jedem Experiment normalverteilt, bei dem aktivsten *Myoxocephalus scorpius* (Myoxo A) war die negative Binomial- von einer Normalverteilung überlagert. Die mittlere Bewegungshäufigkeit variierte zwischen 2.7 (Pogo A, hochgerechnet vom 2 min-Intervall) und 611 Bewegungen pro Stunde (Boreo Ac), die maximale Anzahl betrug 240 (Pogo B) bis 1950 (Boreo Ac) (Abb. 3.3, Tab 3.1). Die maximalen und die mittleren Bewegungshäufigkeiten sind nicht so eng miteinander korreliert, wie der bloße Vergleich der Extremwerte vermuten ließe. Das Verhältnis zwischen mittlerer und maximaler Bewegungshäufigkeit (*move quot*) ist bei den aktivsten Individuen sehr gering, bei

**Tab. 3.1:** Aktivitätsanalysen: Zusammenfassung. Angegeben sind die mittlere und maximale Bewegungshäufigkeit pro Stunde, die mittlere und maximale Dauer der Perioden ohne signifikante Bewegung sowie jeweils die Varianz auf die Mittelwerte, der Quotient zwischen Maximum und Mittelwert und die Anzahl verwendeter Meßpunkte (n, 2 min-Intervalle bzw. Bewegungen). Die Angaben für *B. saida* wurden korrigiert (s. Kap. 2), für *P. borchgrevinki* B wurde keine Videoaufzeichnung durchgeführt (n.d.), für den Versuch Borch F wurde der Gesamtversuch (F) und der für die weiteren Analysen verwendete Abschnitt getrennt angegeben (F\*, s. Kap. 2).

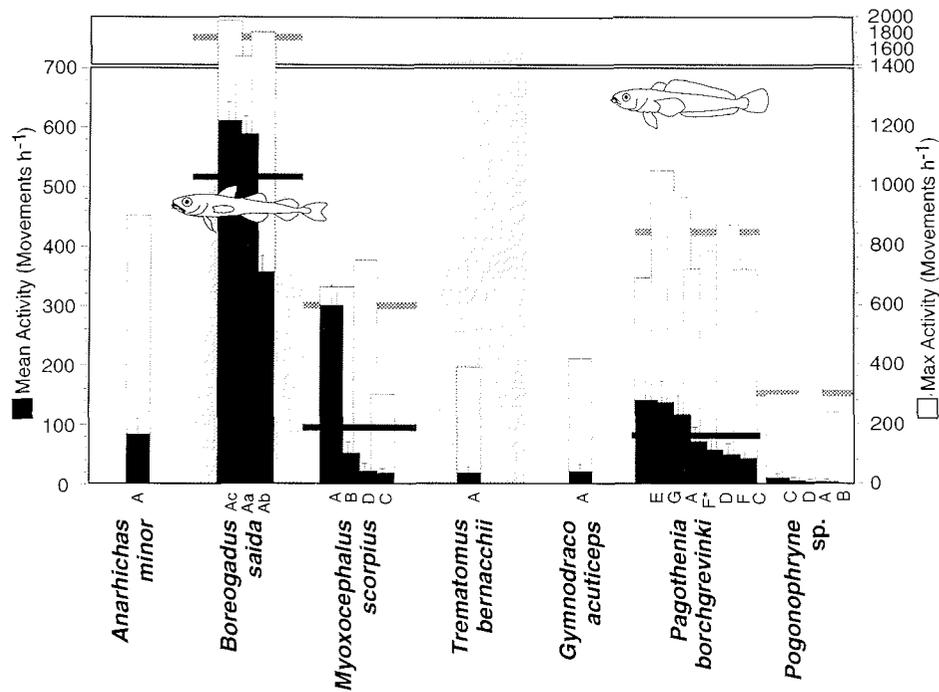
Art	Versuch	Bewegungshäufigkeit h <sup>-1</sup>					Pausenlänge				
		n (Interv.)	Mittelw.	Max.	Std.Abw.	Quotient max/mean	n (Beweg.)	Mittelw. (mm:ss)	Max. (hh:mm:ss)	Std.Abw. (mm:ss)	Quotient max/mean
<i>A. minor</i>	Anarh A	1478	82.4	900	25.98	10.9	2201	0:39	0:50:48	2:51	77
<i>B. saida</i>	Boreo Aa	445	589.1	1500	27.83	2.6	3495	0:06	0:02:16	0:17	22
<i>B. saida</i>	Boreo Ab	2233	356.0	1800	25.73	5.1	10595	0:10	0:05:19	0:34	32
<i>B. saida</i>	Boreo Ac	1186	610.7	1950	29.71	3.2	9654	0:05	0:01:51	0:15	19
<i>M. scorpius</i>	Myoxo A	672	299.5	660	33.09	2.2	6710	0:12	0:15:06	0:30	75
<i>M. scorpius</i>	Myoxo B	2985	51.6	660	16.88	12.8	5131	1:09	0:47:54	2:47	41
<i>M. scorpius</i>	Myoxo C	1560	17.4	300	6.23	17.2	908	3:25	1:07:50	6:35	20
<i>M. scorpius</i>	Myoxo D	1569	21.1	750	11.46	35.5	1106	2:50	0:52:34	6:35	19
<i>T. bernacchii</i>	Bernac A	1421	17.3	390	8.96	22.5	827	3:26	5:04:01	16:09	88
<i>G. acuticeps</i>	Gymno A	421	20.4	420	10.56	20.6	287	2:55	5:20:36	20:15	110
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch A	1584	116.0	960	30.27	8.3	6124	0:30	0:40:06	1:44	79
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch C	1800	43.0	720	19.52	16.8	2582	1:23	2:34:19	6:49	111
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch D	3818	57.5	780	21.50	13.6	7324	1:02	3:55:03	6:19	226
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch E	1376	140.1	690	29.85	4.9	6426	0:25	0:25:18	1:20	59
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch F*	1038	70.6	720	23.04	10.2	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch F	4357	49.1	870	16.96	17.7	7131	1:13	4:33:48	5:04	224
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch G	1825	136.3	1050	34.12	7.7	8305	0:26	0:39:44	1:25	91
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo A	4561	2.7	360	3.50	134.8	519	21:32	22:04:18	103:09	61
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo B	5590	2.8	240	2.99	87.0	1358	6:13	3:57:44	18:04	38
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo C	4231	9.6	300	5.39	31.3	493	12:42	9:12:36	48:06	43
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo D	3229	4.6	300	4.19	65.8	407	22:24	19:25:06	102:20	52



**Abb. 3.1:** Aktivitätsanalysen: Beispiele für typische, negativ-binomiale Häufigkeitsverteilungen der in 2 min-Klassen eingeteilten Bewegungen. **a.** *Anarhichas minor* (Anarh A), **b.** *Myoxocephalus scorpius* (Myoxo C), **c.** *Pagothenia borchgrevinki* (Borch E), **d.** *Pogonophryne* sp. (Pogo A).



**Abb. 3.2:** Aktivitätsanalysen: Ausnahmen von der typischen, negativen Binomialverteilung der in 2 min-Klassen eingeteilten Bewegungen. **a-c.** *Boreogadus saida* (Boreo Aa-c), **b.** *Myoxocephalus scorpius* (Myoxo A). Die Werte für *B. saida* wurden mit 2.5 multipliziert, um sie mit den Werten für die anderen Versuche vergleichbar zu machen (s. Kap. 2).



**Abb. 3.3:** Aktivitätsanalysen: Mittlere (schwarze Balken mit Standardabweichung, linke Skala) und maximale Bewegungshäufigkeit (weiße Balken, rechte Skala) für jeden Versuch (basierend auf 2 min-Klassen und auf eine Stunde hochgerechnet). Graue und schwarze Linien geben die Mittelwerte für Arten mit mehreren Versuchen an. Die Werte für *B. saida* wurden mit 2.5 multipliziert, um sie mit den Werten für die anderen Versuche vergleichbar zu machen (s. Kap. 2), für den Versuch Borch F wurde der Gesamtversuch (F) als auch der für die weiteren Analysen verwendete Abschnitt getrennt angegeben (F\*, s. Kap. 2).

den passiven dagegen hoch: Der Quotient beträgt bei *B. saida* zwischen 2.6 und 5.1, bei *M. scorpius* A nur 2.2, das Tier mit der geringsten mittleren Bewegungshäufigkeit (*Pogonophryne* sp. A) war dagegen zu einer Steigerung der Aktivität um das 135fache fähig.

Die aktivsten Vertreter der Arktis und der Antarktis waren - wie erwartet - solche mit cryopelagischer Lebensweise (*B. saida* und *P. borchgrevinki*), die passivsten die Benthaltbewohner. Von diesem generellen Muster gab es eine bemerkenswerte Ausnahme: Das Individuum mit der zweithöchsten mittleren Aktivität war ein benthischer Seeskorpion (*Myoxo* A), zugleich das schwerste untersuchte Tier. Der Vergleich zwischen den gleichen Lebensformen beider Hemisphären zeigt, daß die mittlere Bewegungshäufigkeit bei *B. saida* fast sechsmal höher ist als bei *P. borchgrevinki*, die Maxima sich jedoch nur um den Faktor 2 unterscheiden. Die Mittelwerte für *M. scorpius* liegen im Bereich

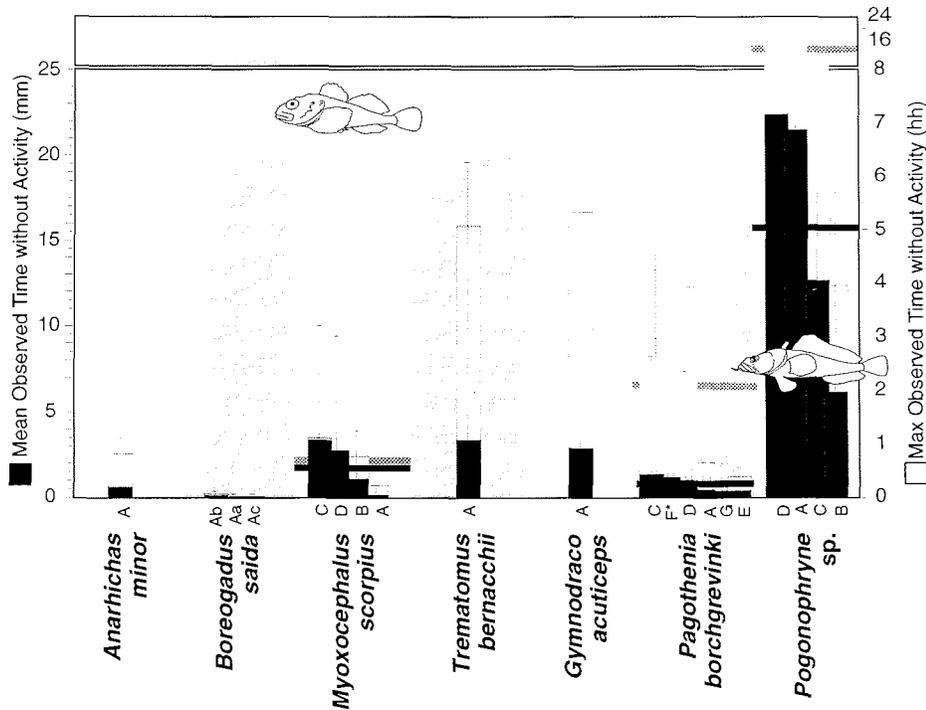


Abb. 3.4: Aktivitätsanalysen: Mittlere (schwarze Balken mit Standardabweichung, linke Skala) und maximale Dauer der Perioden ohne erfasste Bewegung (weiße Balken, rechte Skala) für jeden Versuch. Graue und schwarze Linien geben die Mittelwerte für Arten mit mehreren Versuchen an. Die Werte für *B. saida* wurden durch 2.5 dividiert, um sie mit den Werten für die anderen Versuche vergleichbar zu machen, für den Versuch *P. borchgrevinki* F wurden die Werte des Gesamtversuchs angegeben (s. Kap. 2).

der für die antarktischen *Trematomus bernacchii* und *Gymnodraco acuticeps* ermittelten, während *Pogonophryne* sp. noch deutlich träger ist.

### Phasen ohne Bewegung

Eine zweite Möglichkeit der Beschreibung der Aktivität ist die Analyse der Zeit zwischen zwei Bewegungen. Dies ist möglich durch die exakte Zuordnung der Versuchslaufzeit zu jeder einzelnen Bewegung (s. Kap. 2). Während diese Pausen bei dem pelagischen Dauerschwimmer *Boreogadus saida* erwartungsgemäß sehr kurz waren - im Mittel zwischen 6 und 10 s, maximal von knapp zwei bis gut fünf Minuten für die verschiedenen Versuchsabschnitte -, bewegten sich Vertreter der antarktischen Gattung *Pogonophryne* bis zu 22 Stunden nicht (Mittelwert der Pausenlänge 6.25 bis 22.5 min,

Tab. 3.1). Es ist jedoch zu beachten, daß nur Bewegungen registriert wurden, die den größten Teil des Körpers umfaßten. Es kann also nicht abgeleitet werden, daß das Tier 22 h lang völlig regungslos verharrte. Abb. 3.4 zeigt analog zu Abb. 3.3 die mittleren und maximalen Pausenlängen für jeden Versuch und die Mittelwerte für die Arten mit mehreren Versuchstieren. Der Vergleich der Arten zeigt ein der Bewegungshäufigkeit weitgehend entsprechendes Bild: Die kürzeste mittlere Dauer von Phasen ohne Bewegung wiesen die beiden cryopelagischen Arten und *Anarhichas minor* auf, die Mittelwerte für *M. scorpius*, *T. bernacchii* und *G. acuticeps* liegen auf ähnlichem Niveau. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch zwischen den Vertretern beider Hemisphären: Alle vier antarktischen Arten weisen einen deutlich höheren Wert für die maximale Pausenlänge auf als die drei arktischen. Letztere haben folglich ein gleichmäßigeres Bewegungsmuster. Auch für die Dauer der Pausen wurde ein Quotient errechnet (maximale durch mittlere Pausenlänge, *pause quot*), der jedoch keine Abhängigkeit von der Aktivität zeigt wie der Quotient aus mittlerer und maximaler Bewegungshäufigkeit. Hier weisen - abgesehen von den erwähnten Unterschieden zwischen Arktis- und Antarktischen - die Tiere am oberen und am unteren Ende einer Aktivitätsreihe die geringsten Faktoren auf (Boreo Ac und Myoxo D: 19), während für Individuen mit mittlerer Aktivität die höchsten Quotienten berechnet wurden (Borch D und Borch F: ca. 225).

## 3.2 Respiration

### *Errechneter Standardstoffwechsel*

Für die Errechnung des Standard-Sauerstoffverbrauchs (cSOC) war es zunächst notwendig, für jeden einzelnen der 21 Versuche eine Regressionsgerade zwischen der Aktivität und der Respiration zu bestimmen. Alternative Kurvenanpassungen (für nichtlineare Beziehungen) wurden getestet, erbrachten jedoch fast ausnahmslos eine schlechtere Regression. Für alle Korrelationen wurden knapp 34500 Wertepaare verwendet. Abb. 3.5 zeigt eine Auswahl der Ergebnisplots, in Tab. 3.2 sind alle charakterisierenden Werte angegeben. Der Bestimmtheitskoeffizient ist z.T. mäßig, insbesondere bei Versuchen mit einer geringen Variation der Bewegungshäufigkeit (wie z.B. in Abb. 3.5 h). Trotzdem sind alle gefundenen Ordinatenabschnitte und Steigungen wegen des sehr großen Stichprobenumfangs (n) hochsignifikant ( $p \leq 0.0001$ ). Die berechneten relativen (auf eine Gewichtseinheit bezogenen) Ruhe-Sauerstoffverbräuche liegen zwischen  $8 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für eine *Pogonophryne* sp. und  $68 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für den aktivsten *Myoxocephalus scorpius* (Myoxo A). Die Mittelwerte für die drei Arten mit mehr als einem untersuchten Individuum betragen  $34 \pm 23 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für *M. scorpius* (bei einem Frischgewicht von  $80 \pm 64 \text{ g}$ , mittlere Temperatur  $2.0$  bis  $2.8^\circ\text{C}$ ),  $38 \pm 10 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für *P. borchgrevinki* (WW  $73 \pm 33 \text{ g}$ , mittl. Temp.  $-0.3$  bis  $0.7^\circ\text{C}$ ) bzw.  $10 \pm 3 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für *Pogonophryne* sp. (WW  $66 \pm 45 \text{ g}$ , mittl. Temp.  $0.9$  bis  $1.3^\circ\text{C}$ ). Bei

**Tab. 3.2:** Berechneter relativer Standardstoffwechsel (cSOC) und individueller Sauerstoffverbrauch pro Bewegung (m, Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration). Angegeben sind ferner die Grenzen des 95%-Konfidenzintervalles (ob.: obere; unt.: untere Grenze), die Anzahl Messpunkte (n), die für die Regressionen verwendet wurden und der korrigierte Korrelationskoeffizient ( $R^2$ ). Die Werte für *B. saida* wurden korrigiert, um sie vergleichbar zu machen; die Angaben für *P. borchgrevinki* F\* enthalten nur einen Teil des Gesamtversuches Borch F (s. Kap. 2).

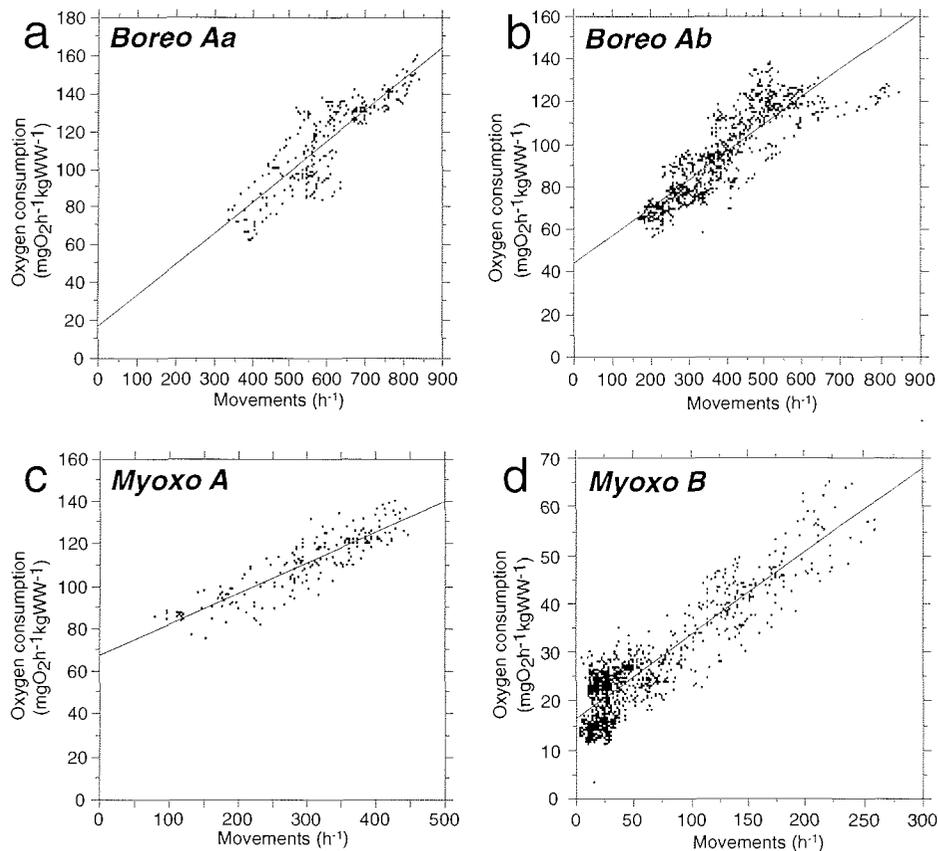
Art	Versuch	Ruhestoffwechsel cSOC			Steigung			n	korr. $R^2$
		cSOC ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{kgWW}^{-1}$ )	95%ob.	95%unt.	m	95%ob.	95%unt.		
<i>A. minor</i>	Anarh A	35.3	34.5	36.1	0.08	0.07	0.09	575	0.388
<i>B. saida</i>	Boreo Aa	17.2	10.3	24.0	0.16	0.15	0.18	296	0.734
<i>B. saida</i>	Boreo Ab	44.6	42.5	46.7	0.13	0.13	0.14	914	0.732
<i>B. saida</i>	Boreo Ac	47.4	42.7	52.2	0.10	0.09	0.11	852	0.433
<i>M. scorpius</i>	Myoxo A	68.2	64.9	71.5	0.14	0.13	0.16	199	0.784
<i>M. scorpius</i>	Myoxo B	16.3	15.9	16.7	0.17	0.17	0.18	1186	0.788
<i>M. scorpius</i>	Myoxo C	25.0	24.6	25.4	0.10	0.08	0.12	627	0.138
<i>M. scorpius</i>	Myoxo D	25.4	25.2	25.6	0.10	0.10	0.11	610	0.557
<i>T. bernacchii</i>	Bernac A	12.5	12.3	12.7	0.17	0.16	0.17	1246	0.691
<i>G. acuticeps</i>	Gymno A	34.4	33.9	34.9	0.17	0.16	0.18	399	0.718
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch A	52.7	51.2	54.1	0.25	0.24	0.26	950	0.710
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch C	33.4	33.1	33.8	0.12	0.12	0.13	1780	0.612
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch D	35.7	35.5	36.0	0.12	0.12	0.12	3569	0.601
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch E	36.7	33.4	40.0	0.44	0.42	0.46	1358	0.556
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch F*	46.4	45.0	47.8	0.21	0.19	0.22	958	0.425
<i>P. borchgrevinki</i>	Borch G	25.9	25.1	26.7	0.16	0.15	0.16	1815	0.738
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo A	11.7	11.6	11.7	0.05	0.04	0.06	4441	0.028
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo B	8.5	8.4	8.6	0.28	0.27	0.29	5281	0.360
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo C	8.1	8.0	8.2	0.20	0.20	0.21	4224	0.431
<i>Pogonophryne</i> sp.	Pogo D	13.5	13.4	13.6	0.12	0.11	0.13	3199	0.264

Versuchen, in denen keine längeren Phasen ohne Spontanaktivität auftraten (z.B. bei *B. saida*), ist diese optimierte Methode der SOC-Bestimmung die einzige Möglichkeit einer Ermittlung des echten Ruhestoffwechsels. Da jedoch Werte für geringe Aktivitäten fehlen, ist das Vertrauensintervall für den Ordinatenabschnitt (cSOC) verhältnismäßig groß.

Aus der Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration läßt sich der Sauerstoffbedarf für eine einzelne Bewegung entnehmen (*slope a/r*). Der relative Bedarf betrug zwischen 0.05 (Pogo A) und 0.44  $\text{mg O}_2 \text{kgWW}^{-1} \text{Bewegung}^{-1}$  (Borch E), der mittlere Verbrauch pro einzelner Bewegung  $0.13 \pm 0.03$  (*M. scorpius*),  $0.22 \pm 0.12$  (*P. borchgrevinki*) bzw.  $0.16 \pm 0.10$   $\text{mg O}_2 \text{kgWW}^{-1}$  (*Pogonophryne* sp.). Eine Korrelation mit der Aktivität oder der Lebensweise der Fische ließ sich nicht feststellen.

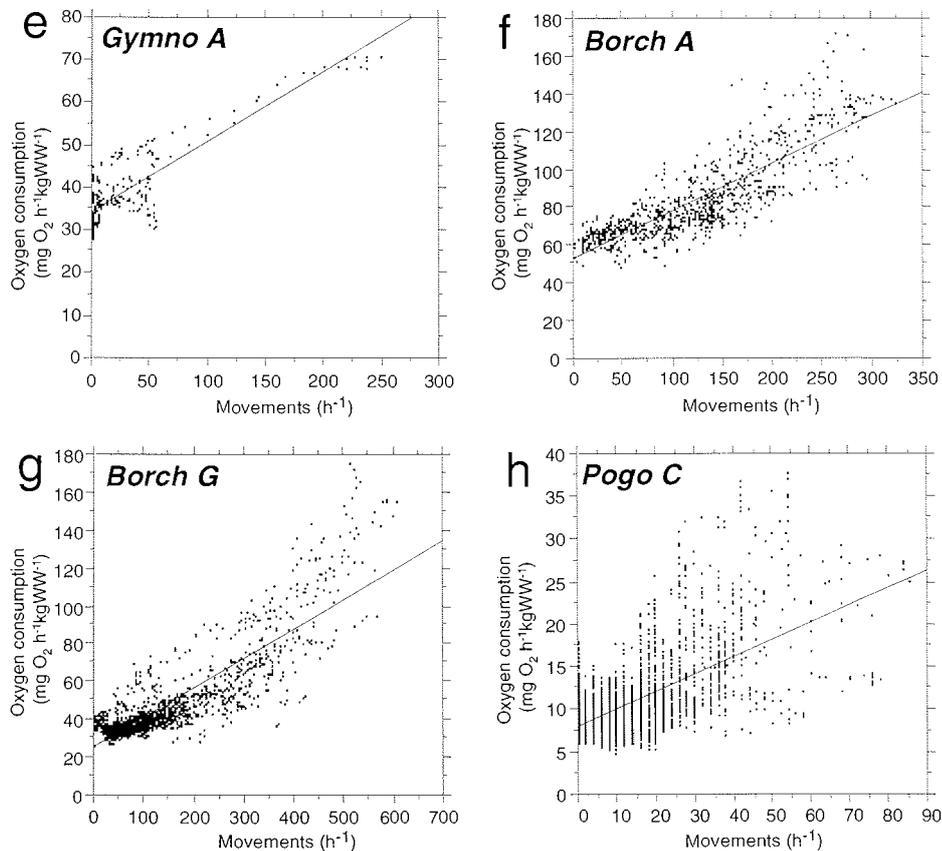
### Gewichtsabhängigkeit

Für *M. scorpius*, *P. borchgrevinki* und *Pogonophryne* sp. wurde der absolute Standardstoffwechsel (in  $\text{mg O}_2 \text{h}^{-1}$ ) in Beziehung zum Gewicht des Fisches gesetzt (Abb. 3.6).



**Abb. 3.5:** Berechneter Standardstoffwechsel: Beispielhafte Korrelationen zwischen Aktivität (Bewegungen pro Stunde) und Respiration (Sauerstoffverbrauch in  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Feuchtwicht}^{-1}$ ). Die Rohdaten wurden über 15 (antarktische Fische), 24 (Boreo A) oder 12 Werte geglättet (*Myoxocephalus scorpius* und *Anarhichas minor*) und synchronisiert (s. Kap. 2). Arktische Versuchstiere: **a.** *Boreogadus saida* (Boreo Aa), **b.** *B. saida* (Boreo Ab), **c.** *Myoxocephalus scorpius* (Myoxo A), **d.** *M. scorpius* (Myoxo B).

Die Bestimmtheitsmaße der berechneten allometrischen Beziehungen deuten auf eine gute bis ausgezeichnete Anpassung hin: knapp 80% bis 100% der Varianz der absoluten Respiration wird durch das Frischgewicht erklärt. Wie in Kap. 2 erläutert, gibt der Wert des Exponenten  $b$  die Gewichtsabhängigkeit des relativen Ruhesauerstoffverbrauchs an. Im vorliegenden Fall nimmt bei *M. scorpius* der relative Verbrauch deutlich mit dem Gewicht zu ( $b = 1.87$ ), während er bei *P. borchgrevinki* nur leicht zu- und bei *Pogonophryne* sp. leicht abnimmt. Ein Individuum mit einem Standard-Feuchtwicht von 50 bzw. 100 g hätte demnach eine cSOC von 1.1 bzw. 4.2  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$  (*M. scorpius*), von 1.8 bzw. 3.9  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$  (*P. borchgrevinki*) oder von 0.5 bzw. 1.0  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$  (*Pogonophryne* sp.).

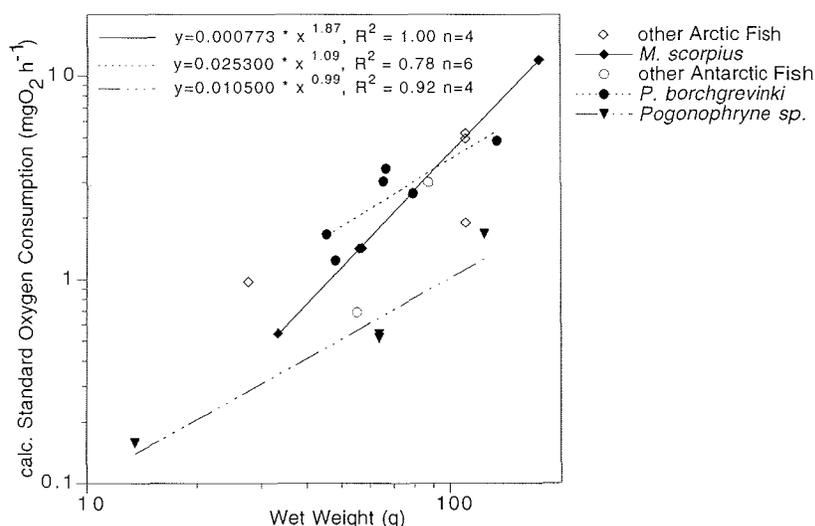


**Abb. 3.5 (Forts.):** Berechneter Standardstoffwechsel. Legende siehe vorige Seite. Antarktische Versuchstiere. **a.** *Gymnodraco acuticeps* (Gymno A), **b.** *Pagothenia borchgrevinki* (Borch A), **c.** *P. borchgrevinki* (Borch D), **d.** *Pogonophryne* sp. (Pogo B).

Auch der absolute Sauerstoffbedarf für eine einzelne Bewegung wurde hinsichtlich einer Abhängigkeit vom Frischgewicht des Fisches geprüft (Abb. 3.7). Die positive Korrelation ist für *M. scorpius* gut, für *Pogonophryne* sp. mäßig, für *P. borchgrevinki* liegt das Bestimmtheitsmaß unter 0.25.

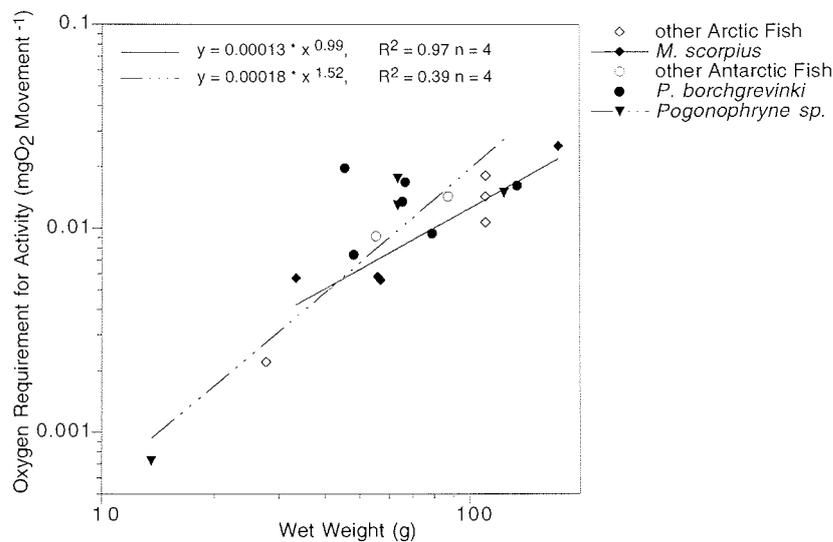
#### **Gemessener Standard-, Routine- und Aktivitätsstoffwechsel**

Durch die Videoüberwachung der Versuchstiere während des größten Teils eines Respiationsversuchs ließen sich die Phasen maximaler und minimaler Aktivität abgrenzen und die mittleren Stoffwechselraten für diese Perioden (AOC bzw. mSOC) bestimmen.



**Abb. 3.6:** Berechneter absoluter Standardstoffwechsel vs. Frischgewicht, getrennt nach Fischart. Auf die Darstellung des Konfidenzintervalls wurde verzichtet, da dessen Grenzen in fast allen Fällen innerhalb des Durchmessers der Punkte lagen. Man beachte die logarithmische Achsendarstellung. Arten, für die nur ein Versuch vorlag, wurden nach Hemisphäre zusammengefaßt.

Sie wurden anschließend mit dem berechneten Standard-Sauerstoffverbrauch und dem Routinestoffwechsel (ROC), der alle Meßwerte ohne Rücksicht auf die Bewegungshäufigkeit umfaßt, in Beziehung gesetzt. Abb. 3.8 zeigt die Verteilung der Respirationsraten innerhalb der verschiedenen Phasen. Die direkt ermittelten relativen Ruhe-Sauerstoffverbräuche (mSOC) entsprechen den errechneten Raten (cSOC) sehr gut bei trägen Individuen (z.B. *Pogonophryne sp.*, *P. borchgrevinki* C und D, *M. scorpius* B-D), während sie bei aktiven Vertretern erwartungsgemäß bis zum 4.6fachen divergieren (z.B. Boreo Aa, Borch E). Zu beachten ist jedoch die sehr unterschiedliche Anzahl von Meßpunkten, die für die Mittelwertbestimmung verwendet werden konnte: Sie ist für mSOC deutlich geringer als für cSOC, entsprechend geringer ist die Zuverlässigkeit der direkten Methode. Der Routinestoffwechsel liegt bei den aktiven Fischen im Bereich des Stoffwechsels während der Phasen mit maximaler Aktivität (AOC), bei den passiven eher im Bereich des Ruhestoffwechsels (da diese ja über lange Perioden keine Aktivität zeigen). Die Varianz der Werte innerhalb einer Art ist jedoch sehr groß, am deutlichsten ist dies bei *Pogonophryne*: Hier ist bei einzelnen Individuen der Unterschied zwischen Standard- und Aktivitätsstoffwechsel sehr klein (z.B. Borch C), bei anderen dagegen sehr groß (z.B. Borch E). Die Lage des Routinestoffwechsels im Verhältnis zur Ruhe- oder Aktivitätsrate läßt Rückschlüsse auf das Aktivitätsmuster des Fisches während der Untersuchung zu: Ist die Differenz zwischen SOC und ROC gering, hat sich das Tier wenig bewegt (*Myoxo* C,

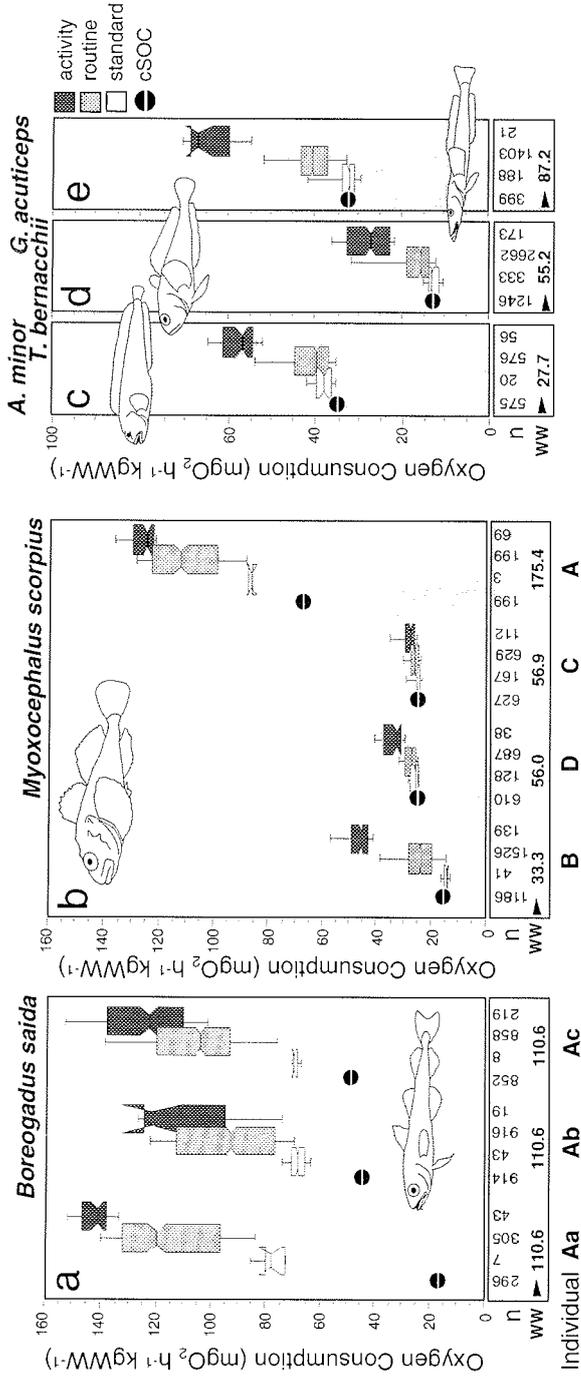


**Abb. 3.7:** Absoluter Sauerstoffbedarf für eine einzelne Bewegung vs. Frischgewicht, getrennt nach Fischart. Auf die Darstellung des Konfidenzintervalls wurde verzichtet, da dessen Grenzen in fast allen Fällen innerhalb des Durchmessers der Punkte lagen. Arten, für die nur ein Versuch vorlag, wurden nach Hemisphäre zusammengefaßt. Man beachte die logarithmische Achsendarstellung. Wegen der geringen Werte für das Bestimmtheitsmaß wurde für *P. borchgrevinki* keine allometrische Beziehung angegeben.

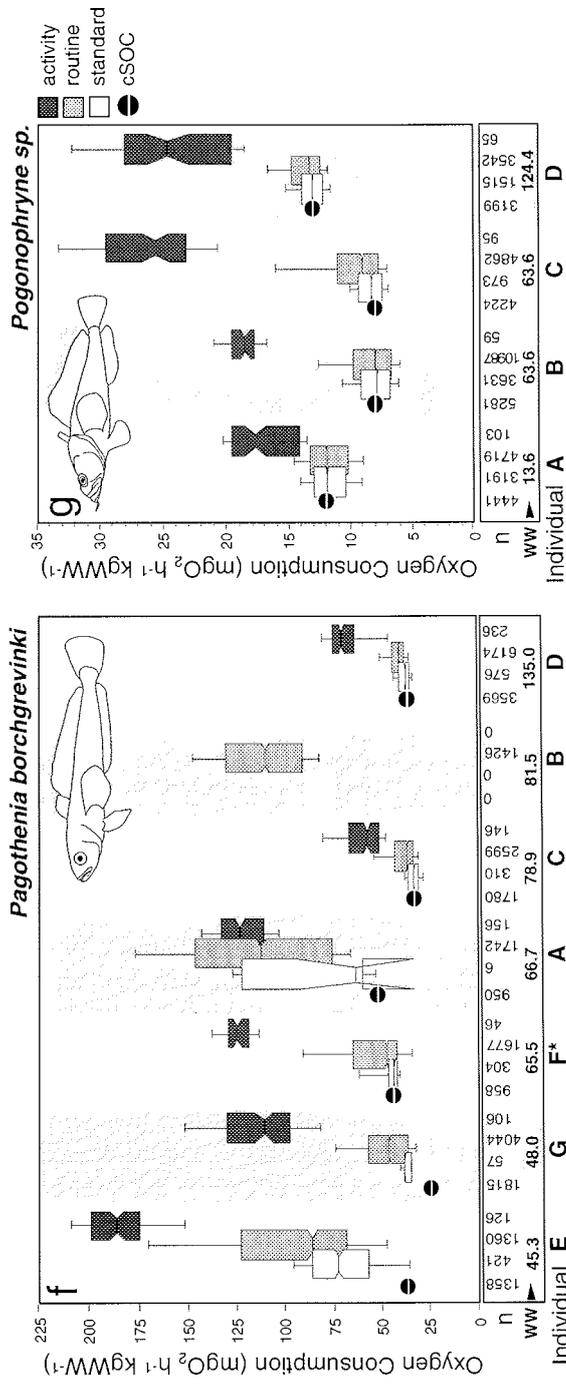
Borch C); ist gleichzeitig die Differenz zwischen AOC und SOC groß, war das Bewegungsmuster heterogen, d.h. es gab kurze Phasen mit hoher Aktivität (Pogo C). Entspricht dagegen der Routine- eher dem Aktivitätsstoffwechsel und sind beide deutlich unterschiedlich von der errechneten Standardrate, war das Individuum aktiv (Myoxo A, Boreo A). Routine- und Aktivitäts-Sauerstoffverbrauch des größten, sehr aktiven *Myoxocephalus* (Myoxo A) liegen bemerkenswerterweise im Bereich der Raten des cryope-lagischen *Boreogadus*. Die aktivste und gleichzeitig kleinste untersuchte *Pagothenia* (Borch E) weist einen um gut 25% höheren relativen AOC ( $185 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$ ) auf als *B. saida* A in der aktivsten Phase.

### Factorial aerobic scope for activity

Der Quotient aus dem Standard-Sauerstoffverbrauch und dem Routine- oder dem Aktivitätsstoffwechsel gibt die Möglichkeit der Stoffwechselsteigerung eines Tieres an, bzw. den Anteil Energie, der für Aktivität zur Verfügung steht. Er wird als *factorial routine scope* bzw. *factorial scope for activity* bezeichnet. In Abb. 3.9 sind die aus den Werten in Abb. 3.8 berechneten Verhältnisse in Relation zur errechneten Standardrate (= 100%) angegeben. Der *routine scope* nimmt Werte zwischen 102% (Pogo A und B) und 670%



**Abb. 3.8:** Vergleich der verschiedenen Stoffwechselraten für jeden einzelnen Versuch. Der berechnete Standardstoffwechsel (cSOC) ist als schwarzer Punkt dargestellt (das 95%-Konfidenzintervall liegt in fast allen Fällen innerhalb des Punkt-Durchmessers, auf die Darstellung wurde daher verzichtet), der direkt ermittelte Standard-Sauerstoffverbrauch (mSOC) als weiße Box, der Routinestoffwechsel (ROC) als hellgraue und der Aktivitätsstoffwechsel (AOC) als dunkelgraue Box. Der gekerbte Boxplot gibt das 10., 25., 50. (den Median), 75. und 90. Perzentil sowie das 95%-Konfidenzintervall für den Median an. Ausreißer wurden nicht dargestellt. Die Individuen sind innerhalb einer Art nach Frischgewicht (WW in g) angeordnet. Angegeben ist ferner die Anzahl der Messpunkte (n), die Rohdaten wurden geglättet. **a.** *Boreogadus saida* (drei Versuche mit einem Individuum), **b.** *Myoxocephalus scorpius*, **c.** *Anarhichas minor*, **d.** *Trematomus bernacchii*, **e.** *Gymnodraco acuticeps*. Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Ordinate.



**Abb. 3.8 (Fortsetzung):** Legende siehe vorige Seite. **f.** *P. borchgrevinkii* (für Borch B wurde keine Aktivitätsbestimmung durchgeführt, daher kann nur der Routinestoffwechsel angegeben werden; für Borch F\* wurde nur ein Teil des Gesamtversuches verwendet); **g.** *Pogonophryne sp.* Man beachte die unterschiedliche Skalierung der Ordinate.

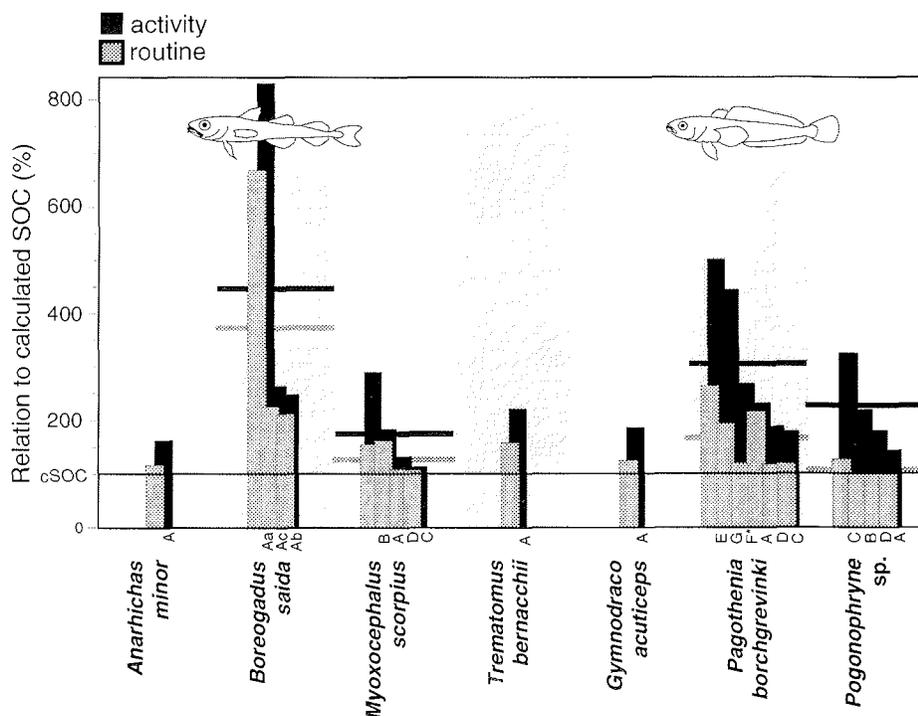
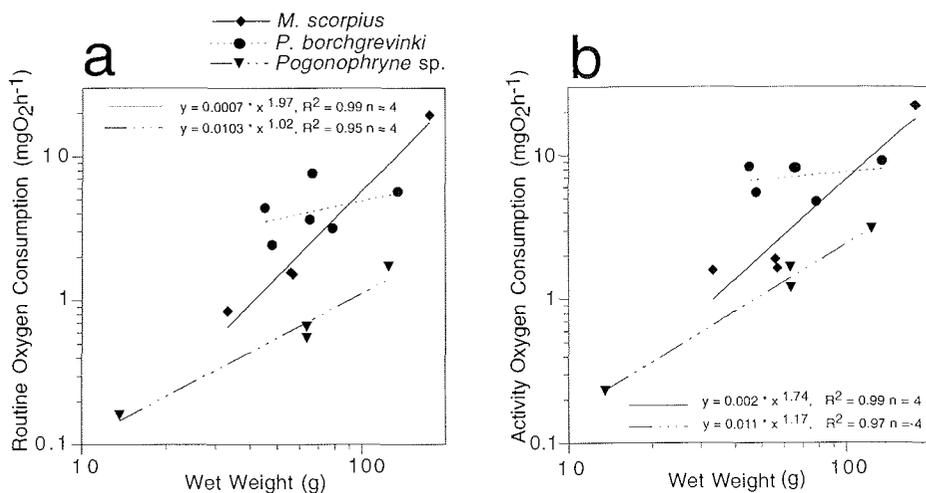


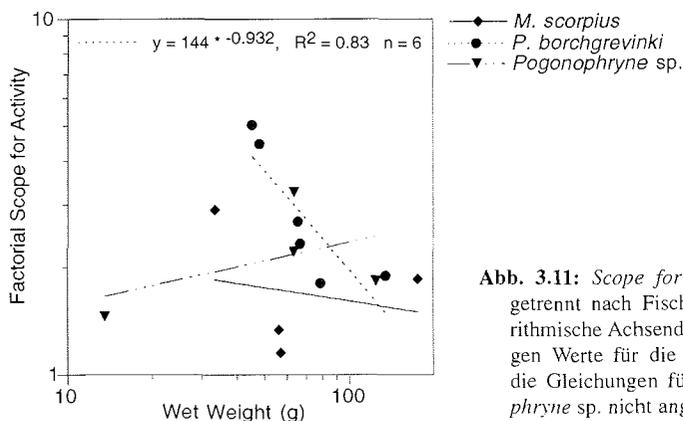
Abb. 3.9: Routine scope (hellgrau) und scope for activity (schwarz), dargestellt als prozentuale Abweichung vom errechneten Standardstoffwechsel (cSOC = 100%). Schwarze und graue Linien geben die Mittelwerte für Versuche mit mehreren Werten an. Für den Versuch Borch F\* wurde nur ein Teil des Gesamtversuches verwendet.

an (*Boreo* Aa), der *scope for activity* zwischen 115% (*Myoxo* C) und 833% (*Boreo* Aa). Beide Quotienten sind für die cryopelagischen Arten am höchsten: Die Mittelwerte betragen für *B. saida* 370% bzw. 447% (*routine scope* bzw. *scope for activity*) und für *P. borchgrevinki* 173% bzw. 304%. Abgesehen davon läßt sich aber keine klare Abhängigkeit dieser möglichen Steigerungsraten von der Lebensweise, der Aktivität oder dem Ruhe-Sauerstoffverbrauch feststellen: Der Routinestoffwechsel ist für drei von sechs *P. borchgrevinki*, für zwei von vier *M. scorpius* sowie für *Pogonophryne* sp., *G. acuticeps* und *A. minor* nicht wesentlich verschieden vom berechneten Ruhestoffwechsel. Der *scope for activity* liegt dagegen für *T. bernacchii* (223%) und für die sehr trägen *Pogonophryne* sp. (Mittelwert 219%) deutlich höher als der für die Seeskorpione berechnete Mittelwert (182%), für eine *Pogonophryne* sogar höher als für *B. saida* in den Versuchsteilen b und c. Bei *P. borchgrevinki* ist der *scope for activity* offensichtlich negativ mit dem Körpergewicht korreliert; bei den anderen drei Arten, für die mehr als ein Versuch vorliegt (*B. saida*, *M. scorpius*, *Pogonophryne* sp.), weist jeweils das Tier mit dem geringsten cSOC den höchsten *scope for activity* auf.



**Abb. 3.10:** Berechneter absoluter Stoffwechsel vs. Frischgewicht, getrennt nach Fischart. **a.** Routinestoffwechsel, **b.** Aktivitätsstoffwechsel. Man beachte die logarithmische Achsendarstellung. Wegen der geringen Werte für die Bestimmtheitsmaße wurden die Gleichungen für *P. borchgrevinki* nicht angegeben.

Wie schon der berechnete absolute Ruhe-Sauerstoffverbrauch wurden auch die absolute Routine- und die Aktivitätsrate sowie der *scope for activity* auf eine Abhängigkeit vom Gewicht geprüft (Abb. 3.10 a+b; Abb. 3.11). Die Bestimmtheitsmaße und die Exponenten der Regressionskurve für ROC und AOC sind für *Myoxocephalus* und *Pogonophryne* mit den in Abb. 3.6 dargestellten Werten vergleichbar. Allerdings zeigt sich bei letzterer Gattung nun eine leichte Zunahme des relativen Sauerstoffverbrauchs mit dem Gewicht ( $b > 1$ ). Der Korrelationskoeffizient für ROC/Gewicht und AOC/Gewicht ist für *P. borchgrevinki* kleiner als 0.15, die Korrelation also nur mäßig. Ein gegensätzliches Bild zeigt sich für den *scope for activity* (Abb. 3.11): Hier sind die Koeffizienten für *Pogonophryne*

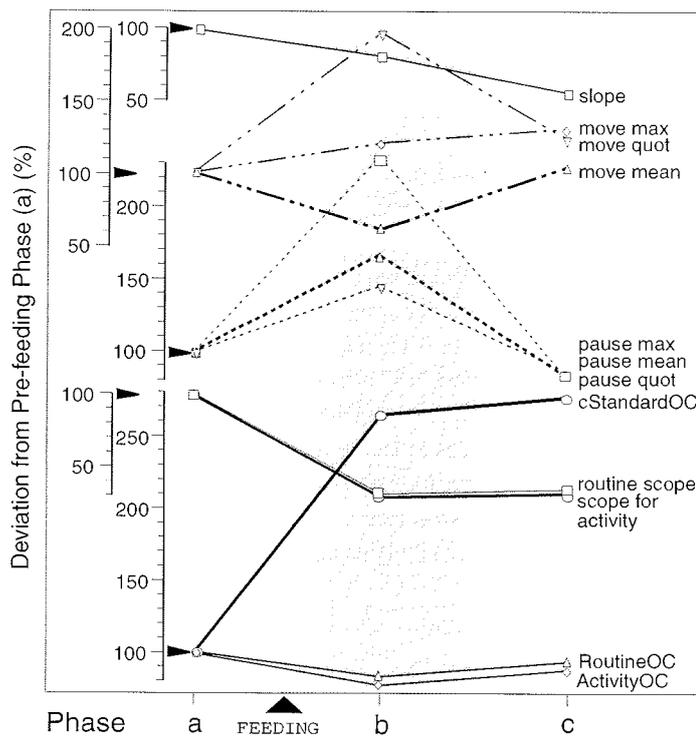


**Abb. 3.11:** *Scope for activity* vs. Frischgewicht, getrennt nach Fischart. Man beachte die logarithmische Achsendarstellung. Wegen der geringen Werte für die Bestimmtheitsmaße wurden die Gleichungen für *M. scorpius* und *Pogonophryne* sp. nicht angegeben.

und *Myoxocephalus* gering, für *Pagothenia* dagegen hoch. Die maximale Fähigkeit zur Steigerung des Stoffwechsels nimmt bei letzterer Gattung mit zunehmendem Gewicht deutlich ab.

### Specific dynamic action

Der Versuch *Boreogadus saida* A zeigt in vielerlei Hinsicht Besonderheiten gegenüber den anderen Experimenten. Sofern diese Unterschiede auf die Fütterung (s. Kap. 2) zurückzuführen sind, werden sie nun zusammenfassend betrachtet. Dieser Polardorsch



**Abb. 3.12:** *Specific dynamic action:* Einfluß der Fütterung auf verschiedene Aktivitäts- und Respirationparameter, angegeben als prozentuale Abweichung von den Werten der Phase a (Meßperiode mit 24 h Dauer vor der Nahrungsgabe = 100%). Phase b: 0-80 h nach der Fütterung, Phase c: 80-116 h nach der Fütterung. Dargestellt sind (Abfolge in Phase c von oben nach unten) der Sauerstoffverbrauch für eine einzelne Bewegung (die Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration), die maximale Bewegungshäufigkeit, der Quotient aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit, die mittlere Bewegungshäufigkeit, die maximale Dauer von Perioden ohne Bewegung, die mittlere Pausenlänge und der Quotient aus beiden; der berechnete Standardstoffwechsel cSOC, der Quotient aus Routinesstoffwechsel und cSOC, der Quotient aus Aktivitätsstoffwechsel und cSOC sowie der Routine- und der Aktivitätsstoffwechsel.

wurde in einer Versuchsunterbrechung *ad libitum* gefüttert und nach der Fütterung weitere 116 Stunden im Respirometer untersucht. Der für den laufenden Versuch angezeigte Routinestoffwechsel zeigte nicht die erwartete deutliche Steigerung der Stoffwechselrate nach der Nahrungsaufnahme, sondern lag im Gegenteil niedriger. In Abb. 3.12 sind die einzelnen zur Erklärung dieser Funde geeigneten Aktivitäts- und Respirations-Parameter als relative Abweichung von der Ausgangssituation - ungefüttertes Tier - dargestellt (Phase a = 100%): In der Phase nach der Fütterung sinkt die mittlere Bewegungshäufigkeit auf ca. 60% ab und steigt in der dritten Phase (Beginn ca. 80 h nach der Nahrungsgabe) wieder auf gut 100%. Gleichzeitig steigt die mittlere Dauer der Perioden ohne Aktivität in Abschnitt b auf 150%. Die Quotienten aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit bzw. Pausenlänge sind nach der Fütterung jeweils 2-2.5 mal größer als in Phase a und c. Die Verteilung der in 2 min-Klassen eingeteilten Bewegungen (Abb. 3.2 a-c) zeigt eine Verschiebung hin zu niedrigerer Aktivität in Abschnitt b und zu höherer Aktivität in Phase c; die Abfolge des Routine- und des Aktivitätsstoffwechsels entspricht diesen Funden. Das Tier hat also offensichtlich nach der Fütterung seine Aktivität stark eingeschränkt.

Der berechnete Standard-Sauerstoffverbrauch war in der Anfangsphase sehr niedrig, stieg nach der Fütterung auf ca. 260% und stagnierte auf diesem Niveau auch 80-116 h nach der Nahrungsgabe. Dies spiegelt sich wider in der Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration, die von Phase a bis c immer geringer wurde.

### 3.3 Faktorenanalyse

Um aus der Vielzahl der ermittelten Variablen jene herauszufinden, die miteinander korreliert sind und wahrscheinlich auf gemeinsame komplexe Faktoren zurückgeführt werden können, wurde eine Faktorenanalyse durchgeführt. Vier Faktoren wurden extrahiert. Die Eigenwerte für die Faktoren 1 bis 4 betragen 3.13, 1.96, 1.54 und 0.92; der Varianzanteil (also der Teil der Streuung innerhalb der ursprünglichen mehrdimensionalen Punktwolke, der durch einen einzelnen Faktor zu erklären ist) liegt für die ersten drei Faktoren gemeinsam bei annähernd 75% (34.8%, 21.7% und 17.1% für die einzelnen Faktoren). Der Varianzanteil für Faktor 4 beträgt nur 10.2%, er kann also ohne großen Informationsverlust für die spätere graphische Betrachtung ausgeschlossen werden. Anschließend wurde die Korrelation jeder einzelnen Variablen mit jedem Faktor, die Faktorenladung, berechnet. Das Quadrat einer Ladung stellt den Anteil an der Varianz eines Parameters dar, der durch den Faktor erklärt wird. Die Summe der quadrierten Ladungen für eine Variable wird „Kommunalität“ genannt. Tab. 3.3 gibt die Kommunalität der verwendeten Variablen an: Über 90% der Varianz der Parameter „errechneter Standardstoffwechsel“ und „scope for activity“ werden durch die Kombination der vier Faktoren erklärt.

Tab. 3.3: Kommunalität für vier Faktoren und 9 Variablen.

Variable	Abk.	Kommunalität
berechneter Standardstoffwechsel	eSOC	0.927
Scope for Activity	SfA	0.936
mittlere Bewegungshäufigkeit	move me	0.757
Quotient max./mittl. Bewegungsh.	move q	0.881
mittlere Pausenlänge	pause me	0.856
relativer Raum	space	0.879
mittlere Temperatur	temp me	0.709
Temperaturbereich	d temp	0.763
Steigung der a/r-Geraden	slope	0.842

Abb. 3.13 zeigt die Projektion der hier ermittelten Faktorenladungen als Vektoren in zwei Ebenen (nach orthogonaler Rotation). Nahezu exakt auf der Achse des Hauptfaktors liegen die Vektoren für den berechneten Standardstoffwechsel (eSOC, Faktorladung 0.94) und die mittlere Bewegungshäufigkeit (*move mean*, Faktorladung -0.84). Diese Variablen sind also eng korreliert, eine hohe mittlere Aktivität ist mit einem hohen Standard-Sauerstoffverbrauch verbunden (die entgegengesetzte Ausrichtung der Vektoren wird durch die Standardisierungsmethode verursacht). Der zweite Faktor beeinflusst vor allem die zwei Temperatur-Variablen: die mittlere Temperatur (Faktorladung zu Faktor 2: 0.83) und den absoluten Temperaturbereich über den gesamten Versuch (-0.79). Sie stehen annähernd rechtwinklig auf den zuvor genannten Variablen, ihr Einfluß auf die Standardrate und die mittlere Bewegungshäufigkeit ist also gering. Die mittlere Temperatur ist ferner sehr gut mit der Steigung der Regressionsgeraden aus Aktivität und Respiration (oder dem Sauerstoffverbrauch pro Bewegung) korreliert. Der dritten Achse entsprechen am ehesten die Parameter „*scope for activity*“ (Faktorladung zu Faktor 3: 0.93) und „Steigung“ (0.82), sie liegen in dieser Projektion fast aufeinander. Durch keinen der drei Faktoren ausreichend erklärt werden die Variablen „mittlere Pausenlänge“ und „Quotient aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit“, die in beiden Projektionen einen kleinen Winkel miteinander haben, sowie der „relative Raum“.

Die ermittelten Faktorwerte lassen sich nun auf die ursprünglichen Fälle anwenden, diesen also Koordinaten im Faktorenraum zuweisen. Abb. 3.14 zeigt das Ergebnis dieser Anordnung für die beiden zuvor betrachteten Flächen. In 3.14 a werden die Versuche klar nach Versuchstemperatur und nach Aktivität getrennt: links die trägersten, rechts die aktivsten Tiere; oben die arktischen Versuche, die bei 2 bis 3 °C durchgeführt wurden, in der Mitte die Kieler Versuche (ca. 1 °C), unten die antarktischen (-0.6 bis 0.7 °C). Schwerer zu deuten ist die Anordnung auf der Fläche zwischen den Faktoren 1 und 3 (Abb. 3.14 b): Hier scheint der Verteilung eine weitere hypothetische Variable zugrundezuliegen, die Lebensweise: von strikt benthisch links unten nach cryopelagisch rechts oben.

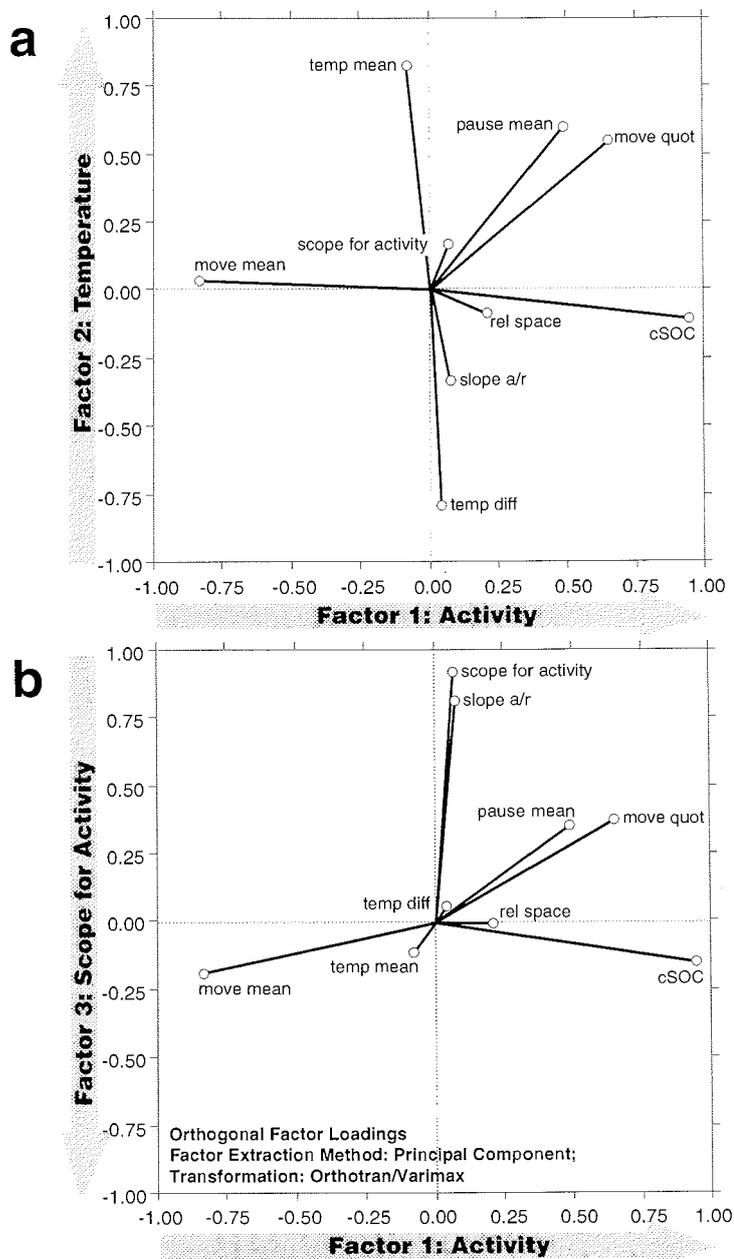
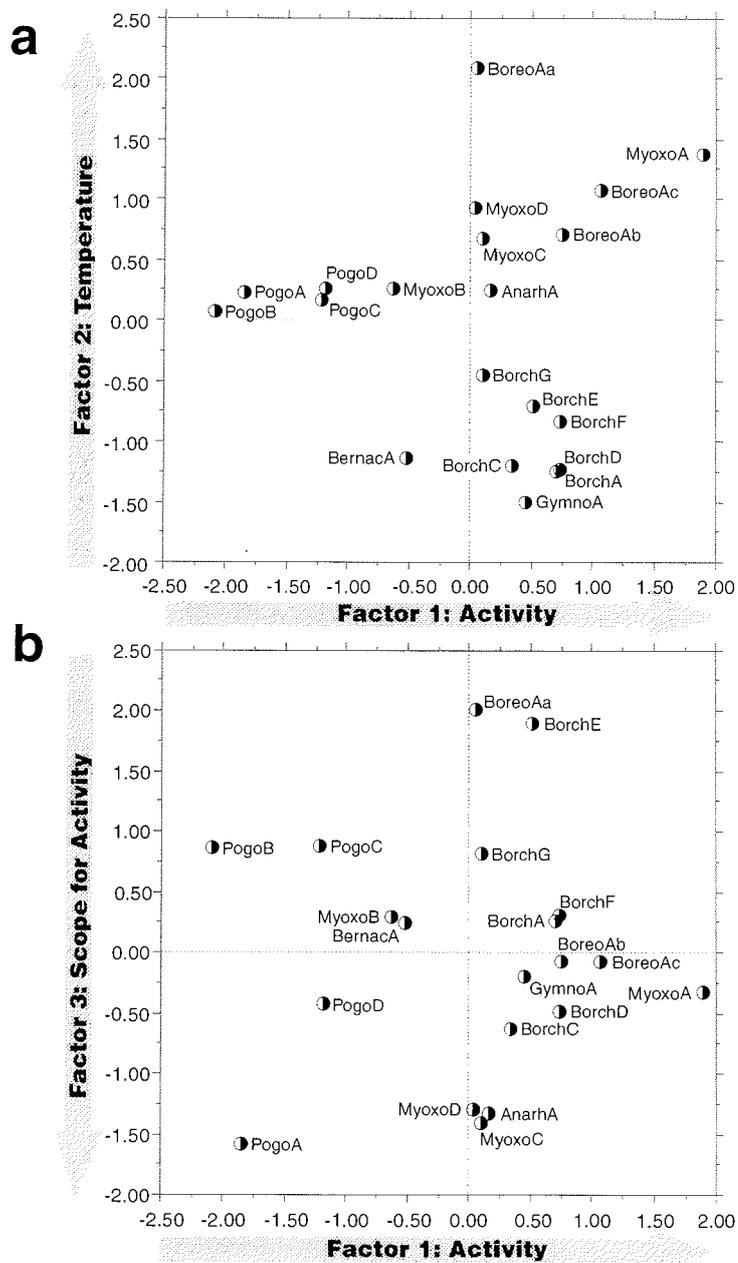


Abb. 3.13: Ergebnis der Faktorenanalyse: zweidimensionale Projektion der Faktorenloadungen. a. Fläche zwischen Faktor 1 und Faktor 2, b. Fläche zwischen Faktor 1 und Faktor 3. Die Faktoren wurden entsprechend den durch sie charakterisierten Variablen benannt.

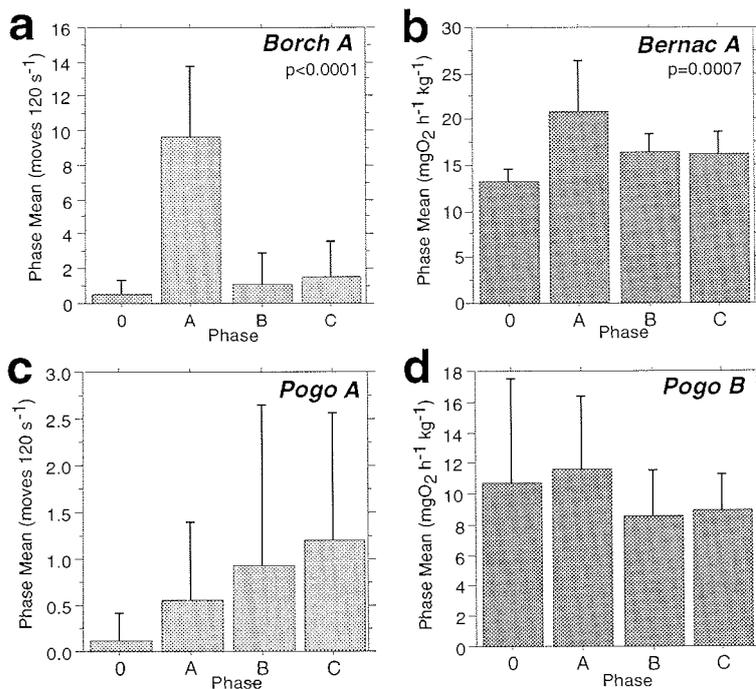


**Abb. 3.14:** Ergebnis der Faktorenanalyse: Koordinaten der Fälle (Versuche) im Faktorenraum. **a.** Fläche zwischen Faktor 1 und Faktor 2, **b.** Fläche zwischen Faktor 1 und Faktor 3. Die Faktoren wurden entsprechend den durch sie charakterisierten Variablen benannt.

### 3.4 Reizung

Mit 17 Fischen wurden insgesamt 110 Reizungen durchgeführt: 70 optische und 40 chemische Stimulierungen verschiedener Intensität bzw. Konzentration. Die Reaktionen auf die Reizgabe hinsichtlich Aktivität und Sauerstoffverbrauch wurden statistisch auf Signifikanz überprüft. Abb. 3.15 zeigt vier Beispiele für den Vergleich der Mittelwerte von 30 min-Phasen vor und nach der Reizgabe.

Mit dieser Methode konnten 69 Reaktionen als signifikant bewertet werden (Abb. 3.16): 58 aus der Auswertung der Bewegungshäufigkeit, 48 aus der Auswertung der Respiration. In 37 Fällen zeigte sich sowohl in der Aktivität wie in der Respiration eine signifikante Reaktion, bei 21 Reizungen war dies nur für die Aktivität und bei weiteren 11 nur für die Respiration der Fall.



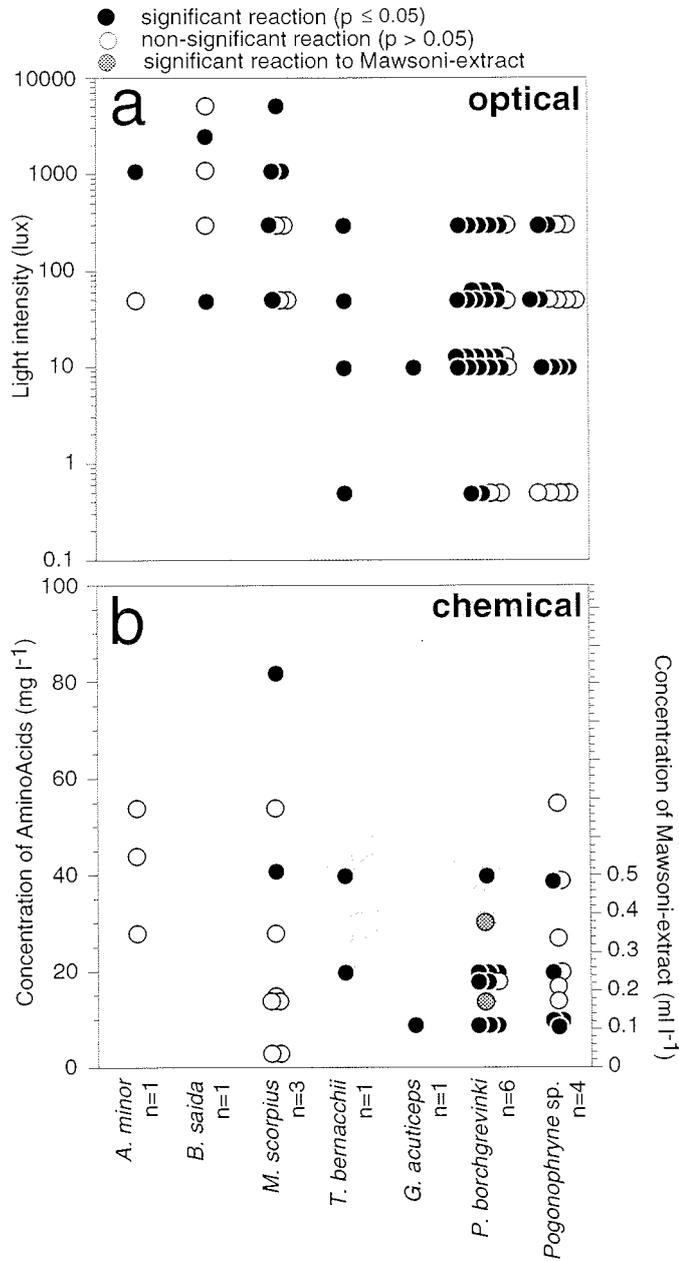
**Abb. 3.15:** Reizung: Beispielhafte Ergebnisse der Varianzanalyse zur Bestimmung der Signifikanz einer Reaktion. Mittelwerte der Bewegungshäufigkeit bzw. der Respirationen in vier verschiedenen Phasen. Fehlerbalken zeigen das 95%-Konfidenzintervall. Die Reizung setzte jeweils in zwischen Phase 0 und A ein. a. und b.: signifikante Reaktion ( $A > 0$ , Irrtumswahrscheinlichkeit  $p < 0.0001$  bzw.  $p = 0.0007$ ), c. und d.: nicht signifikante Reaktion ( $p > 0.05$ ). a. *Pagothenia borchgrevinki* A, Lichtreizung Stufe 1, Auswertung der Bewegungshäufigkeit auf der Grundlage der Einteilung in 2 min-Klassen; b. *Trematomus bernacchii* A, Lichtreizung Stufe 0, Auswertung der Respiration; c. *Pogonophryne* sp. A, Licht Stufe 1, Auswertung der Bewegungshäufigkeit; d. *Pogonophryne* sp. B, Aminosäure  $20 \text{ mg l}^{-1}$ , Auswertung der Respiration.

Offensichtlich wurde mehr auf optische als auf chemische Reize reagiert. Einige Tiere besitzen eine ausgezeichnete Wahrnehmungsfähigkeit: So erfolgte bei *T. bernacchii* auf jeden chemischen oder optischen Reiz eine signifikante Reaktion, gleiches gilt für fast jede untersuchte *Pagothenia*. Die arktischen Arten zeigen dagegen kein klares Muster. So reagiert *B. saida* auf einen schwachen und auf einen recht starken Lichtreiz, nicht aber auf die Stimuli mit einer mittleren Intensität. Bei *M. scorpius* ist die erste signifikante Reaktion auf einen chemischen Reiz bei einer Aminosäure-Gesamtkonzentration von  $40 \text{ mg l}^{-1}$  festzustellen. Auch bei dieser Art ist die intraspezifische Varianz sehr hoch, ein einziges Individuum reagierte auf alle Lichtreizungen (Myoxo B), die anderen nur auf eine von fünf. Bei den Lichtreizungen ist im Vergleich zu den antarktischen Arten zu bedenken, daß der Polardorsch und die Seeskorpione B und C bei sehr schwachem Rotlicht und nicht wie die übrigen Tiere in Dunkelheit untersucht wurden.

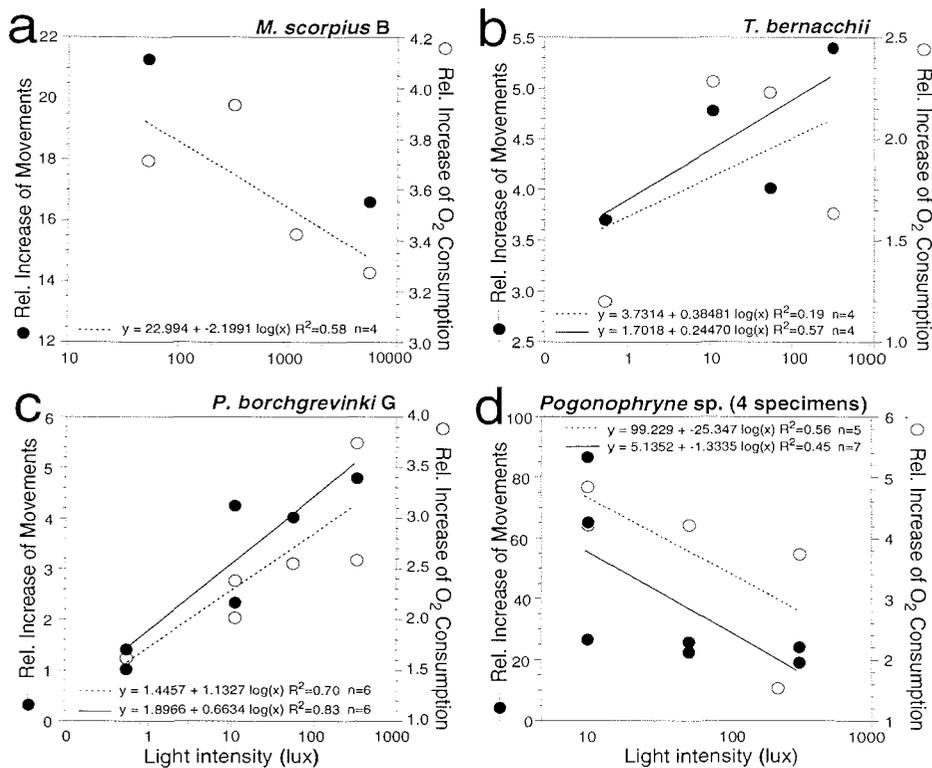
Mit Hilfe dieses Versuchsaufbaus ist es möglich, auch bei sehr trägen Fischen, die nicht durch eine Erhöhung der Aktivität auf einen Reiz ansprechen, durch Überwachung der Respiration eine signifikante Reaktion festzustellen. Ein Beispiel hierfür ist die Gattung *Pogonophryne*: In vier von sechs Lichtreizungen (mit signifikanter Antwort) wurde eine Erhöhung der Respiration ohne eine Steigerung der Aktivität ermittelt. Die beiden cryopelagischen Arten (*B. saida*, *P. borchgrevinki*) sprachen dagegen eher durch eine Aktivitätszunahme auf einen Reiz an. So war bei 27 signifikanten Reaktionen auf die optische Reizung bei neun nur eine Erhöhung der Bewegungshäufigkeit, bei drei nur eine Zunahme der Respiration zu verzeichnen. Auf eine chemische Stimulierung antworteten dagegen alle untersuchten Arten häufiger durch verstärkte Aktivität als durch erhöhte Respiration.

Durch die kontinuierliche Messung vor und nach der Reizgabe sind zusätzlich zur Festlegung der Wahrnehmungsfähigkeit auch Aussagen über den Ablauf einer Reaktion möglich. So erfolgte eine signifikante Reaktion bei *Pogonophryne* sp. in über 50% der Fälle erst in Phase B, also nach dem Ausschalten bzw. Entfernen des Reizes, insbesondere bei schwachen Reizen. Bei allen anderen Fischen geschah dies nur bei knapp 4% der Versuche. In nur drei Fällen (*P. borchgrevinki*: Lichtreizung ca 300 lux und beide Reizungen mit Fischfiletextrakt) konnte die stärkste und langanhaltendste Reaktion auf einen Reiz registriert werden: eine signifikante Erhöhung der Aktivität und der Respiration sowohl in Phase A als auch in B. Dieser „natürliche“ chemische Reiz hatte offenbar eine besondere Qualität, der Sauerstoffverbrauch sank erst nach ca. 6 Stunden wieder auf sein Normalniveau ab und erreichte in diesem Zeitraum Spitzenwerte, die während der übrigen Versuchszeit nicht auftraten (vergl. Versuch Borch G im Anhang).

Abschließend wurde versucht, die Intensität einer signifikanten Antwort (also die Erhöhung des Stoffwechsels bzw. der Aktivität) mit verschiedenen Parametern der Reizung (Reizmenge, Reiz-Einwirkzeit und Pause zwischen der Gabe zweier Reize) zu kor-



**Abb. 3.16:** Reizung: Durchgeführte Experimente und signifikante Reaktionen in Relation zur eingesetzten Reizmenge, getrennt nach Art. **a.** Optische Reize. **b.** Chemische Reize. Jeder Punkt symbolisiert ein einzelnes Experiment. Mawsoni-Extract: Lösung aus einem Fischfilet-Extrakt. Beachte die logarithmische Skalierung der Lichtintensität.



**Abb. 3.17:** Reizung: Korrelationen zwischen der Intensität des optischen Reizes und der Stärke einer Reaktion, angegeben als Quotient aus mittlerer Bewegungshäufigkeit in der Phase A (unmittelbar nach der Reizgabe) und der mittleren Bewegungshäufigkeit über den Gesamtversuch bzw. als Quotient aus mittlerem Sauerstoffverbrauch und berechnetem Standardstoffwechsel. Beachte die logarithmische Skalierung der Abszisse (Modell: Reaktion =  $a+b \log(\text{Reiz})$ ). **a.** *M. scorpius* B; **b.** *T. bernacchii* A; **c.** *P. borchgrevinki* G; **d.** *Pogonophryne* sp. (alle vier untersuchten Individuen).

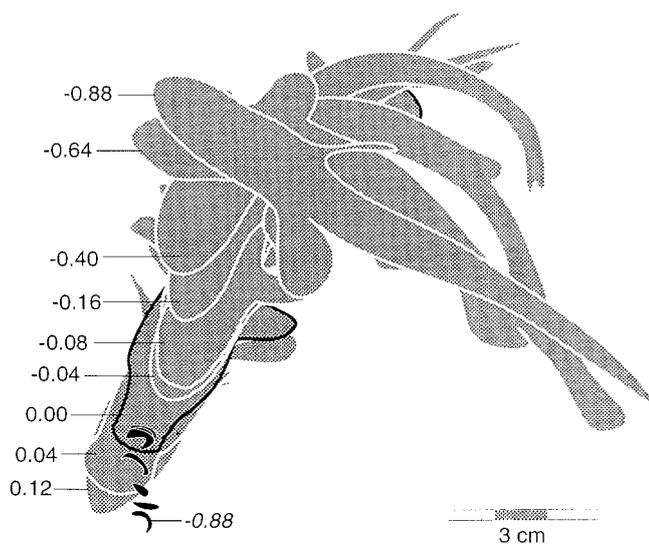
relieren. Die Reaktionen wurden standardisiert: Es wurde jeweils der Quotient aus der mittleren Bewegungshäufigkeit bzw. dem mittleren Sauerstoffverbrauch in der signifikanten Phase und der mittleren Bewegungshäufigkeit im Gesamtversuch bzw. der berechneten Standard-Stoffwechselrate gebildet. Alle Versuche wurden nach Hemisphäre, Lebensweise, Art oder Individuum in verschiedene Gruppen eingeteilt. Vier signifikante Korrelationen ließen sich finden, korreliert ausschließlich mit der Intensität des optischen Reizes (Abb. 3.17). Während bei den trägen, strikt benthischen *Pogonophryne* sp. und *M. scorpius* B die Reaktionsintensität mit der Lichtintensität abnimmt, ist sie bei *T. bernacchii* A und *P. borchgrevinki* G positiv korreliert.

### 3.5 Verhaltensbeobachtungen

Im Rahmen dieser Untersuchung wurden an den gehälterten Fischen zahlreiche Verhaltensbeobachtungen durchgeführt. Ungefähr 90 Einzelbeobachtungen konnten mit der in Kap. 2 beschriebenen Videoanlage aufgezeichnet und ausgewertet werden. Die folgende Darstellung beschränkt sich auf die vier für diese Arbeit wichtigsten Arten: *Boreogadus saida*, *Pagothenia borchgrevinki*, *Myoxocephalus scorpius* und *Pogonophryne* sp., sowie auf eine nahe Verwandte der letzten Gattung, *Histiodraco velifer*.

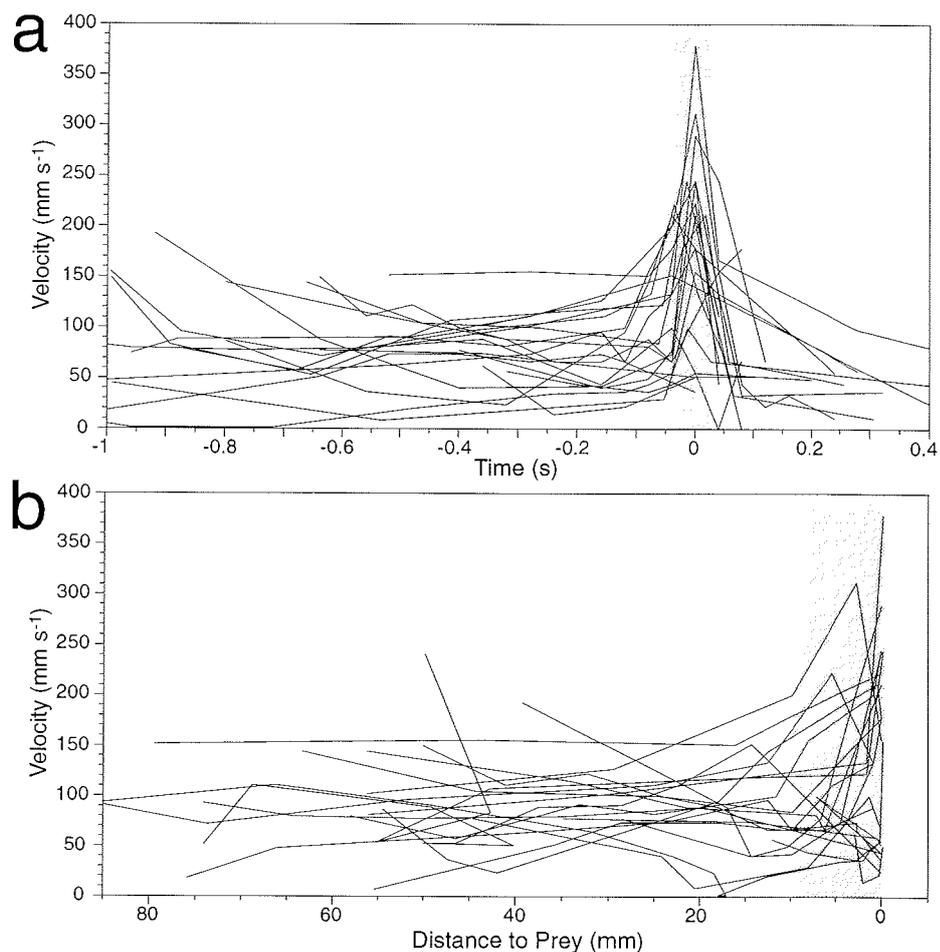
#### *Boreogadus saida*

**Nahrungsaufnahme.** 26 Aufzeichnungen von Fütterungsversuchen an vier verschiedenen Polardorschen (Standardlänge  $11.6 \pm 1.9$  cm, Frischgewicht  $11.1 \pm 6.2$  g) waren auswertbar, d.h. die Nahrungsaufnahme fand im Gesichtsfeld und im Tiefenschärfbereich der Kamera statt. Der als Beute eingesetzte Gespensterkrebs (*Caprella* sp.) und 23 von 25 kleinen *Themisto* sp. (ca. 6 mm Länge) wurden immer im ersten Anlauf gefangen. Die Art der Attacken variierte je nach Position und Aktivität der Beute bzw. der Anwesenheit weiterer Fische. Folgendes grundlegendes Schema ließ sich erkennen (Abb. 3.18):



**Abb. 3.18:** *Boreogadus saida*: Typischer Verlauf des Beutefangs. Aufsicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Als Beute (schwarz) wurde ein hyperiidier Krebs (*Themisto* sp.) eingesetzt, der sich geringfügig von unten nach oben bewegt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Ingestion der Beute an. Die Position des Tieres zum Zeitpunkt Null ist durch schwarze Umrandung hervorgehoben (man beachte die deutliche Ausstülpung des Mauls zu diesem Zeitpunkt und 40 ms danach).

Nach der Ausrichtung des Fisches auf die Beute wurde diese angeschwommen und durch eine plötzliche Ausstülpung des Mauls bei gleichzeitiger starker Weitung des Kiemenkorbts eingesogen. Nur dreimal wurde die Beute mit einer Schnappbewegung statt durch Saugen aufgenommen, in allen drei Fällen direkt von der Wasseroberfläche. Der größte Winkel zwischen der Längsachse des Fisches und dem Krebs im Moment des Bemerkens bzw. dem Beginn einer sichtbaren Reaktion betrug knapp  $140^\circ$  (in der Projektionsebene). Die Ausrichtung des Kopfes auf die (ursprüngliche) Position der Beute dauerte in keinem Fall länger als 0.5 s, die maximale Winkeländerung belief sich auf ca  $500^\circ \text{ s}^{-1}$ . Nach der Ausrichtung erfolgte die Annäherung an die Nahrung mit subcarangiformen

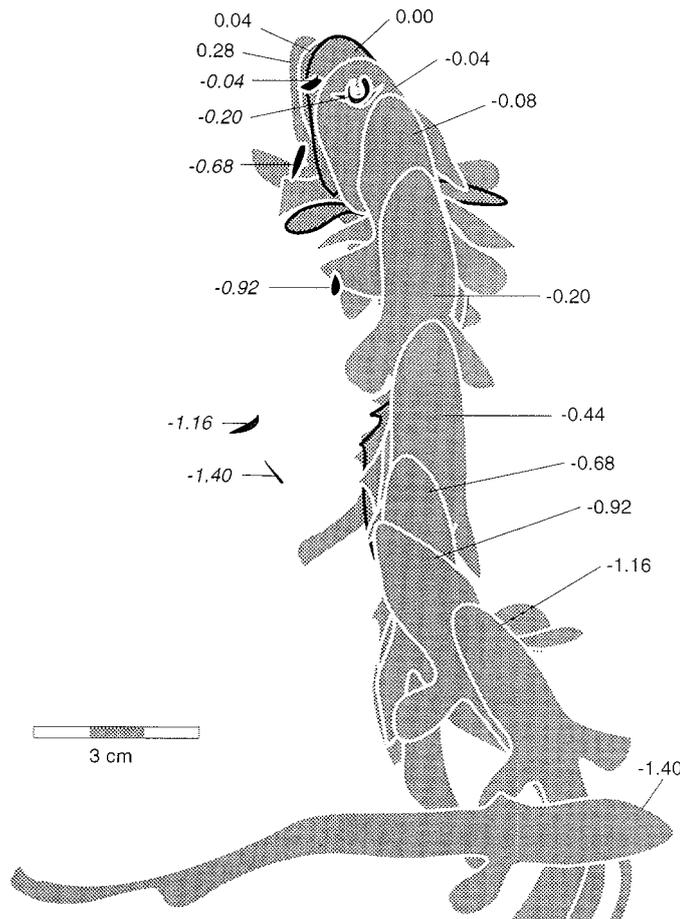


**Abb. 3.19:** *Boreogadus saida*: Annäherungsgeschwindigkeit an ein Beutetier (21 Versuche) **a.** in Relation zur Zeit vor bzw. nach Erreichen der Beute ( $t=0$ ), **b.** in Relation zum Abstand von der Beute.

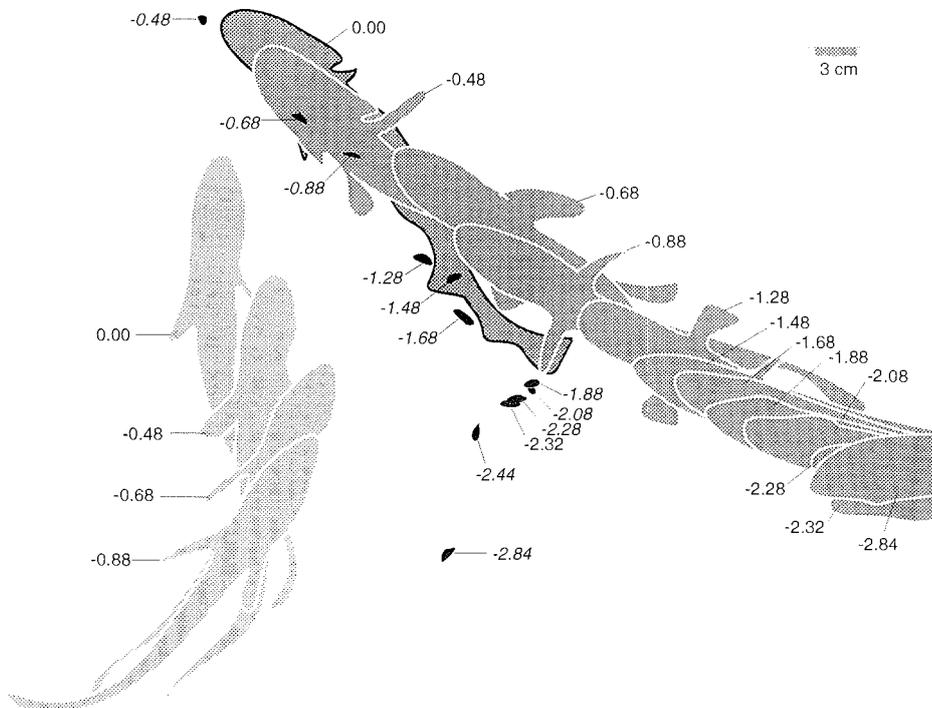
Schwimmbewegungen und einer mittleren Geschwindigkeit von  $83 \pm 42 \text{ mm s}^{-1}$  (ca. 0.7 Standardlängen  $\text{s}^{-1}$ ; bis 40 Millisekunden vor dem Zuschnappen, 108 Messpunkte, 21 Versuche), die maximale Geschwindigkeit eines Versuchstieres in dieser Phase betrug  $242 \text{ mm s}^{-1}$  ( $2.1 \text{ SL s}^{-1}$ , Abb. 3.19a). Da die zurückgelegte Strecke vom rostralen Ende des Fisches (also der Schnauzenspitze) gemessen wurde, erhöhte sich die berechnete Geschwindigkeit für den Moment des Ausstülpens des Mauls auf  $165 \pm 96 \text{ mm s}^{-1}$  ( $1.4 \text{ SL s}^{-1}$ , Mittelwert für den Zeitraum 20 ms vor bis 20 ms nach der Nahrungsaufnahme, 22 Messpunkte), die Maximalgeschwindigkeit betrug  $379 \text{ mm s}^{-1}$  ( $3.3 \text{ SL s}^{-1}$ ). Nach der Attacke sank die mittlere Schwimmgeschwindigkeit auf  $44 \pm 33 \text{ mm s}^{-1}$  ( $0.4 \text{ SL s}^{-1}$ , ab 40 ms, 30 Meßpunkte). Bei 40% der Versuche reduzierte das Tier 0.3 bis 0.1 s vor dem Einsaugen der Beute die Schwimmgeschwindigkeit, optisch erkennbar am Schlag der Pectoralflossen. Die Darstellung der Geschwindigkeit des Fisches gegen die Entfernung zur Beute (Abb. 3.19b) zeigt, daß das Ausstülpfen des Mauls bei einer Distanz kleiner 10 mm durchgeführt wurde. In nur vier Fällen war diese Entfernung größer als 10 mm (bzw. mehr als 50 ms vor Erreichen des Krebses), bei zwei dieser Versuche konnte die Beute entkommen.

Die eingesetzten Kleinkrebse waren recht inaktiv, nur knapp ein Viertel der eingesetzten hyperiidien Amphipoden bewegte sich merklich oder zeigte sogar ein Fluchtverhalten. Die mittlere Geschwindigkeit dieser sechs Tiere betrug  $49 \pm 42 \text{ mm s}^{-1}$  (59 Meßpunkte), die Maximalgeschwindigkeit  $200 \text{ mm s}^{-1}$  ( $33 \text{ Körperlängen s}^{-1}$ ). Abb. 3.20 zeigt den Verlauf einer typischen Attacke auf eine aktive Beute: Innerhalb von weniger als einer Viertel Sekunde drehte sich der Polardorsch um knapp  $140^\circ$  und richtete sich auf die Position der Beute aus. Letztere schwamm schnell und in einem Zickzack-Kurs, der Räuber führte ähnliche Bewegungen mit geringem zeitlichem Versatz durch und „übersteuerte“ dabei etwas, d.h. aus der Sicht des Fisches wanderte die Beute abwechselnd nach rechts und links aus. Nach einer Gesamtstrecke von 15.9 cm (Fisch) bzw. 1.6 s nach dem ersten Anzeichen des Bemerkens der Beute durch den Polardorsch fraß dieser den Krebs. Während *Themisto* sp. in diesem Versuch keine klare Fluchtbewegung zeigte, war dies im folgenden Experiment (Abb. 3.21) viel deutlicher: Bei einer Räuber-Beute-Distanz von ca. 35 mm änderte der Krebs die Schwimmrichtung und beschleunigte gradlinig vom Fisch weg. Die maximale Fluchtgeschwindigkeit betrug ca.  $120 \text{ mm s}^{-1}$  und wurde kurz vor Erreichen des Hyperiidien durch den Polardorsch erzielt, knapp 2 s nach dem Beginn der Flucht. In dieser Abbildung wird ein weiterer Verhaltensaspekt deutlich: Der zweite Fisch (hell) schwamm zunächst auf einen anderen, reglos an der Wasseroberfläche verharrenden *Themisto* sp. zu, fraß diesen jedoch nicht, sondern orientierte sich zum ersten *Boreogadus* (nicht zu dessen Beute!). Offensichtlich hat das schnellschwimmende Tier der gleichen Art eine attraktivere Wirkung als die potentielle Beute; evtl. wird ein Fisch erst durch das Anschwimmen eines weiteren Fisches auf die Beute auf diese aufmerksam. Diese These wird mit einem weiteren Versuch bestätigt (Abb. 3.22):

Fisch 1 (oben, dunkel) verharrte annähernd bewegungslos über mehr als eine Sekunde in geringer Entfernung (56.3 mm) eines sich mäßig bewegenden *Themisto* sp. Erst als Fisch 2 (unten, hell) aus größerer Entfernung zügig auf die Beute zuschwamm, richtete sich Fisch 1 auf den Krebs aus und fraß ihn schließlich 0.4 s später. Der Vorsprung vor Fisch 2 betrug kaum 3 mm; auch bei Fisch 2 wurde eine Schnappbewegung ausgelöst. Beide Fische berührten sich unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme, woraufhin Fisch 1 sehr schnell abdrehte (Winkeländerung bis  $1750^\circ \text{ s}^{-1}$ , Gesamtänderung  $118^\circ$ ) und auf bis zu  $450 \text{ mm s}^{-1}$  ( $3.9 \text{ SL s}^{-1}$ ) beschleunigte. Fisch 2 blieb dagegen für mehrere Zehntelsekunden an der Kollisionsposition.

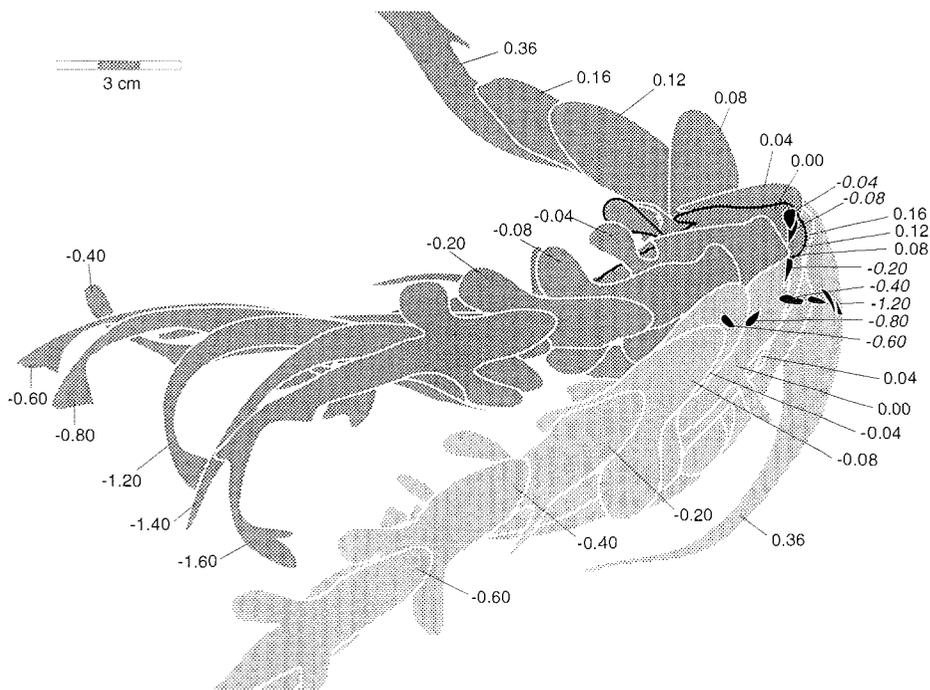


**Abb. 3.20:** *Boreogadus saida*: Verfolgung einer aktiven Beute. Aufsicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Als Beute (schwarz) wurde ein hyperiidier Krebs (*Themisto* sp.) eingesetzt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Ingestion der Beute an (kursiv für den Krebs). Die Position des Fisches zum Zeitpunkt Null ist durch schwarze Umrandung hervorgehoben.



**Abb. 3.21:** *Boreogadus saida*: Flucht eines *Themisto* sp. (schwarz) vor dem Räuber. Aufsicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. *B. saida* I ist dunkel, ein weiterer anschwimmender Fisch hell dargestellt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach Erreichen der Beute an (kursiv für den Krebs). Die Position des Fisches I zum Zeitpunkt Null ist durch schwarze Umrandung hervorgehoben.

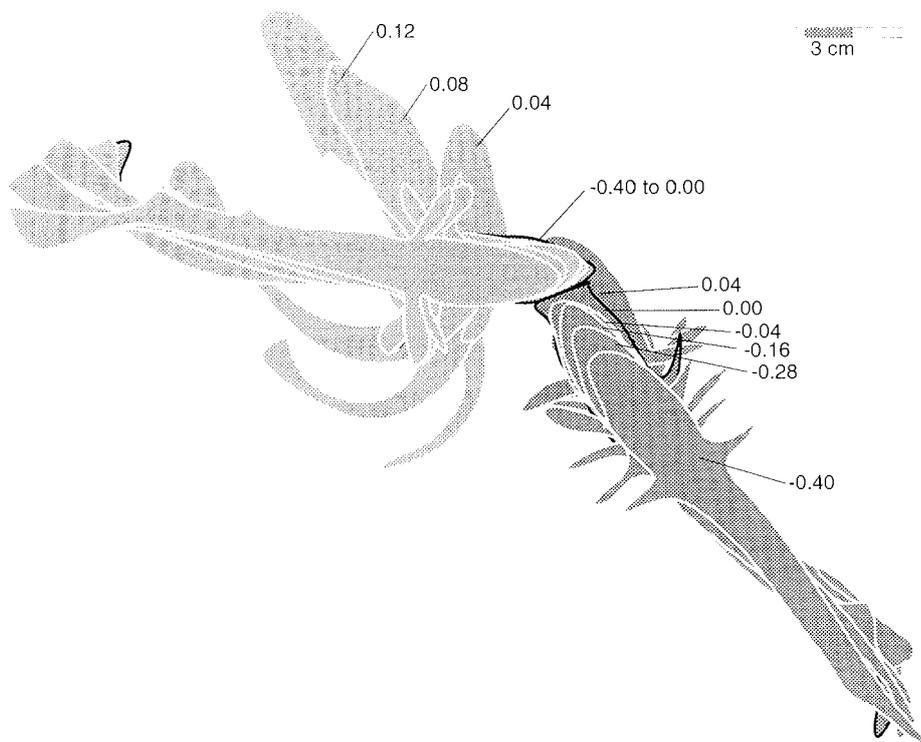
**Aggression.** Insbesondere nach Situationen, in der zwei Polardorsche um eine Beute konkurrierten, kam es häufig zu Attacken eines Fisches gegen einen anderen, seltener auch ohne erkennbaren Grund. Der Ablauf folgte dem schon für Abb. 3.22 beschriebenen (Abb. 3.23 zeigt ein weiteres, deutlicheres Beispiel): Der „Aggressor“ (dunkel, unten rechts) schwamm langsam und mit den Brustflossen manövrierend auf den sich kaum bewegenden zweiten Fisch zu (hell, oben) und schnappte nach dessen Kiemendeckel. Die Berührung löste eine sehr schnelle Drehung des Vorderkörpers (bis zu  $2300^\circ \text{ s}^{-1}$ , Gesamtänderung  $130^\circ$ ) innerhalb von 80 ms aus, anschließend beschleunigte der Angegriffene auf Geschwindigkeiten von über  $400 \text{ mm s}^{-1}$  ( $3.5 \text{ SL s}^{-1}$ ). Geschwindigkeit und Winkeländerung pro Zeit waren damit deutlich größer als die gleichen Parameter für den Beutefang.



**Abb. 3.22:** *Boreogadus saida*: Direkte Konkurrenz zweier Fische um eine Beute. (Fisch 1 dunkel, Fisch 2 hell). Aufsicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Als Beute (schwarz) wurde ein hyperiidier Krebs (*Themisto* sp.) eingesetzt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Ingestion der Beute an (kursiv für den Krebs). Die Position des Fisches 1 zum Zeitpunkt Null ist durch schwarze Umrandung hervorgehoben.

### *Pagothenia borchgrevinki*

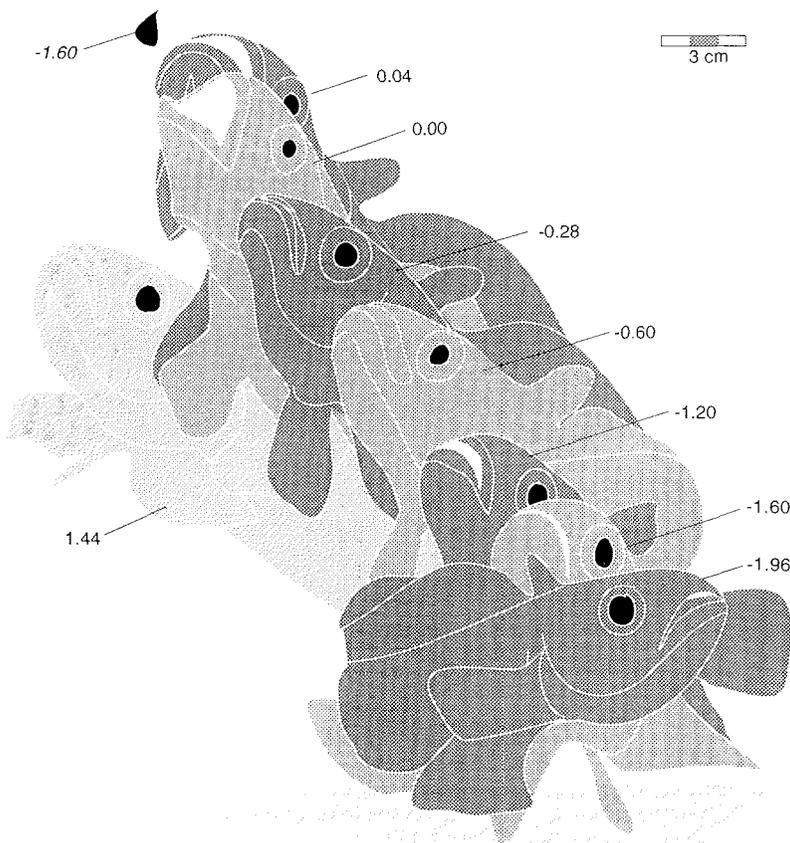
**Nahrungsaufnahme.** Da in McMurdo (und in Kiel) nur Fütterungen mit Fischfilet aufgezeichnet werden konnten, unterblieb hier die Berechnung mittlerer Annäherungsgeschwindigkeiten etc. Statt dessen soll der Bewegungsablauf exemplarisch beschrieben werden (Abb. 3.24). Die hier ausgewählte große *P. borchgrevinki* (Standardlänge 22.5 cm, Frischgewicht 135 g) ruhte zwischen den Fütterungen erhaben auf den Bauchflossen am Boden. Eine Veränderung der Position erfolgte - wie bei allen beobachteten großen Tieren dieser Art - ausschließlich durch labriforme Schwimmbewegungen, die Schwanzflosse wurde nur bei Drehbewegungen und zur Steuerung eingesetzt. Im Moment des Berührens der Wasseroberfläche mit einem Stück Filet in ca 20 cm Entfernung vom Kopf des Fisches richtete sich das Tier auf und drehte den Kopf in Richtung „Beute“. Bei einer Entfernung von ca. 130 mm stieß sich die *Pagothenia* mit den Brustflossen vom Substrat ab und schwamm mit einer Geschwindigkeit von ca  $78 \pm 26 \text{ mm s}^{-1}$



**Abb. 3.23:** *Boreogadus saida*: Aggressives Verhalten zwischen zwei Fischen (Tier 1 dunkel, Tier 2 hell dargestellt). Aufsicht, leicht schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Berührung beider Fische an. Die Position der Tiere zum Zeitpunkt Null ist durch schwarze Umrandung hervorgehoben.

( $0.4 \text{ SL s}^{-1}$ , 4 Meßpunkte) durch Ruderbewegungen der Brustflossen auf die Nahrung zu. Das Maul wurde knapp 2 mm vor Erreichen des Filetstücks geöffnet, in dieser Phase beschleunigte der Fisch auf  $225 \text{ mm s}^{-1}$  ( $1.0 \text{ SL s}^{-1}$ ). Wie bei *Boreogadus saida* wurde der Kiemenkorb geweitet, das Maul jedoch nicht vorgestülpt und die Nahrung kaum eingesogen. Die „Attacke“ dauerte vom Abstoßen vom Substrat bis zum Verschlucken des Filets 1.24 s; anschließend sank das Tier mit ausgebreiteten Brust- und Bauchflossen bewegungslos zu Boden und „landete“ dort wieder auf den Ventralflossen.

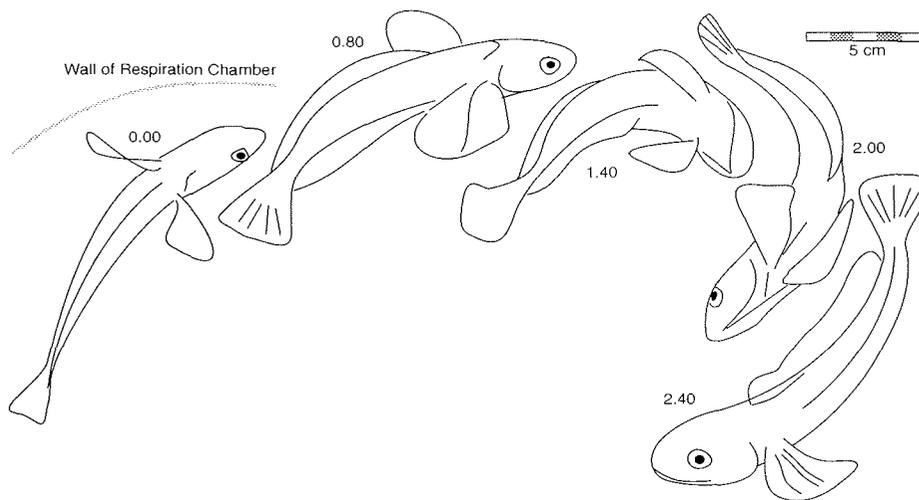
Im Gegensatz zu den größeren Fischen dieser Gattung waren die kleineren wesentlich aktiver. In den großen Hälterungstanks befanden sie sich überwiegend in der Wassersäule, langsam mit den Pectoralflossen schlagend, und änderten ihre Position häufiger. Allerdings nahm der Anteil der Fische, die frei schwammen, mit zunehmender Hälterungsdauer ab (die Beobachtungen konnten über 8 Wochen mit über 100 Tieren in 7000 l-Tanks durchgeführt werden). Bei der Fütterung hielten sich die kleinen *P. borchgre-*



**Abb. 3.24:** *Pagothenia borchgrevinki*: Nahrungsaufnahme durch ein großes Tier (Standardlänge 22.5 cm). Seitenansicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Die Phasen sind abwechselnd hell und dunkel dargestellt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Nahrungsaufnahme an; diese erfolgt bei  $t=0$ . Die Position des Filetbrockens (schwarz) ist nur für den Zeitpunkt dargestellt, an dem der Fisch vom Substrat startete.

*vinki* minutenlang an der Wasseroberfläche und verwendeten beim Zuschwimmen auf Nahrung auch die Caudalflosse.

**Rotationsbewegung.** Nach dem Einsetzen von *P. borchgrevinki* in die zylindrischen Respirationskammern zeigten fast alle Individuen ein ungewöhnliches Verhalten: Sie schwammen an der Naht zwischen Kammerwand und -boden entlang und drehten sich plötzlich um die eigene Achse, weiter mit der Schnauze Wand oder Boden berührend (Abb. 3.25). Dieses Verhalten wurde insbesondere in den ersten Stunden nach dem Einsetzen, bei Störungen, Lichtreizungen oder starken Temperaturschwankungen während der Pumpzyklen registriert. Der Zulauf 0.4 °C kälteren Wassers aus dem Vorratstank des

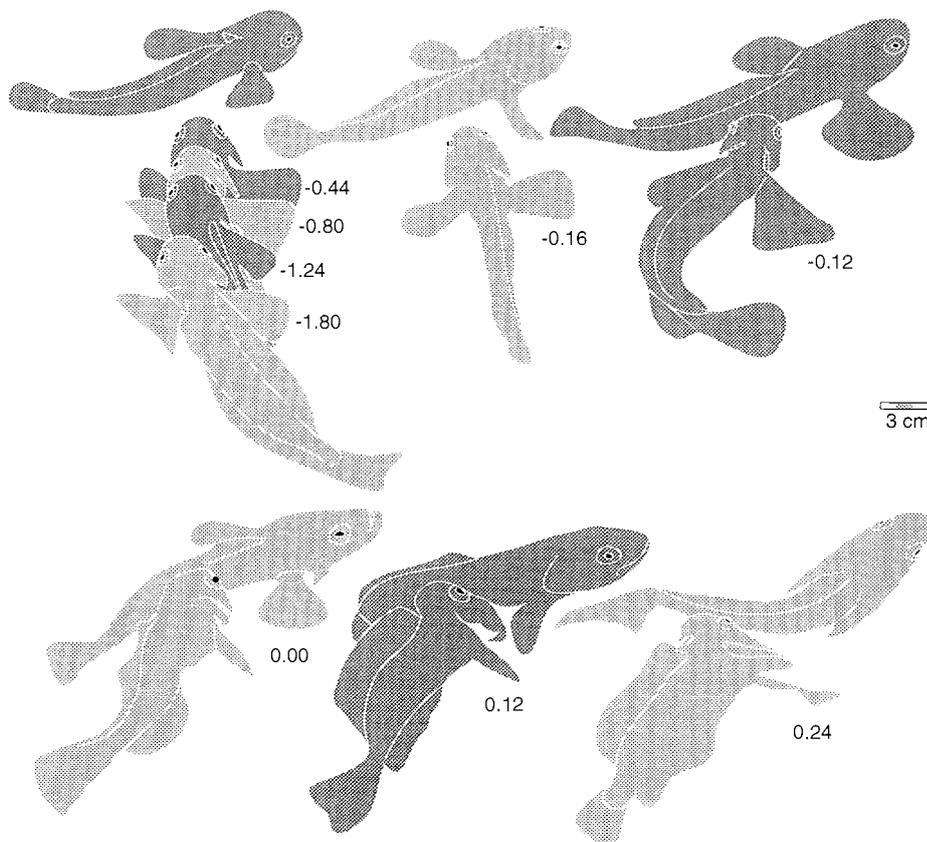


**Abb. 3.25:** *Pagothenia borchgrevinki*: Rotationsbewegung in einer Respirationskammer. Blick schräg von oben, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) an. Die einzelnen Phasen sind aus Gründen der Übersichtlichkeit getrennt dargestellt, die Rotation fand jedoch an einer Position statt. Während der gesamten Bewegung berührte die Schnauze den Kammerboden.

Respirometers führte zudem auch zu einem sehr schnellen und heftigen Anschwimmen des Einlasses. Eine eher aktive *P. borchgrevinki* (Borch A, s. oben) führte im Laufe von 44 Stunden über 130 Rotationen um die eigene Achse aus. Meist folgten 4-16 Drehungen in einem Zeitraum von 3-5 Minuten aufeinander, es konnten nur 8 einzelne Drehungen registriert werden. Die Dauer einer vollständigen Rotation betrug ungefähr 1.2 s, selten schwamm der Fisch länger als eine Sekunde auf dem Rücken.

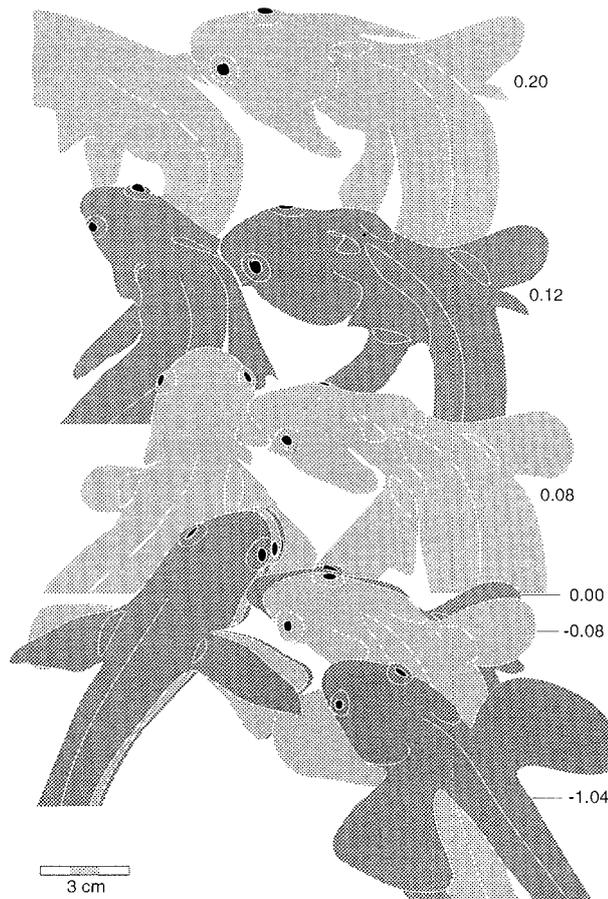
Ein ähnliches Verhalten, jedoch in geringerem Umfang, konnte auch bei dem im gleichen Respirometer untersuchten *Boreogadus saida* festgestellt werden. Alle anderen beobachteten Arten suchten zwar auch in den ersten zwei bis drei Stunden nach einem Ausweg aus der Kammer, drehten sich dabei aber niemals um die eigene Achse. Rotationsbewegungen wurden weiterhin bei mehreren *P. borchgrevinki* und Zoarciden (*Lycodichthys dearborni*) beobachtet, die gemeinsam in einem 1200 l-Becken im Aquarium der Station McMurdo gehältert wurden: Sie bissen einzeln oder zu mehreren in große Tintenfischstücke, die an sie verfüttert wurden, und versuchten durch Schütteln des Kopfes und schließlich durch eine Rotationsbewegung, kleinere Stücke herauszureißen. Vor allem die ansonsten sehr trägen Zoarciden (vergl. EASTMAN 1993) drehten sich sekundenlang sehr schnell.

**Aggression.** Häufiges Schnappen nach Fischen im gleichen Hälterungsbecken wie bei *B. saida* wurde bei *P. borchgrevinki* nicht beobachtet. Ein einzelnes, größeres Tier (Borch B, 18.5 cm Standardlänge), das über mehrere Tage erst im Respirometer und dann in einem separaten Becken gehalten wurde, griff jedoch andere Fische an, nachdem es wieder in ein Gemeinschaftsbecken gesetzt wurde. Zunächst wurde nur ein gleichgroßes Tier der gleichen Art attackiert, nach ca. zwei Stunden auch kleinere *P. borchgrevinki* und ein gleichgroßes *Trematomus bernacchii*, nicht jedoch ein kleines (7 cm Standardlänge) Tier letzterer Art. Abb. 3.26 zeigt einen typischen Ablauf dieses Ver-



**Abb. 3.26:** *Pagothenia borchgrevinki*: Aggressives Verhalten von *P. borchgrevinki* B gegen einen etwa gleichgroßen *Trematomus bernacchii*. Blick schräg von oben, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Berührung beider Fische an. Die Phasen sind abwechselnd hell oder dunkel dargestellt, aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden sie ab -0.44 s getrennt; der angreifende Fisch änderte seine Position jedoch nicht wesentlich.

haltens, Abb. 3.27 ein Detail einer weiteren Beobachtung: Das aggressive Tier (dunkel) schwamm bis auf eine Entfernung von ca. 75 mm an den zweiten Fisch (hell) heran, spreizte die Kiemendeckel, senkte den Kopf und bewegte Kopf und Schwanz. In dieser Haltung kam es langsam dichter an Tier 2 und schnappte nach dem kaum ausweichenden Fisch oder biß ihn in den Bereich Kiemendeckel/Pectoralflossenansatz. Das attackierte Tier drehte sich 60-100 ms nach dem Biß ab und beschleunigte auf bis zu  $460 \text{ mm s}^{-1}$  ( $2.5\text{-}2.8 \text{ SL s}^{-1}$ ). Wie *B. saida* verharrete auch die angreifende *P. borchgrevinki* noch über eine Sekunde nach dem Abdrehen von Fisch 2 in der Angriffsposition.

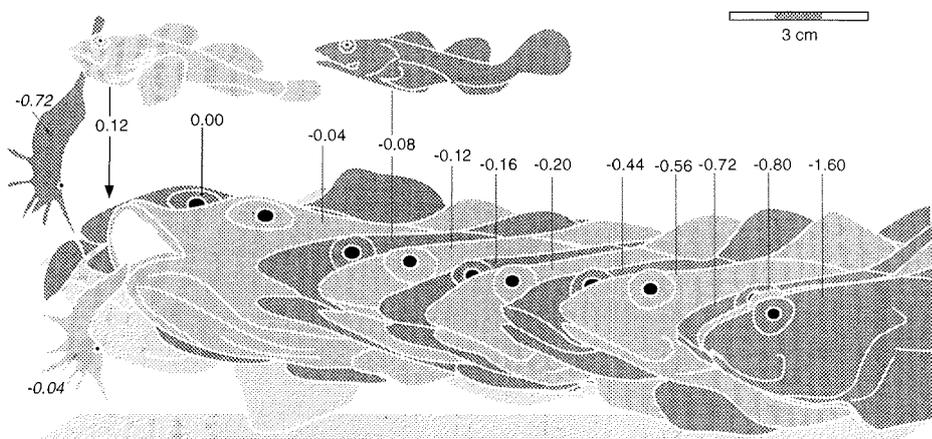


**Abb. 3.27:** *Pagothernia borchgrevinki*: Aggressives Verhalten von *P. borchgrevinki* B (rechts) gegen einen etwa gleichgroßen Fisch der gleichen Art (links). Blick schräg von oben, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Berührung beider Fische an. Die Phasen sind abwechselnd hell oder dunkel dargestellt, aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden sie ab 0.08 s getrennt; der angreifende Fisch änderte seine Position jedoch nicht wesentlich.

### *Myoxocephalus scorpius*

**Nahrungsaufnahme.** Ein *M. scorpius* (14.5 cm Standardlänge, 45.8 g Frischgewicht) wurde viermal mit lebenden Garnelen (*Spirontocaris* sp., ca. 35 mm Gesamtlänge) gefüttert. Zweimal schwamm der Fisch die Beute aktiv an (Abb. 3.28), die einmal entkommen konnte, weil die Attacke zu hoch ansetzte. Zwei weitere Male bewegte sich der Krebs direkt auf *M. scorpius* zu, der sich daraufhin langsam auf die Beute ausrichtete und diese mit einem plötzlichen, sehr schnellen Schlag durch starke Expansion des Kiemkorbes verschluckte, ohne seine Position dabei zu verändern. Bei den beiden ersten Versuchen wurde das Anschwimmen des Seeskorpions auf die Beute bei einer Distanz von 57 bzw. 137 mm ausgelöst. Die Geschwindigkeit des Fisches beim Anschwimmen betrug ca.  $216 \pm 132 \text{ mm s}^{-1}$  (ca.  $1.5 \text{ SL s}^{-1}$ , 10 Meßpunkte, Maximum 610 bzw.  $687 \text{ mm s}^{-1}$  ( $4.2$  bzw.  $4.7 \text{ SL s}^{-1}$ ) unmittelbar vor Erreichen der Beute), die eigentliche Nahrungsaufnahme (Öffnen des Mauls und Einsaugen der Beute) dauerte bei allen vier Versuchen weniger als 80 ms.

Der attackierte Krebs zeigte keinerlei Reaktion, bei dem fehlgeschlagenen Freißversuch begann er die Flucht erst 160 ms nach dem eigentlichen Schlag (als das Maul des Fisches bereits wieder geschlossen war) und entfernte sich durch heftiges Schwanzflippen mit einer Geschwindigkeit von bis zu  $570 \text{ mm s}^{-1}$  ( $16.3 \text{ SL s}^{-1}$ ). Der angreifende Fisch sank nach der Attacke - wie bereits für *Pagothenia* beschrieben - bewegungslos zu Boden.



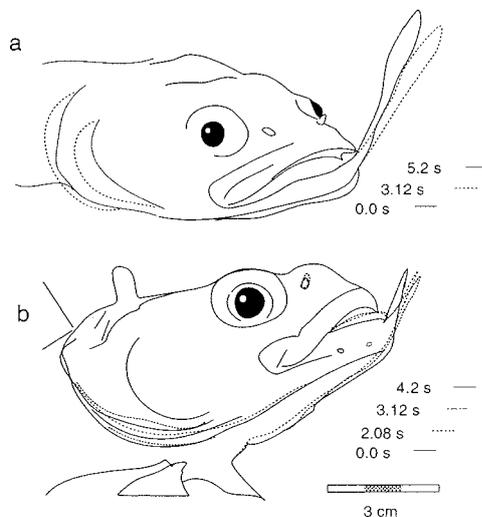
**Abb. 3.28:** *Myoxocephalus scorpius*: Nahrungsaufnahme durch Anschwimmen. Als Beute wurde eine *Spirontocaris* sp. eingesetzt. Seitenansicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Die Phasen sind abwechselnd hell und dunkel dargestellt. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Nahrungsaufnahme an; diese erfolgt bei  $t=0$ . Für zwei Phasen wurde -verkleinert- eine Ansicht der Körperhaltung dargestellt. Die Position der Beute wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit nur für die folgenden Zeiten dargestellt: -0.72 (Fisch löst sich vom Substrat), -0.04 (Fisch berührt den Krebs) und 0.00 (Cephalothorax der Garnele ist noch vor dem -geschlossenen- Maul des Fisches zu sehen).

„**Husten**“. Wie alle anderen beobachteten Fische zeigte auch *M. scorpius* ohne erkennbaren Anlaß periodisch wiederkehrende Schnappbewegungen (Öffnen des Mauls, Aufblähen des Kiemenkorbes). Im Gegensatz zu echtem Schnappen war der Wasserstrom jedoch nicht einwärts, sondern aus dem Maul herausgerichtet. Bei *M. scorpius* trat dieses Verhalten besonders häufig auf und wurde im Respirometer quantifiziert: In einem Zeitraum von knapp 38 h „hustete“ der Fisch 58 mal, also im Mittel alle 39 Minuten einmal. Mit einer Ausnahme folgten höchstens zwei dieser Bewegungen innerhalb weniger Minuten aufeinander, die Häufigkeit nahm jedoch bei der Anwesenheit von Aminosäurelösung in hoher Konzentration (s. oben) oder kleinen Luftbläschen in der Kammer zu.

#### *Pogonophryne* sp. und *Histiodraco velifer*

Diese beiden Gattungen aus der antarktischen Familie Artedidraconidae werden aufgrund ihres ähnlichen Habitus und einer vergleichbaren Lebensweise gemeinsam behandelt.

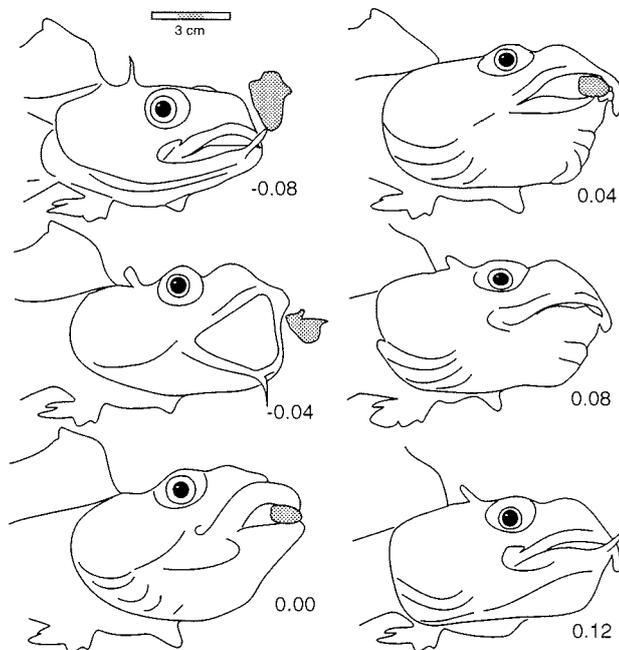
**Barbelbewegung.** Alle Artedidraconiden besitzen eine Barbel, die bei vielen Arten sehr prominent ist (Abb. 3.29). Eine Funktion für die Nahrungsaufnahme wird vermutet, konnte jedoch bisher nur bei wenigen Arten untersucht werden, weshalb dieses Organ hier näher betrachtet wird. Bei beiden untersuchten *Pogonophryne*-Arten stand die Bar-



**Abb. 3.29:** *Pogonophryne* sp.: Rhythmische Bewegung der Barbel. **a.** *P. macropogon*, **b.** *P. scotti*. Standardlänge beider Tiere ca. 15 cm. Ansicht leicht von vorn, um die Bewegung des Kiemendeckels sichtbar zu machen. Schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die zur entsprechenden Umrißlinie gehörende Zeit (in Sekunden) an.

bel beim ruhenden Fisch in einem Winkel von ca.  $45^\circ$  (*P. scotti*) bzw.  $70^\circ$  (*P. macropogon*) vom Substrat ab. Sie wurde regelmäßig auf- und abwärtsbewegt, gekoppelt an die Atembewegung der Kiemendeckel (Abb. 3.29): bei *P. macropogon* dauerte die Bewegung ca. 5 s, wobei die Barbel um knapp  $10^\circ$  gesenkt wurde, bei *P. scotti* dauerte sie 4 s bei  $15^\circ$  maximaler Auslenkung. Abb. 3.29 zeigt verschiedenen Stadien der Barbelbewegung, z.B. für *P. scotti* (unten): 2 s nach der Ausgangsposition war der Unterkiefer des leicht geöffneten Mundes etwas gehoben, die Kiemendeckel wurden angelegt, der Mundboden eingezogen, die Tubuli auf den Nasenlöchern noch kontrahiert und die Barbel bewegte sich abwärts, eine gute Sekunde später senkte sich der Mundboden bereits wieder, die Kiemendeckel waren vollständig angelegt, die Tubuli auf den Nasenlöchern maximal expandiert und die Barbel erreichte ihre größte Auslenkung. Nach 4.2 s wurde die Ausgangsstellung wieder erreicht.

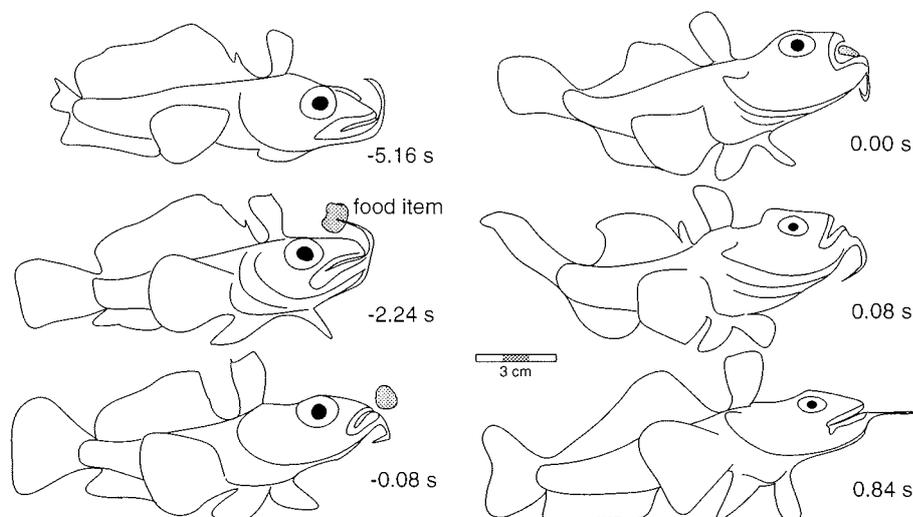
Bei *H. velifer* konnte dagegen keine deutliche Kopplung der Barbelbewegung an die Atemfrequenz festgestellt werden. Die Barbel dieser Art war deutlich beweglicher als die von *Pogonophryne* sp. und wurde beim ruhenden Tier leicht gebogen in variablen Winkeln zwischen  $20$  und  $90^\circ$  zum Substrat gehalten.



**Abb. 3.30:** *Pogonophryne scotti*: Typisches Fressverhalten. Seitenansicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Nahrungsaufnahme an; diese erfolgt bei  $t=0$ . Als Nahrung (grau) wurde Fischfilet angeboten. Man beachte die Einnahme der Barbel mit der Nahrung.

**Nahrungsaufnahme.** Beide untersuchten *Pogonophryne*-Arten zeigten zunächst keinerlei sichtbare Reaktion auf die langsame Annäherung von Nahrung. Erst das Berühren der Lippen oder der Barbel mit dem als Futter angebotenen Filetstück führte zur Auslösung eines schnellen Schlages und zum Einsaugen der Nahrung durch Weiten des Kiemenkorb und Anheben des Kopfes, während der Unterkiefer annähernd in der Ausgangsposition blieb (Gesamtdauer des Zuschnappens <160 ms, Abb. 3.30). Lage und Stellung des Fisches blieben unverändert. Die Barbel wurde bei 4 von 6 Fütterungsversuchen mit der Nahrung eingenommen und innerhalb von 200 ms aus dem geschlossenen Maul wieder herausgezogen, bei *P. macropogon* durch die tiefe Kerbe in der Unterlippe an der Basis der Barbel. Zwischen der ersten Berührung des Fisches durch das Futter und der Nahrungsaufnahme konnten mehrere Sekunden vergehen, wenn die letzte Fütterung mehrere Tage zurücklag. Andererseits wurde bei Folgegaben innerhalb weniger Minuten ein Schlag auch ohne Berührung ausgelöst, manchmal wurde dann sogar die Pinzette ohne Futter attackiert.

*H. velifer* richtete sich bei Annäherung der Nahrung auf (Abb. 3.31). Häufig konnte beobachtet werden, daß er den in geringer Entfernung mit einer Pinzette gehaltenen Fut-

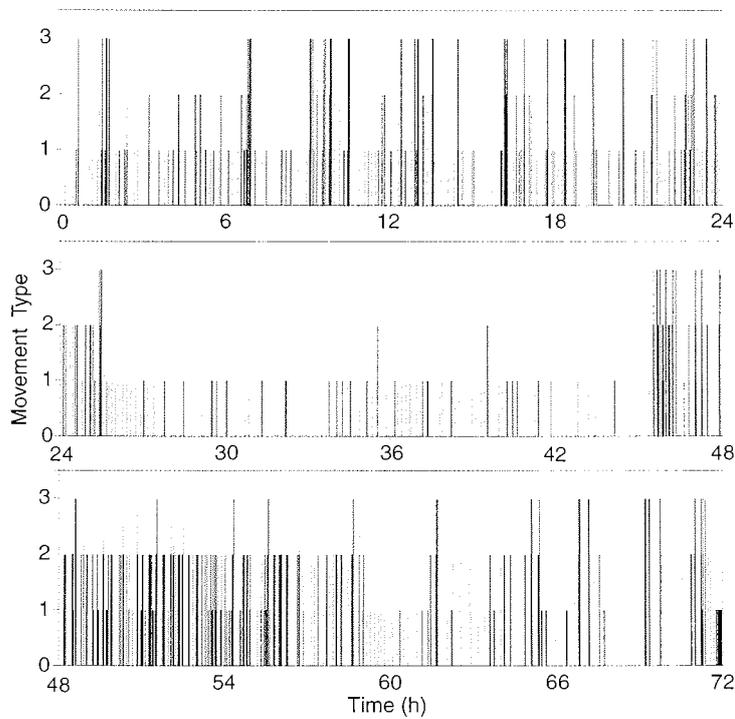


**Abb. 3.31:** *Histiodraco velifer*: Typisches Fressverhalten. Seitenansicht, schematisiert nach digitalisierten Videobildern. Ziffern geben die Zeit (in Sekunden) vor bzw. nach der Nahrungsaufnahme an; diese erfolgt bei  $t=0$ . Als Nahrung (grau) wurde Fischfilet angeboten. Man beachte das „Betasten“ der Nahrung mit der Barbel in Bild -2.24.

terbrocken mit der Barbel förmlich abtastete und erst dann zuschnappte (Dauer des Schnappens < 120 ms). Der Körper des Fisches bog sich dabei sichelförmig, die Bauchflossen blieben jedoch in der ursprünglichen Position (Abb. 3.31). Wie für *Pogonophryne* beschrieben, war die Berührung der Barbel bei einer Folgefütterung nicht mehr nötig, um einen Schlag auszulösen. Auch diese Art ingestierte die Barbel nicht bei jeder Futteraufnahme (bei 1 von 5 Versuchen). Das Fressverhalten anderer Artedidraconiden, die z.T. jahrelang in Kiel gehältert wurden (*Artedidracon oriana*, *Dolloidracon longedorsalis*) entsprach im wesentlichen dem für *H. velifer* beschriebenen.

**Fortbewegung.** Alle beobachteten *Pogonophryne* sp. lagen in der Ruhelage flächig mit dem gesamten Bauch auf dem Substrat. Nur in ca. 20% des Beobachtungszeitraumes (mehrere hundert Stunden aus Respirometerversuchen und Langzeitüberwachungen, s.u.) nahmen sie die typische Haltung der meisten benthischen Artedidraconiden und Nototheniiden ein: Diese standen erhaben auf den Ventralflossen und stützten sich mit der Caudalflosse ab, berührten also an drei Punkten das Substrat. Noch seltener benutzte *Pogonophryne* sp. die Basis der Schwanzflosse als dritten Auflagepunkt und bog die aufgefächerte Schwanzflosse in einem Winkel von ca. 45° nach oben. Die Fortbewegung einer auf dem Bauch ruhenden *Pogonophryne* erinnert an den Gang einer Schildkröte: Zunächst werden die nach hinten am Bauch anliegenden Ventralflossen leicht angehoben, langsam nach vorn gezogen und abgestützt, dann die kleine erste Rückenflosse angelegt. Schließlich schiebt sich das Tier langsam mit den Bauchflossen nach vorn. Der Bauch berührt dabei weiterhin das Substrat, Barbel und alle anderen Flossen werden nicht bewegt. Mit einer einzelnen Bewegung schiebt sich der Fisch 10-15 mm vorwärts, sie dauert ca. 6.4 s. Zwischen zwei Bewegungen vergingen im Experiment mindestens 15 s. Diese Art der Fortbewegung hinterläßt auf Weichboden charakteristische Spuren (eine Rinne mit seitlichen Abdrücken der Ventralflossen), wie sie z.B. auf Foto- und Videographien des Meeresbodens zu finden sind (EKAU & GUTT 1991).

**Aktivität (aus Langzeitbeobachtungen).** Die Ergebnisse der Respirometerversuche zeigten, daß sich Individuen der Gattung *Pogonophryne* annähernd einen Tag lang nicht von der Stelle bewegten. Um festzustellen, ob sie in diesen Perioden der Passivität tatsächlich keinerlei Bewegung ausführen, wurde eine *P. scotti* (8.5 cm Standardlänge) mit höherer zeitlicher Auflösung beobachtet, als dies bei den Respirometerversuchen möglich war. Außerdem wurde jede Art von Bewegung registriert (Abb. 3.32). Im 72 h umfassenden Beobachtungszeitraum konnten 1416 Bewegungen gezählt werden: 299 Ortsveränderungen („Typ 3“, entsprechend den im Respirometer registrierten Bewegungen), 517 Bewegungen, die einen großen Teil des Körpers einbezogen, aber nicht zu einer Veränderung der Position führten („Typ 2“), und 596 Zuckungen oder langsame Bewegungen einzelner Körperteile („Typ 1“). Im Schnitt wurden also alle  $14 \pm 73$ ,  $8 \pm 29$  bzw.  $7 \pm 9$  Minuten eine Bewegung des Typs 3, 2 bzw. 1 ausgeführt. Wie schon die hohe Standardabweichung zeigt, waren die Bewegungen des Typs 3 und 2 sehr ungleichmäßig



**Abb 3.32:** *Pogonophryne* sp.: Ergebnisse der Aktivitätsbeobachtung über 72 h. Jeder Balken gibt den Zeitpunkt einer Bewegung an. Typ 1: geringe Bewegung einzelner Körperteile (z. B. Flossenbewegung, nicht aber Kiemendeckelbewegung); Typ 2: heftigere Bewegung mit Einbeziehung eines großen Teils des Körpers; Typ 3: Bewegung mit Ortsveränderung und/oder Schwimmen.

verteilt (in Gruppen). Die maximale Pause zwischen zwei Bewegungen der jeweiligen Typen (3, 2, 1) betrug 20:01 h, 8:06 h bzw. 1:30 h, die längste Periode ohne jede Bewegung dauerte nur 51 Minuten. Atembewegungen wurden für einen kürzeren Zeitraum (4 h) bestimmt: Das Tier kontrahierte den Kiemenkorb recht regelmäßig alle 42 s einmal.



## 4. Diskussion

Die untersuchten Einzelaspekte der Ökologie von Polarmeerfischen erlauben neue Einsichten in die Leistungsfähigkeit und Anpassungen sehr unterschiedlicher Fischtaxa an die besonderen Bedingungen ihres Lebensraums. Hierbei ist die Prädisposition aufgrund stammesgeschichtlicher Herkunft von neu erworbenen Adaptationen abzugrenzen. Wegen des vergleichsweise geringen Alters der arktischen Fauna sollten in diesem Gebiet Anpassungen geringeren Spezialisierungsgrades erwartet werden als in der Antarktis. Andererseits ist die monophyletische Abstammung der Antarktische ein limitierender Faktor für bestimmte morphologische Merkmale. So wurde z.B. die Schwimmblase der Notothenioidei, die von strikt benthischen Vorfahren abstammen, nicht neu erfunden, was erhebliche Auswirkungen auf das Schwimmverhalten dieser taxonomischen Gruppe hat (EASTMAN 1993).

Die Gliederung dieses Abschnittes folgt der Ergebnisdarstellung (Aktivität, Respiration, Reizung und Verhalten), die kritische Würdigung der verwendeten Methoden erfolgt dabei innerhalb eines jeden Unterkapitels. Abschließend wird versucht, durch synoptische Betrachtung aller untersuchten Merkmale die Ökotypen der untersuchten Fischarten zu charakterisieren und die Frage zu beantworten, ob sich gemeinsame Merkmale für polare Fische finden lassen, die sie von denen anderer Klimazonen unterscheiden.

### 4.1 Aktivität und Respiration

Spontane Aktivität, Reproduktion, Wachstum und Verdauungstätigkeit haben Einfluß auf die Stoffwechselrate eines Fisches (BRETT & GROOVES 1979). Die Ruhe- oder Standard-Respirationsrate (SOC, standard oxgen consumption) gibt nur den Anteil des Gesamtstoffwechsels eines Tieres an, der für die lebenserhaltenden Funktionen benötigt wird (CLARKE 1983), also z.B. für die Aufrechterhaltung des Blutkreislaufes, der Atmung und der Zellstruktur. Der Betrag dieser Stoffwechselrate läßt daher Rückschlüsse auf den Zustand oder die energetischen Bedürfnisse eines Fisches bzw. einer Art zu. Sie summiert über verschiedene stoffwechselphysiologische Prozesse, deren Einfluß einzeln kaum meßbar wäre.

Zur Bestimmung des Ruhestoffwechsels sollte - sofern möglich - jeder der vier obengenannten Faktoren ausgeschlossen werden. Besondere Bedeutung hat hierbei die **spontane Aktivität** (KROGH 1914). Es gab daher schon früh Versuche, deren Einfluß zu bestimm-

men und durch mathematische Verfahren zu eliminieren: SPOOR (1946), FRY (1947) und BEAMISH & MOOKHERJII (1964) entwarfen Vorrichtungen, die mit unterschiedlichen technischen Ansätzen die Aktivität eines Fisches in einem Respirometer quantifizierten. Sie berechneten lineare Regressionen zwischen der Respiration und der aufgezeichneten Anzahl elektrischer Impulse, die proportional zur Aktivität waren. Aus diesen Geraden ließ sich der Standardstoffwechsel, also der Sauerstoffverbrauch bei Inaktivität, ermitteln. SPOOR (1946) entdeckte bei diesen Versuchen die große Variabilität der Bewegungshäufigkeit, sowohl bei einem einzelnen Fisch als auch beim Vergleich mehrerer Individuen. Er beschrieb auch die enorme Empfindlichkeit der von ihm untersuchten Goldfische gegenüber Störungen.

In den vergangenen Jahren hat der Fortschritt in der Meßtechnik und die Weiterentwicklung der Methoden in der Respirometrie zu immer zuverlässigeren Sauerstoffverbrauchsmessungen bei Fischen geführt (vergl. z.B. FORSTNER 1983, STEFFENSEN *et al.* 1984, KAUFMANN *et al.* 1989, STEFFENSEN 1989). Der SPOOR'sche Ansatz zur Bestimmung und Eliminierung der Spontanaktivität bei der Ermittlung des Standardstoffwechsels ist jedoch nahezu in Vergessenheit geraten. Die meisten Autoren betonen zwar die Notwendigkeit der Aktivitätsbestimmung (z.B. CLARKE 1983, 1991), vernachlässigen diesen Aspekt aber in ihrer Methodik. Folglich wurde in diesen Untersuchungen nicht der Standard-, sondern der Routine-Sauerstoffverbrauch (ROC), der eben spontane Aktivität einschließt, ermittelt. Nur für sehr träge Fische und lange Meßperioden sind die Werte für SOC und ROC nahezu gleich (s.u.), wegen der großen interspezifischen und individuellen Unterschiede in der Aktivität (SPOOR 1946, WOHLNSCHLAG 1964a, FORSTER *et al.* 1987) sind die Ergebnisse jedoch schwer vergleichbar.

Die Vernachlässigung der Aktivitätsbestimmung ist um so erstaunlicher, als die moderne Videotechnik einfache Möglichkeiten der permanenten Überwachung von Versuchstieren bietet. KAUFMANN (1983) entwickelte einen Videoprozessor, der die Kontraständerung in 256 definierten Feldern auf einem Monitor bestimmt. Beim Überqueren eines Feldes bewirkt das überwachte Tier eine Kontraständerung, die als Impuls von einem Rechner registriert wird. Der Nachteil dieser Methode liegt in der erforderlichen guten Beleuchtung, um einen ausreichenden Kontrast zwischen Versuchstier und Hintergrund zu erzeugen. Für Versuche bei Dämmer- oder Infrarotlicht, wie zur störungsarmen Untersuchung von Polarmeer- oder Tiefseefischen erforderlich, ist dieser Prozessor folglich nicht einsetzbar. VON DORRIEN (1993) verwendete daher für seine Versuche mit Polarmeerfischen ein funktionell ähnliches, aber wesentlich kontrastempfindlicheres System aus der Alarmtechnik, das allerdings nur vier Meßfelder besaß und die Bewegungshäufigkeit daher unterschätzte. Er benutzte ferner die Aktivitätsbestimmung nicht zur Ermittlung des Standardmetabolismus nach der Methode von SPOOR (1946), sondern schloß Phasen mit spontaner Aktivität von der Berechnung aus.

In der vorliegenden Arbeit wurde nun erstmals der SPOOR'sche Ansatz mit moderner Videotechnik kombiniert. Dadurch konnte nicht nur ein zuverlässiger Standard-

stoffwechsel, sondern gleichzeitig für die selben Tiere auch der Routine- und Aktivitäts-Sauerstoffverbrauch ermittelt werden (s.u.). Wie in Kap. 2 beschrieben, erfolgte die Auswertung von Videobändern, die mit starkem Zeitraffer bespielt wurden, durch persönliche Beobachtung. Diese Methode ist zwar sehr arbeitsaufwendig, erlaubt aber die zuverlässige Bestimmung des Zeitpunktes des Auftretens einer Bewegung auch bei sehr schlechten Lichtverhältnissen - unabhängig von der Lage des Fisches im Respirometer. Registriert wurden einzelne Bewegungen oberhalb einer zuvor festgelegten Intensität. Der Fehler durch die individuelle Abgrenzung einer Bewegung und die Trennung zweier aufeinanderfolgender Bewegungen ist verglichen mit der Unterschätzung der Aktivität durch automatische Verfahren gering. Individuelle Unterschiede in der Zählweise wurden vermieden, indem immer die selbe Person auswertete. Der systematische Fehler sollte also für alle Versuche gleich sein. Allerdings wurden auch mit dieser Methode nicht alle Bewegungen registriert, wie eine eingehendere Analyse der Aktivität von *Pogonophryne* sp. zeigte (Kap. 3.5, Abb. 3.32). Bei dieser sehr trägen Gattung könnten bei höherer zeitlicher Auflösung und verbessertem (aber noch zeitaufwendigerem) Meßprotokoll fast fünfmal mehr Bewegungen ermittelt werden als durch das Verfahren, das zur Auswertung der Respirometerversuche angewendet wurde. Es ist anzunehmen, daß die in den meisten Fällen gute Korrelation zwischen Aktivität und Respiration noch besser würde, wenn tatsächlich jede Bewegung (außer der Atembewegung) einbezogen würde.

Die Auswertung der Bewegungshäufigkeit und der Pausen zwischen zwei Bewegungen (Kap. 3.1) bestätigt die von vielen Autoren (z.B. FORSTER *et al.* 1987) gefundenen großen inner- und zwischenartlichen Unterschiede in der Spontanaktivität. Die mittlere und maximale Pausendauer zeigt, daß zumindest für aktivere Fische die Bestimmung eines Ruhestoffwechsels ohne Aktivitätsbestimmung (als Voraussetzung für eine Extrapolation auf null Bewegungen) nicht möglich ist. So treten bei *Boreogadus saida* keine Perioden ohne Spontanaktivität mit mehr als fünf Minuten Dauer auf. Diese Zeitspanne liegt aber bereits nahe der kleinsten zeitlichen Auflösung bisher verwendeter Respirometer, der Ausschluß von Perioden mit spontaner Bewegungsaktivität führt also selbst bei sehr langen Versuchen nicht zu einer verwertbaren Anzahl von Messwerten für den Standard-Sauerstoffverbrauch.

Abgesehen von der Aktivitätsbestimmung gibt es weitere Bedingungen, die für die Ermittlung des Ruhe-Sauerstoffverbrauchs sorgfältig beachtet werden müssen. Auch die Nichtbeachtung dieser im weiteren Verlauf diskutierten Parameter führt in der Regel zu einer erheblichen Überschätzung des Standardstoffwechsels, die Ergebnisse solcher Messungen sind für zwischenartliche Vergleiche nicht verwendbar.

**Verdauungstätigkeit** ist energieaufwendig und erhöht damit den Stoffwechsel. Die Versuchstiere sollten daher vor Beginn der Messungen leere Mägen haben. Da gerade bei Polarmeerfischen die Verdauung einer umfangreichen Mahlzeit bis zu neun Tagen dauern kann (JOHNSTON & BATTRAM 1993), sollten sie sich mindestens für diesen Zeitraum

unter kontrollierten Bedingungen in Hälterung befinden und nicht mehr gefüttert werden. Alle für die vorliegende Untersuchung verwendeten Tiere entsprachen dieser Vorgabe; in den Respirationenkammern wurden nach Versuchsende nie Kotreste gefunden (Ausnahme: Versuch zur *specific dynamic action*, s.u.).

Auch **Streß** erhöht den Stoffwechsel (HOLETON 1974) und sollte daher unbedingt reduziert werden. Polarmeerfische sind viel sensibler gegenüber Störungen als früher angenommen (CLARKE 1983). Die Fische sollten also vor Versuchsbeginn ausreichend Zeit gehabt haben, sich vom Streß durch Fang und Umsetzen zu erholen und sich an die Hälterungsbedingungen und/oder das Respirometer gewöhnen können. FORSTER *et al.* (1987) beschreiben, daß vier Tage für *Pagothenia borchgrevinki* nicht ausreichend waren, um sich „an den Untersucher und den Einschluß in einer kleinen Kammer“ zu gewöhnen. Eigene Beobachtungen zeigen, daß die Erholungsphase z.B. nach dem Fang mit geschleppten Netzen mehrere Wochen dauern kann. Viele Fische nehmen erst danach wieder Nahrung auf. Das Respirometer selbst muß vor Störungen jeder Art geschützt sein, insbesondere vor Vibrationen und Lichteinfall (SPOOR 1946). Messungen an Bord eines sich bewegenden Schiffes, wie von CHEKUNOVA (1983) durchgeführt, sind damit ausgeschlossen. An Land sollte sich das Respirometer möglichst in einem abgetrennten Raum befinden, der nach dem Start des Versuchs nicht mehr betreten werden muß. Eine direkte Beobachtung der Aktivität der Tiere, selbst oder gerade wenn sie nur sporadisch erfolgt (z.B. bei JOHNSTON *et al.* 1991a), oder die manuelle Entnahme von Wasserproben aus dem Respirometer kann also zu einer Verfälschung der Ergebnisse führen. In der vorliegenden Arbeit wurden diese Anforderungen weitgehend beachtet. Trotz der Unterbringung in einem isolierten, abgedunkelten Raum können jedoch bei Studien in Feldstationen Störungen durch Baumaschinen- (vor dem Labor in Ny-Ålesund) oder Flugverkehr (in McMurdo) nicht ganz ausgeschlossen werden.

Die Eigenschaften des zur Hälterung und Messung verwendeten Wassers sollten möglichst den *in situ*-Bedingungen entsprechen. Dies gilt bei den kaltstenothermen Fischen der Polarmeere insbesondere für die Temperatur. Untersuchungen bei stark abweichenden Temperaturen sind aus ökologischer Sicht sinnlos, weil die Versuchstiere nicht an diese angepaßt sind (CLARKE 1991). Durch die Hälterung in Durchflußsystemen konnte diese Bedingung während der Stationsaufenthalte weitgehend erfüllt werden. Die Wassertemperaturen für die Versuche in McMurdo lagen jedoch deutlich höher, als nach Literaturangaben zu erwarten wäre. Der McMurdo Sound soll nach LITTLEPAGE (1965) ganzjährig eine Wassertemperatur von -1.7 bis -1.9 °C aufweisen. Tatsächlich steigt sie jedoch im Spätsommer (Mitte Februar) in Küstennähe auf -1.30 °C (Minimum direkt unter dem Eis) bis -0.81 °C (Maximum in 20 m Tiefe, unmittelbar über dem Boden, KUIPER & ZIMMERMANN unveröffentlicht aus einer 24h CTD-Meßphase in ca. 250 m Entfernung von der Küstenlinie Ross Islands). Die Fische der Flachwassergebiete des McMurdo Sound sind also erheblich größeren saisonalen Temperaturschwankungen ausgesetzt als allgemein angenommen. Die Versuchstemperaturen wichen bei allen Experimenten

nicht mehr als 0.5 °C von den *in situ*-Bedingungen ab. Auch die Temperaturen im Kieler Labor entsprachen mit 0-1 °C etwa den Temperaturen des Lebensraums der untersuchten Fische: *Pogonophryne* sp. lebt fast ausschließlich tiefer als 500 m im Einfluß des Warmen Tiefenwassers (WDW).

Eine lange Hälterung der Versuchstiere vor Beginn der Messungen wirkt sich positiv auf die Reduzierung des Stresses aus. Für Untersuchungen an Fischen, die wie *Pogonophryne* sp. mit einem Forschungsschiff gefangen wurden, ist eine Langzeithälterung Voraussetzung für die Durchführung solcher Messungen im heimischen Labor. Andererseits ist denkbar, daß eine langfristige Hälterung Veränderungen im Verhalten und in der Aktivität bewirkt, die Daten solcher Fische also nicht mehr auf Freilandbedingungen übertragbar sind. So beschreiben HOLETON (1974), STEFFENSEN *et al.* (1994) und HOP & GRAHAM (1995) die von ihnen auf Feldstationen untersuchten *Boreogadus saida* als hochaktiv (d.h. es traten kaum Phasen ohne spontane Aktivität auf), ähnlich zu den Ergebnissen dieser Arbeit. HOP & GRAHAM (1995) und CHRISTIANSEN & SOEBORG (Tromsø, pers. Mitteilung 1996) berichten dagegen, daß Polardorsche, die mehr als fünf Monate gehältert wurden oder sogar in Gefangenschaft heranwuchsen, sich über mehrere Stunden reglos am Boden des Respirometers aufhielten. Die Routine-Stoffwechselrate reduzierte sich dadurch jedoch nicht, wie zu erwarten gewesen wäre (dies könnte mit der Veränderung der Temperatur im Vergleich zu Freilandbedingungen zusammenhängen). Für die Bestimmung eines naturnahen Sauerstoffverbrauchs wäre es daher optimal, die Versuchstiere in Reusen (aktivere Fische) oder mit Hilfe von Tauchern (träge Flachwassertiere, die keine Reuse aufsuchen) in der Nähe von Landstationen zu fangen. Beim Einsatz geschleppter Netze von Hochseeschiffen aus (für träge, tiefliebende Fische) müßten die Versuchstiere kurz nach dem Fang auf eine Landstation gebracht werden. Dort können die Messungen dann nahezu ungestört durchgeführt werden. Es ist möglich, daß die jahrelange Hälterung der in dieser Arbeit untersuchten *Pogonophryne* sp. einen Einfluß auf die ermittelte sehr niedrige Aktivität dieser Gattung hatte. Selbst für *Pagothenia borchgrevinki* ist eine Veränderung des Verhaltens während der nur 3-6 Wochen dauernden Hälterung, die zur Einstellung eines Norm-Hungerzustandes unabdingbar war, nicht auszuschließen: Freilandbeobachtungen belegen, daß diese Art mit der Eisunterseite assoziiert ist und niemals (wie in der Respirometerskammer) am Boden ruht (JANSSEN *et al.* 1991).

Ein Beispiel für den Einfluß optimierter Versuchsbedingungen auf den ermittelten Standardstoffwechsel ist die Arbeit von JOHNSTONE *et al.* (1993). Sie untersuchten wie BALDWIN (1924) und CHEKUNOVA (1979) (beide zitiert nach JOHNSTONE *et al.* 1993) den Sauerstoffverbrauch von Makrelen (*Scomber scombrus*) und Heringen (*Clupea harengus*), verbesserten jedoch die Hälterungs- und Versuchsbedingungen sehr sorgfältig, um Streß zu minimieren. Die Respirometersmessung selbst wurde mit kleinen Fischgruppen in großen ringförmigen Respirometern durchgeführt, was offensichtlich zur weiteren Beruhigung der Tiere und zur Senkung des Sauerstoffverbrauchs beitrug („positiver Grup-

peneffekt“, SCHUETT 1933). Die von JOHNSTONE *et al.* (1993) ermittelten Routineraten betragen so nur 12-48% der früheren Werte. Eine Reduzierung der ermittelten Ruhe-Sauerstoffverbräuche aufgrund Methodenoptimierung wurde auch bei *Boreogadus saida* erreicht, indem die Messung mit mehreren Tieren in kleinen Gruppen durchgeführt wurde (HOP & GRAHAM 1995), analog zu ihrem Verhalten in Freiheit (CRAWFORD & JORGENSEN 1993).

Auch der Versuchsaufbau muß so beschaffen sein, daß jede vermeidbare Beeinträchtigung des Wohlbefindens des Tieres ausgeschlossen wird. Die Respirationkammer muß ausreichend Platz bieten, damit sich der Fisch frei bewegen und einen Fluchttrieb abbauen kann (VON DORRIEN 1993). Sie sollte über einen ebenen Boden verfügen, weil Tunnelrespirometer eine unnatürliche Körperhaltung erzwingen. In dieser Untersuchung wurden Kammern in Form flacher, stehender Zylinder verwendet, die diese Bedingungen erfüllen.

Das Respirometer selbst sollte dem *intermittent flow*-Typ entsprechen, weil es, wie STEFFENSEN (1989) überzeugend darlegt, die Vorteile von Durchflußsystemen (lange mögliche Versuchsdauer) mit denen von geschlossenen Kammern (hohe Meßpräzision) verbindet. Die Nachteile beider Systeme werden gleichzeitig minimiert: Streß durch Sauerstoffmangel und Anreicherung von Stoffwechselprodukten bei geschlossenen Kammern - insbesondere bei Polarmeertieren, die im Freiland nie hypoxischen Bedingungen ausgesetzt sind - , bzw. Durchmischungsprobleme bei offenen Systemen. Diese Nachteile können bei beiden herkömmlichen Systemen zu einer erheblichen Überschätzung des Standardverbrauchs führen (STEFFENSEN 1989). Im hier verwendeten *intermittent flow*-Respirometer sank die Sauerstoffsättigung in den für weitere Berechnungen verwendeten Versuchen nie unter 89%. Der geringe zeitliche Versatz zwischen einer erhöhten Aktivität und der Messung des maximalen Sauerstoffverbrauchs (4-10 min) läßt außerdem auf eine sehr gute Durchmischung schließen: STEFFENSEN (1989) berechnet je nach Austauschrate für offene Systeme Zeiten zwischen 10 und 92 min bis zur Einstellung eines Äquilibriums.

Um eine gute Stabilität der Verbrauchs-Meßwerte zu erreichen, wird häufig über einen längeren Versuchszeitraum (>15 min) integriert und gemittelt. Kurze Phasen spontaner Aktivität und die Reaktion im Sauerstoffverbrauch können dann jedoch nicht hinreichend präzise erfaßt werden. Im vorliegenden Fall mußte die Dauer der Meßintervalle auch für die Reizungsversuche (s.u.) stark reduziert werden. Um trotzdem eine ausreichende Genauigkeit der Messung zu erreichen, wurde die Steuerung des Respirometers so modifiziert, daß in einer zwei Minuten-Periode mehrere tausend Meßwerte gemittelt wurden. Kürzere Intervalle waren nicht realisierbar, weil durch die Trägheit der polarographischen Sauerstoffsonde und des Temperaturfühlers bei sehr niedrigen Temperaturen die Streuung der Meßwerte stark zunahm. STEFFENSEN *et al.* (1994) umgingen dieses Problem, indem sie die Sauerstoffsonde auf 25 °C heizten. Der apparative Aufwand war

jedoch erheblich, und Fehler, die durch eine Erwärmung des zu messenden Wassers auftraten, sind nicht ganz auszuschließen.

Das für diese Untersuchung verwendete Respirometer erfüllte also beide wesentlichen Forderungen von KAUFMANN *et al.* (1989) an die technische Weiterentwicklung der Sauerstoff-Verbrauchsmessung aquatische Tiere: Einerseits war die zeitliche Auflösung mit zwei Minuten sehr hoch, andererseits waren lange Versuchsdauern ohne Unterbrechung der Messungen (hier: über 400 h) möglich.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Methode der Rückrechnung des Sauerstoffverbrauchs auf einen Ruhewert ohne Aktivität seit den sechziger Jahren nicht mehr verwendet wurde. Dies trifft nur mit folgender Einschränkung zu: Einige Untersuchungen wurden mit Schwimmrespirometern durchgeführt (z.B. STEFFENSEN *et al.* 1994), d.h. der Fisch wurde gezwungen, gegen eine zunehmende Strömung anzuschwimmen, um seine Position im Respirometer zu halten. Viele Autoren erhöhten die Strömungsgeschwindigkeit bis zur Erschöpfung des Tieres und versahen das Respirometer am „unteren“ Ende mit einem elektrisch geladenen Gitter, um die Schwimmleistung zu erhöhen (z.B. FORSTER *et al.* 1987, JOHNSTON *et al.* 1991a). Der Standardstoffwechsel wurde dann durch eine Extrapolation auf den Zustand ohne Strömung ermittelt. Tatsächlich wurde in diesen Versuchen jedoch nicht der Einfluß der *spontanen*, sondern der einer *erzwungenen* Aktivität ermittelt. Das Versuchstier wurde dadurch mit Sicherheit gestreßt (BUSHNELL *et al.* 1994), und der Einfluß dieser Größe auf den Standardstoffwechsel ist kaum abschätzbar. BUSHNELL *et al.* (1994) ermittelten an identischen Tieren mit einem Schwimmrespirometer einen rund 20% höheren Standardstoffwechsel als mit einem *intermittent flow*-Respirometer (STEFFENSEN *et al.* 1994). Neben dem erhöhten Streß diskutieren BUSHNELL *et al.* (1994) auch die Möglichkeit des unkontrollierten Auftretens erhöhter Spontanaktivität in Phasen geringer Strömungsgeschwindigkeit. Dies verdeutlicht, daß selbst in Schwimmrespirometern die Bestimmung spontaner Aktivität unabdingbar ist.

#### ***Vergleich mit bisherigen Werten und Vergleich der Methoden***

In Tab. 4.1 sind die Ergebnisse verschiedener Respirationmessungen vor allem für Fische kalter Gewässer (also der Polarregionen und der Tiefsee) zusammengestellt. Sie liegen z.B. für Antarktische Fische zwischen  $8.1 \text{ mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für eine *Pogonophryne* sp. (diese Arbeit) und  $110 \text{ mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$  für eine subantarktische *Notothenia cyanobrancha* (HUREAU 1966 nach WELLS 1987). Mit nahezu jeder neuen Untersuchung wurden die Verbrauchsraten einer Art nach unten korrigiert: z.B. bestimmte WOHL-SCHLAG (1964a nach WELLS 1987) für *Trematomus hansonii* eine mittlere Respirationrate von fast  $60 \text{ mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kgWW}^{-1}$ , MORRIS UND NORTH (1984) dagegen nur ungefähr 50% dieses Werts (trotz einer höheren Temperatur). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit ermittelten Standard-Sauerstoffverbräuche sind abermals zwischen 21% (*Pago-*

**Tab. 4.1:** Standard- (SOC) und Routine-Sauerstoffverbrauch (ROC) verschiedener mariner Fischarten. Angegeben sind Art, Meßtemperatur, Anzahl der Messungen, Gewicht (bzw. Gewichtsbereich), Sauerstoffverbrauch (als Bereich, wenn keine Angabe zur Gewichtsabhängigkeit gemacht wurde, sonst berechnet für ein Standardgewicht von 50 und 100g) und Quelle. (Fortsetzung nächste Seite)

Art	Temp. (°C)	n	WW (g)	O <sub>2</sub> -Verbrauch (mg O <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> kg WW <sup>-1</sup> )			Quelle
				Mittelw.	50g	100g	
<b>Antarktis</b>							
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	0.5 bis 1.7		1000	45.2			RALPH & EVERSON 1968*
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	1		1000	28.2			HEMMINGSSEN & DOUGLAS 1970*
<i>Chaenocephalus aceratus</i> , ROC	0 bis 1.2	17		23.5			HOLETON 1970
<i>Chaenocephalus aceratus</i> , Min.				13.9			HOLETON 1970
<i>Chaenocephalus aceratus</i> , Max.				28.0			HOLETON 1970
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	11		200	68.4			HUREAU 1966*
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	3.0 bis 6.7		200	79.7			HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Gymnodraco acuticeps</i>	-1.8	5	74.4	46.7			WELLS 1987
<i>Gymnodraco acuticeps</i> , SOC	-0.6	1	87.2	34.4			diese Arbeit
<i>Harpagifer georgianus</i> , SOC	3	16	0.17-8.1	30.3	25.8		MORRIS & NORTH 1984
<i>Harpagifer georgianus</i> , ROC	3			29.3	23.3		MORRIS & NORTH 1984
<i>Lycodichthys dearboni</i>	-1				20.4		WOHLSCHLAG 1963
<i>Lycodichthys dearboni</i>	-1.8	15	32.2	16.8			WELLS 1987
<i>Notothenia angustifrons</i> , SOC	3	19	0.12-44.7	71.9	64.3		MORRIS & NORTH 1984
<i>Notothenia angustifrons</i> , ROC	3			100	91.1		MORRIS & NORTH 1984
<i>Notothenia coriiceps</i>	0.5 bis 1.7		1000	55.2			RALPH & EVERSON 1968*
<i>Notothenia coriiceps</i>	0.5	2	1000	28.7			HOLETON 1970*
<i>Notothenia coriiceps</i>	0				86.1		HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Notothenia coriiceps</i> , Sommer	0	56	1.6-1850	31.0	27.5		JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Notothenia coriiceps</i> , Winter	0	57	0.9-1850	27.6	23.4		JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Notothenia coriiceps</i>	0 bis 1	8	190	68.0			JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Notothenia coriiceps</i>	0	9	22-63		26		JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Notothenia coriiceps</i> , Winterakk.	-1.0 bis -0.5	12			32.7		JOHNSTON & BATTRAM 1993
<i>Notothenia coriiceps</i> , Sommerakk.	0 bis 0.9	12			32.9		JOHNSTON & BATTRAM 1993
<i>Notothenia cyanobranchna</i>	9		200	110			HUREAU 1966*
<i>Notothenia gibberifrons</i>	0.5	6	470	23.0			HOLETON 1970*
<i>Notothenia gibberifrons</i>	0				63.5		HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Notothenia magellanica</i>	10.5		200	93.2			HUREAU 1966*
<i>Notothenia magellanica</i>	5.5		200	97.3			HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Notothenia nudifrons</i>	0				43.1		HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Notothenia nudifrons</i> , SOC	3	9	0.18-35.7	71.9	64		MORRIS & NORTH 1984
<i>Notothenia nudifrons</i> , ROC	3			100.2	91		MORRIS & NORTH 1984
<i>Notothenia rossii</i>	10		400	100			HUREAU 1966*
<i>Notothenia rossii</i>	0		1000	38.2			RALPH & EVERSON 1968*
<i>Notothenia rossii</i>	5.2		400	91.8			HUREAU <i>et al.</i> 1977*
<i>Notothenia rossii</i> , SOC	3	18	1.42-708	70.9	53.9		MORRIS & NORTH 1984
<i>Notothenia rossii</i> , ROC	3			83.4	63.9		MORRIS & NORTH 1984
<i>Pagetopsis macropterus</i>	0		76	16.9-31.0			HEMMINGSSEN <i>et al.</i> 1969*
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	-1				56.2		WOHLSCHLAG 1964a*
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	-1.8	13	108	48.4			WELLS 1987
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> , SOC	0.7 bis -0.3	6	45.3- 135	25.9- 52.7	36.0	38.3	diese Arbeit
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	0-1.2	1		24.8			HOLETON 1970
<i>Pogonophryne scotti</i>	-1	7		42.3	28.3		SAINT PAUL <i>et al.</i> 1988
<i>Pogonophryne sp.</i> , SOC	0.9 bis 1.3	4	13.6- 124	8.1-13.5	10.1	10.0	diese Arbeit
<i>Pseudochaenichthys georgianus</i>	1		35.7	39.5			HEMMINGSSEN <i>et al.</i> 1969*
<i>Trematomus bernacchii</i>	-1				42.3		WOHLSCHLAG 1964a*
<i>Trematomus bernacchii</i>	-1.8	20	178	49.6			WELLS 1987
<i>Trematomus bernacchii</i> , SOC	0.2	1	55.2	12.5			diese Arbeit
<i>Trematomus pennellii</i>	-1.8	5	183	43.2			WELLS 1987
<i>Trematomus hansonii</i>	-1				58.9		WOHLSCHLAG 1964a*
<i>Trematomus hansonii</i> , SOC	3	22	0.07-90.1	31.3	25.9		MORRIS & NORTH 1984
<i>Trematomus hansonii</i> , ROC	3			32.1	25.9		MORRIS & NORTH 1984
<i>Trematomus hansonii</i>	-1.8	6	145	65.1			WELLS 1987
<i>Trematomus lönnbergi</i>	-1				38.0		WOHLSCHLAG 1964a*
<i>Trematomus lönnbergi</i>	-1.8	3	158	34.8			WELLS 1987
<i>Trematomus nicolai</i>	-1.8		114	34.4			WELLS 1987

**Tab. 4.1 (Fortsetzung):** Die Daten sind nach Art und Untersuchungsjahr sortiert. Die Nomenklatur der antarktischen Fische entspricht GON & HEEMSTRA (1990). Winter-/Sommerakk.: an Winter- oder Sommerbedingungen angepaßte Tiere, SOC/ROC: Standard-/Routinerate nach Angabe des Autors, Max./Min.: minimale bzw. maximale Verbräuche. \* zitiert nach WELLS 1987, \*\* zitiert nach GAGE 1991.

Art	Temp. (°C)	n	WW (g)	O <sub>2</sub> -Verbrauch (mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> kgWW <sup>-1</sup> )		Quelle
				Mittelw.	50g 100g	
<b>Arktis</b>						
<i>Anarhichas minor</i> . SOC	2.7	1	27.7	35.3		diese Arbeit
<i>Artedellius atlanticus</i>	0	17	10	12.5		VON DORRIEN 1993
<i>Artedellius uncinatus</i>	0	4	10	18.3		VON DORRIEN 1993
<i>Boreogadus saida</i>	-1.5				40.9	HOLETON 1974
<i>Boreogadus saida</i>	0	2	9.5-17.4	68.5-67.4		VON DORRIEN 1993
<i>Boreogadus saida</i>	4.5	2	48-58		96.7 84.2	STEFFENSEN <i>et al.</i> 1994
<i>Boreogadus saida</i> . juvenile	0.4	12	6.53	50.1		HOP & GRAHAM 1995
<i>Boreogadus saida</i> . juvenile		6	14.4	51.0		HOP & GRAHAM 1995
<i>Boreogadus saida</i> . juvenile	2.7	12	8.09	75.3		HOP & GRAHAM 1995
<i>Boreogadus saida</i> . juvenile	0.1	19	7.31	88.8		HOP & GRAHAM 1995
<i>Boreogadus saida</i> . juv. (group)	1.2	349	20.2	67.8		HOP & GRAHAM 1995
<i>Boreogadus saida</i> . SOC	5	10	38	47.0		CHRISTIANSEN & SOEBORG, Tromsø, pers. Mitt. 1996
<i>Boreogadus saida</i> . SOC	-0.5	10	42	43.0		CHRISTIANSEN & SOEBORG, Tromsø, pers. Mitt. 1996
<i>Boreogadus saida</i> . SOC	2	1	110	17.2		diese Arbeit
<i>Gadus morhua</i>		8			76.5 61.0	STEFFENSEN <i>et al.</i> 1994
<i>Gadus morhua</i> . SOC	4		152	66.2		BUSHNELL <i>et al.</i> 1994
<i>Gadus morhua</i> . ROC				76.1		BUSHNELL <i>et al.</i> 1994
<i>Gadus ogac</i>		8			83.8 64.8	STEFFENSEN <i>et al.</i> 1994
<i>Gadus ogac</i> . SOC			180	63.1		BUSHNELL <i>et al.</i> 1994
<i>Gadus ogac</i> . ROC				76.1		BUSHNELL <i>et al.</i> 1994
<i>Gymnelus viridis</i> . <i>Lycodes turneri</i> . <i>L. mucosus</i>		24			8.7 15.4	HOLETON 1974
<i>Liparis atlanticus</i> . <i>L. keofoedi</i>	-1.5	4			5.7 9.5	HOLETON 1974
<i>Lycodes euidopleurostictus</i>	0	5			10.8	VON DORRIEN 1993
<i>Lycodes pallidus</i>	0	10			7.5	VON DORRIEN 1993
<i>Lycodes reticulatus</i>	0	14			35.0	VON DORRIEN 1993
<i>Lycodes semimudus</i>	0	3			13.4	VON DORRIEN 1993
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	-1.5				28.3	HOLETON 1974
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	3.5	9	27-164		30.0	JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	7	9	27-164		48.0	JOHNSTON <i>et al.</i> 1991a
<i>Myoxocephalus scorpius</i> . Winterakk.	5	12			26.7	JOHNSTON & BATTRAM 1993
<i>Myoxocephalus scorpius</i> . Sommerakk.	15	5			42.8	JOHNSTON & BATTRAM 1993
<i>Myoxocephalus scorpius</i>		9			54.8 45.4	STEFFENSEN <i>et al.</i> 1994
<i>Myoxocephalus scorpius</i> . SOC	2.0 bis 2.8	4	33-175	16.3-68.2	23.2 42.5	diese Arbeit
<b>Tiefsee</b>						
<i>Bathylagus antarcticus</i>	0.5	26	1.3-53.0	25.7		TORRES & SOMERO 1988
<i>Bathylagus antarcticus</i> . Min.				10.1		TORRES & SOMERO 1988
<i>Benthabella elongata</i>	0.5	1	35.3	52.9		TORRES & SOMERO 1988
<i>Benthabella elongata</i> . Min.				32.9		TORRES & SOMERO 1988
<i>Caudophrynidae</i> sp.	5	1	28.1	4.8		COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Chiasmodon niger</i>	5	1	76.6	38.7		COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Coryphaenoides (Nematonurus) armatus</i>		2		3.9-5.3		SMITH 1978**
<i>Coryphaenoides (Nematonurus) armatus</i>		1		4.4		SMITH 1978**
<i>Coryphaenoides acrolepis</i>		1		3.4		SMITH & HESSLER 1974**
<i>Cyanomacrurus piriei</i>	0.5	1	1.8	22.9		TORRES & SOMERO 1988
<i>Cyanomacrurus piriei</i> . Min.				17.1		TORRES & SOMERO 1988
<i>Cyclothone microdon</i>	0.5	3	0.53-1.03	22.9		TORRES & SOMERO 1988
<i>Cyclothone microdon</i> . Min.				15.7		TORRES & SOMERO 1988
<i>Electrona antarctica</i>	0.5	47	1.0-13.8	60.0		TORRES & SOMERO 1988
<i>Electrona antarctica</i> . Min.				31.4		TORRES & SOMERO 1988
<i>Epratrrelas deani</i>		1		3.1		SMITH & HESSLER 1974**
<i>Gymnoscopelus braueri</i>	0.5	18	1.5-21.3	37.1		TORRES & SOMERO 1988
<i>Gymnoscopelus braueri</i> . Min.				22.9		TORRES & SOMERO 1988
<i>Gymnoscopelus opisthopterus</i>	0.5	15	7.1-40.0	31.5		TORRES & SOMERO 1988
<i>Gymnoscopelus opisthopterus</i> . Min.				18.6		TORRES & SOMERO 1988

Tab. 4.1 (Fortsetzung): Legende siehe vorige Seiten.

Art	Temp. (°C)	n	WW (g)	O <sub>2</sub> -Verbrauch (mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> kgWW <sup>-1</sup> )			Quelle
				Mittelw. 50g 100g			
<b>Tiefsee (Fortsetzung)</b>							
<i>Melanocetus johnsoni</i>	5	8	1.2-99.9	8.3-37.9			COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Melanocetus johnsoni</i>	5		30.2	17.0			COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Melanocetus johnsoni</i>	5			15.6	11.6	8.3	COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Melanostigma gelatinosum</i>	0.5	1	47.2	30.0			TORRES & SOMERO 1988
<i>Melanostigma gelatinosum</i> , Min.				17.1			TORRES & SOMERO 1988
<i>Oneirodes</i> sp.	5	1	53.4	6.9			COWLES & CHILDRESS 1995
<i>Paromitra crassiceps</i>	0.5	1	4.5	40.0			TORRES & SOMERO 1988
<i>Paromitra crassiceps</i> , Min.				20.0			TORRES & SOMERO 1988
<i>Sebastolobus altivelis</i> , adult		4		3.9-4.6			SMITH & BROWN 1983**
<i>Sebastolobus altivelis</i> , juvenile		2		38.0-49.2			SMITH & BROWN 1983**
<i>Stomias danae</i>	5	1	13.8	41.6			COWLES & CHILDRESS 1995
<b>Tropen</b>							
<i>Cirrhitichys bleekeri</i> , juvenile	25	3				64.2	JOHNSTON & BATRAM 1993
<i>Coryphaena hippurus</i> , juvenile	27	1	0.9	450			WALLER 1989
<i>Cubiceps whiteleggi</i>	27	10	1.3	650			WALLER 1989
<i>Cyprinodon variegatus</i>	30	14	2.14	880			PETERSEN 1990
<i>Poecilia latipinna</i>	30	14	1.24	550			PETERSEN 1990

*thenia borchgrevinki*) und 58% (*Boreogadus saida*) niedriger als die bisher niedrigsten Werte für die gleichen Arten.

Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen lassen sich, wie bereits beschrieben, im wesentlichen durch Unterschiede in der Methodik erklären. Nur VON DORRIEN (1993) quantifizierte die spontane Aktivität seiner Versuchstiere, alle anderen Autoren schätzten diese höchstens ab. So geben z.B. JOHNSTON *et al.* (1991a) an, die von ihnen untersuchten antarktischen *Notothenia coriiceps* (= *neglecta*), borealen *Myoxocephalus scorpius* und tropischen *Paracirrhites forsteri* hätten sich während der Messung nicht bewegt. Dieser Zeitraum umfaßte 30-60 min für die eigentliche Bestimmung der Sauerstoffkonzentration zuzüglich der fünffachen Zeit zur Einstellung eines Äquilibrium (im Durchflußrespirometer), also insgesamt ca. 1-3 Stunden. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit darf diese Beobachtung angezweifelt werden: Selbst die trägsten untersuchten Fische bewegten sich im Mittel alle 22 min (vergl. Tab. 3.1). Dies legt den Schluß nahe, daß die Spontanaktivität zumeist deutlich unterschätzt wurde.

In den meisten Fällen wurde also keine Standard- (SOC) sondern eine Routinerate (ROC) bestimmt. Diese entspricht jedoch nur bei sehr trägen Fischen und bei Berücksichtigung langer Eingewöhnungszeiten ungefähr dem Standardstoffwechsel. Bei *Pagothenia borchgrevinki* liegt nach Ergebnissen der vorliegenden Arbeit der ROC um 118 bis 265% über dem SOC, bei *Boreogadus saida* sogar bis zu 670% (vergl. Abb. 3.8). Die „Standardverbräuche“ der Literatur entsprechen daher erwartungsgemäß eher den hier ermittelten Routineraten als den echten Ruheraten.

Die schon 1963 von WOHLSCHLAG ermittelten und von WELLS (1987) bestätigten sehr niedrigen Routineraten des Zoarciden *Lycodichthys* (= *Rhigophila*) *dearborni* werden bis heute von vielen Autoren einer fehlenden Kälteanpassung des Stoffwechsels zugeschrieben (z.B. EASTMAN 1993, s.u.). Viel wahrscheinlicher ist jedoch, daß bei dieser sehr trägen Art der gemessene Routinestoffwechsel dem Standardstoffwechsel gut entspricht. Diese Hypothese kann allerdings nur durch gleichzeitige Erfassung von Aktivität und Respiration geprüft werden. Daß aber selbst innerhalb einer taxonomischen Gruppe wie den Zoarciden mit vermeintlich ähnlicher Lebensweise große Unterschiede in der Aktivität und in der Stoffwechselrate bestehen, zeigt VON DORRIENS (1993) Untersuchung an arktischen Arten (*Lycodes* sp. in Tab 4.1). Eine Pauschalierung für ein Taxon, einen Habitus oder Ernährungstyp ist also nicht zulässig, vielmehr muß die Lebensweise jeder Art sorgfältig untersucht werden.

Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Sauerstoffverbräuche gehören zu den niedrigsten Ruheraten, die je für Fische dieser Gewichtsgrößenordnung ermittelt wurden. Sie unterschreiten den von BRETT & GROOVES (1979) angegebenen Minimalwert von ca. 20 mgO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kgWW<sup>-1</sup> deutlich. Lediglich die Sauerstoffverbräuche einiger Tiefseefische liegen unter den Raten der Polarmeerfische. Dies ist um so erstaunlicher, als in kaum einer Untersuchung an Bewohnern der Tiefsee auch nur annähernd die oben aufgeführten Bedingungen zur Bestimmung von Standard-Respirationsraten beachtet wurden. Ferner unternehmen zumindest die mesopelagischen Vertreter ausgedehnte Vertikalwanderungen, sind also eher aktiv. Nach den Erfahrungen bisheriger Untersuchungen ist daher zu erwarten, daß die SOC von Tiefseefischen bei einer Messung mit den hier verwendeten Methoden noch deutlich niedriger ausfallen würde.

Nach SULLIVAN & SOMERO (1980) sind die niedrigen Stoffwechselraten von Tiefseetieren durch eine Anpassung des Metabolismus an den hohen Druck zu erklären und keine Adaptation an niedrige Temperaturen. Auch aus den vergleichsweise niedrigen Standard-Sauerstoffverbräuchen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tiere läßt sich nicht ableiten, daß Polarmeerfische generell gegenüber Vertretern anderer Klimate erniedrigte Stoffwechselraten aufweisen, da keine mit ähnlichen Methoden ermittelten Vergleichsdaten vorliegen. Bislang ist also nicht feststellbar, ob der Metabolismus poikilothermer Tiere nur eine Funktion der Lebensraumtemperatur ist, oder ob es kompensierende Anpassungen gibt, die diese Rate im Vergleich zum theoretisch erwarteten Wert erhöhen.

#### **Gewichtsabhängigkeit**

Der Sauerstoffverbrauch eines Fisches ist abhängig von dessen Gewicht. Literaturwerte für die mittlere Steigung der Regressionskurve zwischen Körpergewicht und Respiration (s. Kap. 2) liegen zwischen 0.6 und 1.0 (BEAMISH 1978, MORRIS & NORTH 1984, WIESSER 1985); der von vielen Autoren zur Gewichtskorrektur ihrer Sauerstoffverbrauchs-

werte verwendete Standardfaktor beträgt 0.8 (WINBERG 1956). Für den Standardstoffwechsel von *Myoxocephalus scorpius* wurde in der vorliegenden Arbeit mit 1.87 ein außergewöhnlich hoher Exponent ermittelt (vergl. Abb. 3.6). Wegen der sehr geringen Anzahl Meßpunkte (n=4) sollte dieser Wert vorsichtig interpretiert werden. Das ausgezeichnete Bestimmtheitsmaß bei einem nicht zu kleinen Gewichtsbereich läßt andererseits nicht zu, den Wert für den größten Fisch einfach zu eliminieren, obwohl das Verhalten dieses Tieres mehrfach als ungewöhnlich gekennzeichnet wurde. Es ist denkbar, daß die Gewichtsabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs nicht konstant ist, sondern innerhalb eines weiten Bereiches in Abhängigkeit von der Temperatur oder der Jahreszeit schwankt (CLARKE 1983). JOHNSTON & BATTRAM (1993) ermittelten für winter- und sommeradaptierte *Notothenia coriiceps* (= *neglecta*) unterschiedliche Werte für den Exponenten, sie betragen 0.76 bzw. 0.82. In jedem Fall sollte die Gewichtsabhängigkeit für jede einzelne Art innerhalb einer Untersuchung überprüft und nicht ein Standardfaktor verwendet werden, denn der Fehler wäre im vorliegenden Fall erheblich.

Nach den Ergebnissen dieser Untersuchung ist auch die Steigung der Regressionsgeraden zwischen Aktivität und Respiration positiv mit dem Gewicht des Fisches korreliert. Ein großer Fisch benötigt danach also mehr Energie für eine Bewegung als ein kleiner. Dies widerspricht scheinbar den Literaturangaben, nach denen der Energiebedarf für das Zurücklegen einer Strecke sowohl absolut (pro Streckeneinheit) als auch relativ (in Bezug auf die Körperlänge) mit dem Gewicht abnimmt (z.B. KAUFMANN & WIESER 1992). Die verwendeten Methoden sind jedoch schwer zu vergleichen: Eine Quantifizierung der Strecke oder der Schwimmdauer pro Bewegung war in meiner Arbeit nicht durchführbar, ein großer Fisch könnte mit einer einzelnen Bewegung absolut wie pro Körpergewichtseinheit wesentlich mehr Arbeit leisten als ein kleiner, was die Zunahme des Sauerstoffverbrauchs pro Bewegung mit dem Gewicht erklären würde.

#### *Aerobic factorial scope for activity*

Der absolute *aerobic factorial scope for activity* gibt den Quotienten aus Aktivitäts- und Standardstoffwechsel an (FRY 1971). Er bezeichnet den für Aktivität zur Verfügung stehenden Anteil des Gesamtstoffwechsels; wenn Polarmeerfische generell eine geringe Aktivität besitzen, müßten sie auch einen erniedrigten absoluten *scope for activity* aufweisen (FORSTER *et al.* 1987). Die meisten Autoren bestimmen den Aktivitätsstoffwechsel, indem sie das Versuchstier in einem Schwimmrespirometer einer maximalen Strömung aussetzen (FORSTER *et al.* 1987, JOHNSTON *et al.* 1991a). In der vorliegenden Untersuchung wurde dagegen aus dem mittleren Sauerstoffverbrauch für 3-8 Phasen mit maximaler Aktivität ein „naturnaher“ oder spontaner Aktivitätsstoffwechsel bestimmt, der *scope for activity* also im Vergleich zu anderen Arbeiten deutlich unterschätzt. Die ermittelten Werte, von minimal 1.2 für einen trägen *Myoxocephalus scorpius* und maximal 8.3 für *Boreogadus saida*, zeigen zwar große individuelle Unterschiede, liegen aber

in der Größenordnung der Literaturwerte: CLARKE (1983) gibt für verschiedene Knochenfische einen Bereich von 5 (typischer Nototheniide) bis 12 (Salmonide) an. FORSTER *et al.* (1987) fanden für *Pagothenia borchgrevinki* einen Faktor von 3.9 bis 5.7 (meine Werte für die gleiche Art: 1.8-5.0), BUSHNELL *et al.* (1994) für *B. saida*  $2.4 \pm 0.2$ , JOHNSTON *et al.* (1991a) für *Notothenia coriiceps* (= *neglecta*) von  $5.7 \pm 1.9$  und COWLES & CHILDRESS (1995) für Tiefsee-Anglerfische (*Melanocetus johnsoni*) von 1.7 (Mittelwert) bzw. 3.5 (Maximum). Auch hier ist wieder zu beachten, daß in den zitierten Untersuchungen kein wirklicher Standardstoffwechsel, sondern eher die Routinerate ermittelt wurde - dies könnte die Ähnlichkeiten zwischen meinen und den Literaturwerten erklären. Bei JOHNSTON *et al.* (1991a) ist obendrein der für die Berechnung zugrundegelegte SOC knapp viermal höher als der in der gleichen Untersuchung für eine andere, wesentlich größere Gruppe ermittelte Wert. Teilte man durch diese - niedrigere - Rate, erhielte man einen *scope for activity* von 16.8. Dieser Wert läge oberhalb jedes bisher ermittelten und widerspräche damit der These der genannten Autoren, daß Polarmeerfische einen gegenüber tropischen oder borealen Tieren erniedrigten *scope for activity* aufweisen. In der vorliegenden Arbeit wurden die niedrigsten Werte für den *absolute scope* bei *M. scorpius*, der einzigen untersuchten nicht ausschließlich polaren Art, gefunden. Zwischen dem *scope for activity* und der Standard-Stoffwechselrate ließ sich keine klare Korrelation finden, die individuellen Unterschiede sind sehr groß.

Nach WIESER (1985) ist das Verhältnis zwischen Aktiv- und Routinemetabolismus (*relative factorial scope*) für alle Fische ungefähr gleich. Ein aktiver Fisch müßte demnach auch einen hohen Routinestoffwechsel haben. Dies ist einsichtig, da der Routinestoffwechsel alle spontane Aktivität enthält. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bestätigen - trotz aller individueller Variabilität - die Funde WIESERS: der hochaktive *Boreogadus saida* besitzt die höchste ROC, die extrem trägen *Pogonophryne* sp. die geringsten Routineraten.

Polarmeerfische haben offensichtlich keinen generell erniedrigten absoluten *factorial scope for activity* als Ausdruck für einen niedrigen Anteil des Gesamtstoffwechsels, der für Aktivität zur Verfügung steht. Wie die Standard-Stoffwechselrate zeigt auch dieser Parameter eine große individuelle Variabilität. Eine Abhängigkeit von der Aktivität oder der Lebensweise der untersuchten Fische war nicht feststellbar. Es ist denkbar, daß die Spanne der für Spontanaktivität zur Verfügung stehenden Energie nicht durch eine Erhöhung der Grund-Stoffwechselrate zu erreichen ist (WOHLSCHLAG 1964a), sondern vielmehr durch ihre Senkung.

#### *Specific dynamic action*

Für einen einzelnen, großen *Boreogadus saida* wurde in der vorliegenden Arbeit ein Fütterungsexperiment durchgeführt, um den Einfluß der Verdauungstätigkeit auf die Respi-

ration zu ermitteln (*specific dynamic action*, SDA, JOBLING 1983). Wegen des Fehlens von Parallelversuchen kann hier keine eingehende Interpretation der Meßwerte erfolgen, einige Besonderheiten sollen jedoch herausgestellt werden. Die Ergebnisse (max. SDA 170%, Dauer >77h) liegen deutlich höher als die Werte bisheriger Untersuchungen zur SDA des Polardorschs. HOP & GRAHAM (1995) fanden maximale Erhöhungen der Stoffwechselrate von 33 bis 62% nach einer sättigenden Mahlzeit, abhängig von der Temperatur (-0.4 bis 2.7 °C) und dem Gewicht der untersuchten Tiere (6 bis 20 g). Die maximale SDA war bei kleinen Tieren deutlich höher als bei großen und bei niedrigen Temperaturen geringfügig höher als bei hohen Temperaturen. CHRISTIANSEN & SOEBORG (Tromsø, pers. Mitteilung, 1996) fanden bei ca. 40 g schweren Tieren eine Erhöhung um 32% (5 °C) bzw. 7% (-0.5 °C). Diese Tiere waren vor und nach der Fütterung weitgehend bewegungslos.

Dagegen bestimmten LYNDON *et al.* (1992) für *Gadus morhua*, den atlantischen Dorsch, eine maximale Erhöhung des Stoffwechsels um ca. 100% (Frischgewicht ca. 180 g, Temp. 8-12 °C). Sie stellten fest, daß die spontane Aktivität noch einige Zeit nach der Fütterung deutlich erhöht war. JOHNSTON & BATTRAM (1993) verglichen drei Fischarten verschiedener Klimazonen und kamen zu ähnlich hohen Werten (97-248% bei ca. 20-95 g Frischgewicht und Temperaturen von -1 bis 25 °C). Die Dauer bis zur Einstellung des Routinesauerstoffverbrauchs geben sie mit 40 (hohe Temperatur) bis 211 Stunden (niedrige Temperatur) an.

Die Abweichung der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit von den Literaturdaten für *Boreogadus saida* kann mehrere Ursachen haben. Erstens ist das hier untersuchte Tier deutlich größer als die bisher untersuchten. Der Polardorsch hatte jedoch relativ nicht mehr Nahrung zu sich genommen als die Fische in den anderen Untersuchungen: Er verschluckte einen ca 7 g schweren Polardorsch (ca. 6% des Körpergewichts). Zweitens wurde in den vorherigen Untersuchungen keine genaue Aktivitätsbestimmung vorgenommen, die Respirationswerte entsprechen also eher Routineraten. Wenn man im vorliegenden Fall nur den ROC betrachtet, so könnte man sogar zu dem Schluß kommen, der Sauerstoffverbrauch habe sich während der Verdauungsphase reduziert. Eine Erhöhung des Grundstoffwechsels durch die innere Arbeit, die für die Verdauung einer sättigenden Mahlzeit aufgewendet werden muß, war in diesem Versuch also nur durch die Betrachtung des errechneten (aktivitätskorrigierten) Standardverbrauchs festzustellen, da sie offensichtlich durch niedrigere Aktivität (Reduzierung der mittleren Bewegungshäufigkeit um fast 50%) kompensiert wurde.

Dieses Verhalten könnte durch folgende Hypothese erklärt werden: KOCH & WIESER (1983) diskutieren die Möglichkeit eines „*energy partitioning*“ während der Gonadenentwicklung von Süßwasserfischen: Die für die Reifung benötigte Energie wird von der für Aktivität zur Verfügung stehenden Energie abgezogen, die untersuchten Tiere bewegten sich weniger. Ähnliches könnte auch für den Energiebedarf bei der Verdauung gel-

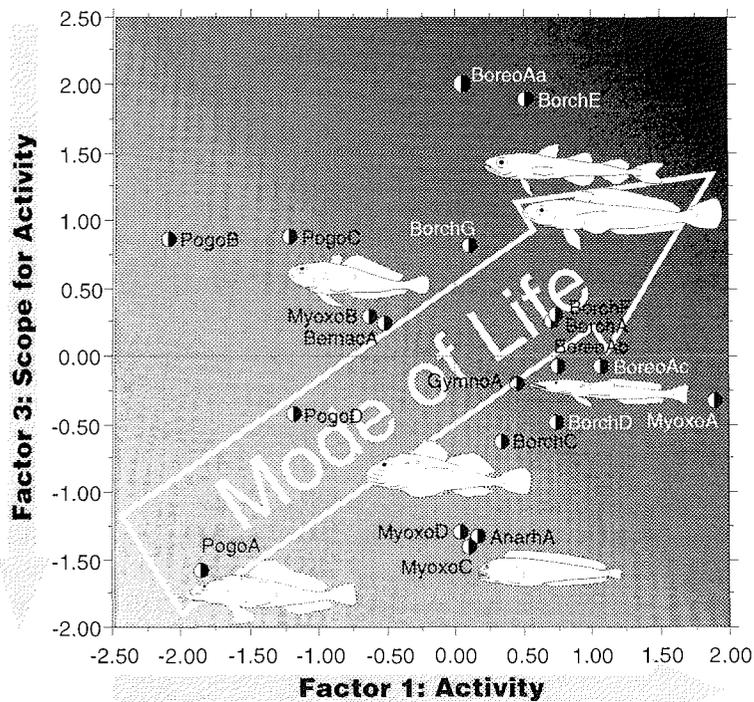
ten: SOOFIANI & HAWKINS (1982) vermuten, daß eine hohe SDA bis zu 98% des *scope for activity* aufbrauchen kann, so daß nur wenig Energie für spontane Aktivität übrig bleibt. Die Befunde des vorliegenden Versuchs bestätigen diese These.

Die Ursache für die im Verhältnis zur Messung vor der Fütterung erhöhte Standard-Stoffwechselrate in der letzten Untersuchungsphase des Versuchs (Boreo Ac) ist nicht eindeutig. Möglicherweise war die Verdauung der Mahlzeit noch nicht abgeschlossen; außerdem wurde in ca 10% der Laufzeit dieses Abschnitts die Lichtreizung (s. Kap. 2) durchgeführt, was zumindest in diesem kurzen Zeitraum zu einer streßbedingten Erhöhung des Standardstoffwechsels ohne Auswirkung auf die Aktivität geführt haben könnte.

### **Faktorenanalyse**

In der vorliegenden Arbeit wurden Fische mit sehr verschiedener Lebensweise und Herkunft mit identischer Methodik hinsichtlich ihres Standardstoffwechsels und ihrer Aktivität untersucht. Die Versuchstemperaturen entsprachen weitgehend den Freilandbedingungen und variierten zwischen -0.6 und 2.8 °C (Mittelwerte für Einzelversuche). Die statistische Analyse der verschiedenen für jeden Versuch ermittelten Parameter mittels einer Faktorenanalyse zeigt, daß die Standard-Respirationsrate vor allem durch die Bewegungshäufigkeit beeinflusst wird (vergl. Abb. 3.13). Aktivität und Standardrate sind dagegen nahezu unabhängig von der Versuchstemperatur. Dies ist um so erstaunlicher, als die Temperatur aus thermodynamischen Gründen auf jeden energetischen Prozeß erheblichen Einfluß haben müsste. Die Erklärung geringerer Raten des Stoffwechsels als direkte Konsequenz niedriger Temperatur oder der Temperaturabhängigkeit biologischer Reaktionen ist also offensichtlich falsch, wie CLARKE (1983) formulierte. Im vorliegenden Fall ist in einem allerdings nicht sehr weiten Temperaturbereich die SOC fast ausschließlich eine Funktion der Aktivität der untersuchten Fische, die hier als ein Ausdruck der Lebensweise dient und von der anzunehmen ist, daß sie auch unter Laborbedingungen die Lebensweise im Freiland widerspiegelt.

Die hypothetische Variable „Lebensweise“ scheint auch der Anordnung der Fälle (der Einzelversuche) in der Fläche zwischen den Faktoren 1 und 3 zugrundezuliegen (Abb. 4.1): Träge, strikt benthische Fische befinden sich im Diagramm links unten (Pogo A), aktive und cryopelagische Tiere rechts oben (Boreo Aa und Borch E). Die Abfolge wird durch den Pfeil im Hintergrund symbolisiert. Zu beachten ist die nahezu identische Richtung dieses Parameters mit dem Quotienten aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit in Abb. 3.13 b, dieser eignet sich also wahrscheinlich zur Beschreibung des Ökotyps. Aus der Anordnung in diesem Diagramm läßt sich umgekehrt auf die Lebensweise der untersuchten Fische schließen: Trotz der vergleichsweise hohen mittleren Bewegungshäufigkeit gehört *Anarhichas minor* demnach eher zu den trägen, benthi-



**Abb. 4.1:** Faktorenanalyse: Koordinaten der Einzelversuche im Raum zwischen Faktor 1 und 3. Der weiße, unterlegte Pfeil repräsentiert die hypothetische Variable Lebensweise (von benthisch/träge zu cryopelagisch/aktiv). Die Faktoren wurden entsprechend den durch sie charakterisierten Variablen benannt, der Pfeil zeigt in Richtung Zunahme dieses Parameters. Anarh: *Anarhichas minor*, Bernac: *Trematomus bernacchii*, Borch: *Pagothenia borchgrevinki*, Boreo: *Boreogadus saida*, Gymno: *Gymnodraco acuticeps*, Myoxo: *Myoxocephalus scorpius*, Pogo: *Pogonophryne* sp.

schen Tieren, während *Gymnodraco acuticeps* umgekehrt eher zu den aktiven Vertretern zählt. Die Reihenfolge der verschiedenen Individuen von *Pagothenia borchgrevinki* entspricht in etwa der Reihenfolge nach Gewicht, was auf eine Veränderung der Aktivität und der Lebensweise mit dem Alter hindeutet. Junge Tiere sind demnach vermutlich aktiver als ältere.

#### *Metabolic cold adaptation*

Es lag nicht im Rahmen dieser Arbeit, zur Diskussion um das Vorhandensein einer *metabolic cold adaptation* (MCA), also der relativen Erhöhung des Standardstoffwechsels von Polarmeerfischen im Vergleich zu tropischen oder borealen, beizutragen (siehe SCHOLANDER *et al.* 1957, WOHLISCHLAG 1964a, HOLETON 1974, CLARKE 1980, 1991).

Hierfür hätte ein Vergleich von Tieren verschiedener Klimate durchgeführt werden müssen. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit können jedoch einige Ursachen für die teilweise konträren Messungen erklären.

Es konnte gezeigt werden, daß die große Variabilität der Meßwerte vor allem durch unterschiedliche Methoden und die Vernachlässigung der Aktivitätsbestimmung verursacht wurde. Je aktiver die untersuchten Fische waren, desto größer ist die Differenz zwischen der ermittelten und der tatsächlichen Standardrate. Obwohl schon früh darauf hingewiesen wurde, daß für einen Vergleich der Klimazonen nur Fische mit möglichst gleicher Lebensweise herangezogen werden sollten (z.B. CLARKE 1983), ist die Beschreibung der Ökotypen meist unzureichend. JOHNSTON *et al.* (1991a) verglichen *Notothenia coriiceps* (=neglecta) mit winteradaptierten *Myoxocephalus scorpius* und marinen tropischen Büschelbarschen (*Paracirrhites* sp., Cirrhitidae). Die Autoren charakterisierten alle drei Arten pauschal als Lauerjäger, die gelegentliche Ausflüge ins Pelagial unternehmen. Die Aktivität, die nach den Ergebnissen der Faktorenanalyse (s.o.) den bestimmenden Einfluß auf die Standardstoffwechselrate hat, wurde nicht ermittelt. Sie mag für die antarktische und boreale Art ungefähr gleich sein (und entsprechend ähnlich ist die ROC: 26 mg O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kgWW<sup>-1</sup> für *N. coriiceps*, 30 mg O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kgWW<sup>-1</sup> für *M. scorpius*, Werte aus Abb. 4 von JOHNSTON *et al.* 1991a), Büschelbarsche sind dagegen deutlich aktiver (zahlreiche eigene Tauchbeobachtungen im tropischen Indopazifik) und deshalb nicht zum direkten Vergleich geeignet, ihr Routine-Sauerstoffverbrauch ist viermal höher als der der untersuchten borealen und antarktischen Fische. Er ist damit übrigens genau so hoch wie die ROC einer schon erwähnten Gruppe von *N. coriiceps* (s.o.), die in der gleichen Arbeit mit einem Schwimmrespirometer bestimmt wurde.

Ein weiteres Problem ist die experimentelle Anpassung der Versuchstiere an veränderte Temperaturen (*acclimation*, CLARKE & JOHNSTON 1996). Kurzfristige Schwankungen um mehrere Grad Celsius sind für kalt- bzw. warmstenotherme Fische der Polarmeere bzw. der Tropen unnatürlich, in den entsprechenden Versuchen (z.B. WOHLISCHLAG 1964a) wurden daher ausschließlich Messungen unter Streßbedingungen für das Versuchstier durchgeführt. Aber auch langfristige Änderungen über mehrere Wochen entsprechen meist nicht den natürlichen Bedingungen, zu denen außer der Temperatur ja auch die Tageslänge und das Nahrungsangebot etc. zählen. So ist bekannt, daß die abnehmende Tageslänge im Herbst beim Plattfisch *Pleuronectes famericanus* die Synthese von Gefrierschutzsubstanzen auslöst (FLETCHER 1989), und zwar bereits bei Wassertemperaturen von 4-6 °C (obwohl dies erst bei -0.5 °C notwendig wäre). Eine bloße Änderung der Temperatur, selbst über einen langen Zeitraum, würde also nicht zur Erhöhung des Grundstoffwechsels durch die Produktion von Gefrierschutzproteinen führen. Winteradaptierte Tiere der gleichen Art würden dagegen einen erhöhten Stoffwechsel aufweisen, was als Hinweis auf eine MCA gedeutet werden könnte. Für Gadide, die wie Nototheniide Glycoproteine zum Schutz vor dem Gefrieren von Körperflüssigkeiten (AFGPs) bil-

den, wurde dagegen eine einfache Temperaturabhängigkeit und der Beginn der Produktion bei  $T < 0$  °C bestätigt (FLETCHER *et al.* 1987). Andererseits fanden DEVRIES & LIN (1977) bei einer *Pagothenia borchgrevinki*, die über sechs Wochen bei 4 °C gehältert wurde, keine Abnahme der Gefrierschutzaktivität, was wiederum auf einen anderen Regelmechanismus deutet.

CLARKE (1991) bezeichnet Respirationsuntersuchungen als ungeeignetes Werkzeug zur Feststellung des Vorhandenseins einer MCA, da sie über viele physiologische Prozesse integrieren, die ganz unterschiedlich auf die Änderung der Temperatur reagieren können. Die Produktion von Glycoproteinen als Gefrierschutzsubstanzen könnte ein solcher Prozeß sein: Die energieaufwendige Synthese würde den Stoffwechsel im Sinne einer MCA erhöhen. CHRISTIANSEN (Univ. Tromsø, pers. Mitt. 1996) schätzt die hierdurch bedingte Erhöhung des Stoffwechsels auf bis zu 30%. Andererseits könnte ein „*energy partitioning*“ (KOCH & WIESER 1983), wie schon für die Verdauungstätigkeit bei *B. saida* diskutiert, die Messung eines erhöhten Sauerstoffverbrauchs verhindern. Die zur AFGP-Synthese erforderliche Energie könnte z.B. vom somatischen Wachstum oder von der Bewegungsaktivität abgezogen werden, was das geringe Wachstum und die reduzierte Aktivität vieler Antarktische im Winter erklären würde, obwohl es zumindest für die Benthosfresser kaum saisonale Schwankungen im Nahrungsangebot gibt (CLARKE 1983). CLARKE (1983) vermutet eine hormonelle Kontrolle. Tatsächlich nehmen in Aquarien gehälterte *Pogonophryne* sp. in wiederkehrenden Perioden wochenlang keine Nahrung zu sich, obwohl die Hälterungsbedingungen konstant blieben (pers. Beobachtung). Einen Hinweis hierauf geben auch die Untersuchungen von JOHNSTON *et al.* (1991a), die im Winter für *N. coriiceps* einen nur 10% niedrigeren Routinestoffwechsel bestimmten als im Sommer. Ähnliche Ergebnisse gibt es von CHRISTIANSEN & SOEBORG (Tromsø, pers. Mitteilung 1996) für *Boreogadus saida* (bei -0.5 und 5 °C) und STEFFENSEN *et al.* (1994) für *Gadus morhua* (bei 4.5 und 10 °C).

Zusammenfassend läßt sich also bemerken, daß die Unterschiede in der Methode der Bestimmung der Stoffwechselrate und die von Art zu Art sehr verschiedenen Aktivitätsmuster, Reaktionen auf veränderte Umweltbedingungen und Strategien der Energieverteilung jeden Vergleich von Fischen verschiedener Klimazonen erschweren, wenn nicht unmöglich machen. Die Bestimmung einer Standard-Stoffwechselrate kann nur dann wertvolle Hinweise auf Prozesse der Anpassung an den Lebensraum Polarmeere liefern, wenn viel sorgfältiger als bisher auf konstante und reproduzierbare Versuchsbedingungen geachtet wird und Parameter wie die Aktivität einbezogen werden.

## 4.2 Reizung

Untersuchungen zur Wahrnehmungsfähigkeit und Orientierung von Fischen der Polarmeere konzentrierten sich vor allem auf den mechanischen Sinn (Übersicht für Antarktische bei MACDONALD & MONTGOMERY 1991 und EASTMAN 1993; Arbeiten an Ark-

tisfischen z.B. HOEKSTRA & JANSSEN 1985, 1986; JANSSEN *et al.* 1990 an Süßwasser-Cottiden). Die Perzeption mechanischer Reize ermöglicht diesen Tieren, auch in lichtarmen Tiefen und unter einer geschlossenen Eisdecke Nahrung und Räuber wahrzunehmen und sich zu orientieren. Auf die Bedeutung des Seitenlinienorgans der echten Antarktischen (Notothenioidei) weist auch dessen große strukturelle Diversität innerhalb dieser Unterordnung hin (MACDONALD & MONTGOMERY 1991). Einige Autoren mutmaßen, wegen der Leistungsfähigkeit mechanischer Sinne sei die optische und chemische Wahrnehmung bei Notothenioiden bedeutungslos (JANSSEN 1996). Eine Reduktion oder Spezialisierung der Augen, wie sie analog zur Entwicklung bei vielen Tiefseefischen zu erwarten wäre, konnte jedoch in keinem Fall gefunden werden (PANKHURST & MONTGOMERY 1989, EASTMAN 1993). Die Augen der Notothenioidei entsprechen vielmehr normalen Barschaugen. Ferner wurde für die einzige cryopelagische Art der Hochantarktis, *Pagothenia borchgrevinki*, experimentell keine besondere Sensibilität des Seitenlinienorgans gefunden (JANSSEN 1996). Die wenigen Untersuchungen zur Funktion optischer und chemischer Sinne (z.B. zum Aufbau der Retina, EASTMAN 1988; zur Grenze der optischen Auflösung, MONTGOMERY *et al.* 1989; zur Lage von Chemorezeptoren am Kopf von Artedidraconiden, JANSSEN *et al.* 1993) wurden an isolierten Organen durchgeführt, sind also auf freilebende Tiere nur eingeschränkt übertragbar. Insbesondere ist die Wirkung isolierter optischer und chemischer Reize (also ohne gleichzeitige mechanische Reizung) auf die Auslösung von Verhaltensänderungen, wie eine Erhöhung der Aktivität, bisher unbekannt.

Mit dem Versuchsaufbau, der in der vorliegenden Arbeit verwendet wurde, sollte daher zunächst geklärt werden, ob die beschriebenen Reize eine Reaktion auslösen können. Die Ergebnisse (vergl. Abb. 3.16) zeigen deutlich, daß nahezu alle untersuchten Fische auf chemische und optische Reize ansprechen. Die individuelle Variabilität ist groß und überdeckt interspezifische Unterschiede. Auffällig ist, daß der von JANSSEN (1996) in einem Vergleich von fünf Notothenioiden als besonders sensibel für mechanische Reize beschriebene *Trematomus bernacchii* in meinen Versuchen auch auf jeden optischen und chemischen Stimulus reagierte. Antarktische Fische scheinen empfindlicher für die gegebenen Reize zu sein, sie reagierten häufiger auf applizierte Reize als arktische. Gerade für die optischen Stimuli ist jedoch wahrscheinlicher, daß die Unterschiede durch Veränderungen des Meßprotokolls hervorgerufen wurden: Die meisten Experimente mit Nordpolarmeerfischen wurden bei schwachem Rotlicht durchgeführt, die mit antarktischen Vertretern dagegen in völliger Dunkelheit (bzw. bei Infrarotbeleuchtung). Die festgestellten Unterschiede zwischen den Bewohnern beider Hemisphären hinsichtlich der Perzeption von Aminosäuren sind dagegen schwerer durch die Methodik zu erklären. Es wäre jedoch möglich, daß die Bestimmung signifikanter Reaktionen bei Antarktischen durch die höhere zeitliche Auflösung erleichtert war (2 statt 5 min wie in der Arktis, 2.5fache Anzahl von Meßwerten pro Phase für die ANOVA, vergl. Kap. 2).

Ein eindeutiger Schwellenwert für die Wahrnehmungsfähigkeit einer Art konnte nur bei *Pogonophryne* sp. ermittelt werden: Auf einen Lichtreiz mit ca. 0.5 lux reagierte keines der vier Tiere, auf den nächststärkeren Reiz (ca. 10 lux) dagegen alle. Die unter naturnahen Bedingungen bei einem ungestreßten Tier reaktionsauslösende Schwelle liegt also offensichtlich zwischen den beiden Werten. Alle anderen Antarktische Fische waren in der Lage, bereits die schwächsten chemischen und optischen Reize wahrzunehmen ( $10^{-5}$  M Aminosäurelösung bzw. 0.5 lux). Zur Feststellung eines Schwellenwertes müßte mit noch niedrigeren Konzentrationen oder Intensitäten gearbeitet werden, beim Licht ist dies allerdings mit dem verwendeten Versuchsaufbau kaum möglich.

Fische sind dafür bekannt, daß sie innerhalb der Wirbeltiere die beste Wahrnehmungsfähigkeit für bestimmte Aminosäuren besitzen; einige Süßwasserarten können z.B. Alanin noch in Konzentrationen von  $10^{-11}$  mol l<sup>-1</sup> wahrnehmen (FIEDLER 1991). Die in der vorliegenden Arbeit eingesetzten Mengen waren also offenbar zu hoch, um einen Schwellenwert zu bestimmen. Wegen des großen experimentellen Aufwandes war hier jedoch die Beschränkung auf einen Bereich von zwei Zehnerpotenzen nötig; die höchste applizierte Konzentration ( $10^{-3}$  mol l<sup>-1</sup>) entspricht der von HARA *et al.* (1994) als „typischer Aminosäurereiz“ für Salmoniden gekennzeichneten Menge. Fische der Polarmeer unterscheiden sich nach diesen Ergebnissen trotz der besonderen Bedingungen ihres Lebensraumes in der Wahrnehmungsfähigkeit nicht von Arten borealer oder tropischer Klimate. Der Sinn der Aufrechterhaltung der Funktionsfähigkeit der optischen Perzeption in totaler Finsternis bleibt unklar. Allerdings kann durch das sehr klare Wasser zumindest im antarktischen Sommer Licht bis in 500 m Wassertiefe vordringen, und selbst im südlichsten Bereich des Südpolarmees (78°S) herrscht nur wenige Wochen Dauerdunkel. Ferner kann spekuliert werden, daß diese Fische auf die Wahrnehmung von Biolumineszenz spezialisiert sind: Nach SOMERO (Univ. Miami, pers. Mitteilung 1995) sind knapp 10% aller Tiefseebewohner zu Biolumineszenz fähig und böten damit ein ausreichendes Potential für optische Wahrnehmung. Es gibt Hinweise dafür, daß auch in der Antarktis Vergleichbares gilt: So besitzt der abundanteste Fisch in der Hochantarktis, die holopelagische *Pleuragramma antarcticum*, ein schwarz gefärbtes Peritoneum (EASTMAN 1993), was auf den Fang biolumineszenter Beute schließen läßt.

Bei *Pogonophryne* sp. ist festzustellen, daß mit zunehmender Reizintensität die Anzahl reagierender Tiere abnahm; Stimuli weit jenseits der Reizschwelle wurden möglicherweise als unnatürlich empfunden und führten daher nicht zu einer Erhöhung der Aktivität oder des Stoffwechsels. Dies wird gestützt durch die Auswertung der quantitativen Reaktion auf einen Reiz: Die beiden trügsten, strikt benthischen Vertreter beider Hemisphären reagierten auf zunehmende Lichtstärken mit immer geringerer Aktivität oder Respiration, während die Antwort zumindest bei einer cryopelagischen *Pagothenia borchgrevinki* positiv mit der Reizstärke korreliert war. Diese Art ist im Sommer in Eisspalten anzutreffen (JANSSEN *et al.* 1991) und dort mit Sicherheit größeren Lichtstärken ausgesetzt als während der hier durchgeführten Experimente.

Ein weiteres interessantes Ergebnis liefert die Auswertung des zeitlichen Verlaufs der Reaktion auf einen Reiz. Die stärkste Reaktion war bei der sehr trägen *Pogonophryne* sp. meist erst 30-60 min nach Einsetzen des Stimulus feststellbar, während alle anderen Arten unmittelbar auf die Reizgabe reagierten. Dies deckt sich mit den Fütterungsversuchen in dieser Arbeit und Beobachtungen VON DORRIENS (1993) an arktischen trägen Cottiden: Offenbar benötigen diese Fische, die über lange Zeiträume bewegungslos am Boden liegen (bis 22 h ohne Lageveränderung, s.o.), eine erhebliche Zeit, um aus dieser „Ruhestarre“ zu erwachen. Wie sie dennoch vagile Beute erfassen können, soll im nächsten Abschnitt dargestellt werden.

### 4.3 Verhalten

#### *Schwimmverhalten*

Die meisten antarktischen Fische leben relativ inaktiv im Benthos und ähneln in ihrer Aktivität den Cottiden gemäßigter Klimate (EASTMAN 1993), aktive Schwimmer wie *Champscephalus gunnari* und *Notothenia rossii* sind rar (CLARKE 1991). Die Notothenioiden schwimmen, wie im Ergebnisteil dargestellt, bevorzugt labriform, d.h. sie bewegen sich verhältnismäßig langsam durch Schlagen der Pectoralflossen (LINDSEY 1978). Viele bodenlebende Formen zeigen eine „springende“ Fortbewegungsweise: Sie stoßen sich vom Boden ab, schwimmen eine geringe Strecke und ruhen wieder für mehrere Minuten auf den Ventralflossen (JANSSEN 1996, NORTH 1996). Die als Stützen dienenden Bauchflossen sind daher meist kräftig entwickelt (EKAU 1988) und können sogar zur Fortbewegung benutzt werden (z.B. *Pogonophryne* sp., Kap. 3.5). Rote Muskulatur, die für eine Dauerbelastung geeignet ist, läßt sich nur an der Brustflossenbasis finden; die Axialmuskulatur ist dagegen weiß und dient schnellem, kurzfristigem Fluchtschwimmen (JOHNSTON 1989). Die niedrige Temperatur des Lebensraums limitiert die erreichbare Maximalgeschwindigkeit (WARDLE 1980, JOHNSTON *et al.* 1991b) und steigert durch die erhöhte Viskosität des Wassers den Energieaufwand pro zurückgelegter Strecke. Man könnte daher zu dem Schluß gelangen, die Inaktivität der Antarktische sei eine Funktion der Umgebungstemperatur (CLARKE 1991). Der Vergleich mit arktischen Fischen zeigt jedoch, daß die Temperatur nicht der alleinige Faktor für die vergleichsweise langsame Fortbewegungsweise antarktischer Fische sein kann: In der Arktis sind bei ähnlichen Wassertemperaturen eine Vielzahl von Fortbewegungsweisen zu finden, die auch zu deutlich höheren Schwimmgeschwindigkeiten befähigen (von anguilliform - Zoarcidae, Anarhichidae -, über labriform - Cottidae -, bis zu subcarangiform - Gadidae, Salmonidae -; z.B. ANDRIASHEV 1954; zur Definition siehe HOAR & RANDALL 1978). Lediglich schnellschwimmende Hochseeformen analog zu den Scombriden fehlen.

Das gehäufte Auftreten langsamer, träger Formen unter den „echten Antarktischen“ ist aus deren Stammesgeschichte und Ökologie zu erklären (CLARKE 1991, MONTGOMERY & MACDONALD 1984). Die Notothenioidei stammen von schwimmbblasenlosen, strikt benthischen Barschen ab (ANDRIASHEV 1965, EASTMAN & GRANDE 1989). Nach der Öffnung der Drake Passage beim Auseinanderbrechen Gondwanas im Eozän begann eine starke adaptive Radiation der antarktischen Ur-Notothenioiden, in deren Verlauf eine Vielzahl ökologischer Nischen besiedelt wurde. Für die Eroberung des Pelagials war die Entwicklung einiger besonderer morphologischer Merkmale erforderlich (u.a. die Reduktion von Knochen und die Einlagerung von Lipiden als Auftriebshilfe; z.B. EASTMAN 1985, 1988). Eine Neuerfindung der einmal reduzierten Schwimmblase ist jedoch nach den Grundsätzen der Evolution (Spezialisationsregel, z.B. REMANE *et al.* 1985) unwahrscheinlich. Vergleichbares gilt für die Schwimmweise: Die schon bei der Urform vorhandene labriforme, langsame Fortbewegungsweise (als Anpassung an die benthische Lebensweise) wurde beibehalten. Bei hoher Viskosität des Wassers ist ferner mehr Kraft für subcarangiformes Schwimmen nötig, was energetisch ungünstiger ist. Schließlich wirkt der Selektionsdruck nicht in Richtung auf eine Ausbildung einer schnelleren Bewegungsweise: Der Fraßdruck durch Räuber ist auf den - überwiegend sehr tiefen - Schelfen der Antarktis gering oder lokal begrenzt (HUBOLD 1992), auch scheint die Nahrung für die Mehrzahl antarktischer Fische nicht limitierend zu sein (EKAU *et al.* 1987, CLARKE 1988). Die Bereithaltung eines Apparates für ausdauerndes schnelles Schwimmen zur Flucht oder zum Beutefang ist also energetisch ungünstig und bietet keinen Selektionsvorteil. Bei einigen Arten gibt es jedoch Feinanpassungen: So sind die Brustflossen bei der permanent unter dem Eis schwimmenden *Pagothenia borchgrevinki* (ANDRIASHEV 1970) stark verlängert (EKAU 1988), was die Manövrierfähigkeit im Untereis-Habitat und letztlich auch die Geschwindigkeit erhöht (MONTGOMERY & MACDONALD 1984).

Für die Beibehaltung der ursprünglichen Trägheit und Schwimmweise sekundär pelagischer Fische gibt es weitere Beispiele: Die Mondfische (Moloidei) zeigen trotz drastischen Umbaus ihrer Morphologie das langsame, balistiforme Schwimmen ihrer Vorfahren aus der Kugelfischverwandtschaft (FIEDLER 1991).

Auch die extreme Trägheit der in der vorliegenden Arbeit untersuchten *Pogonophryne* sp. ist keine besondere Anpassung an die Bedingungen der Antarktis: Fische mit sehr ähnlicher Lebensweise sind sowohl in gemäßigten Breiten (Seeteufel, *Lophius*) als auch in den Tropen zu finden (Steinfisch, *Synanceia*; FIEDLER 1991).

### ***Bewegungsmuster, Schwimmgeschwindigkeit***

Alle in dieser Arbeit untersuchten Fische zeigten sehr variable Bewegungsmuster. Die arktischen Vertreter waren über längere Zeit aktiv als die antarktischen, während die

Pausen zwischen zwei Bewegungen bei den antarktischen ausgedehnter waren. Im Unterschied zu den meisten Fischen anderer Klimate (z.B. BEAMISH & MOOKERJII 1964, BEAMISH 1978) konnte für keine Art ein Aktivitätsrhythmus gefunden werden. Dies war auch nicht zu erwarten bei Tieren, die an den Polarsommer akklimatisiert waren und bei Dunkelheit oder permanentem Schwachlicht untersucht wurden.

Die aus Videoaufnahmen von Fütterungsversuchen und Verhaltensbeobachtungen berechneten Schwimm- und Reaktionsgeschwindigkeiten zeigen im Vergleich zu gleichgroßen borealen oder tropischen Fischen keine reduzierten Werte. Auffällig ist, daß die Fluchtgeschwindigkeiten bei Attacken anderer Fische (*burst swimming*, HOAR & RANDALL 1978) jeweils 1.5- bis knapp dreimal höher als die Maximalgeschwindigkeiten bei der Annäherung an eine Beute waren.

WOHLSCHLAG (1964a) bestimmte die höchste Geschwindigkeit von *Pagothenia borchgrevinki* in einem Schwimmrespirometer mit  $225 \text{ mm s}^{-1}$ . Dies ist exakt der von mir ermittelte Maximalwert während der Nahrungsaufnahme ( $1 \text{ Standardlänge (SL) s}^{-1}$ ). FORSTER *et al.* (1987) maßen für die gleiche Art, erzwungen durch elektrisch geladene Gitter am Ausgang eines Schwimmrespirometers, eine Geschwindigkeit von 2.5 (kleine Tiere) bis  $1.8 \text{ Körperlängen (TL) s}^{-1}$  (große Tiere). Diese Maximalgeschwindigkeiten wurden durch subcarangiformes Schwimmen erreicht und konnten nie länger als 5 min beibehalten werden. MONTGOMERY & MACDONALD (1984) berichten dagegen, die von ihnen in Gruppen in Tanks gehaltenen *P. borchgrevinki* zeigten bei labriförmigem Schwimmen Maximalgeschwindigkeiten von  $380 \text{ mm s}^{-1}$  (ca.  $1.8 \text{ TL s}^{-1}$ ), bei subcarangiformem Schwimmen nach Erschrecken sogar bis zu  $1100 \text{ mm s}^{-1}$  (ca.  $4.9 \text{ TL s}^{-1}$ , Mittelwert  $940 \text{ mm s}^{-1}$ , ca.  $4.2 \text{ TL s}^{-1}$ ). Diese Werte entsprechen den von BEAMISH (1980) für etwa gleichgroße Saiblinge (*Salvelinus alpinus*) bei  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$  ermittelten Werten ( $2.1$  bzw.  $4.1 \text{ TL s}^{-1}$  für Dauer- bzw. Fluchtschwimmen).

Die für *Boreogadus saida* bestimmten maximalen und mittleren Geschwindigkeiten ( $0.7$ - $2.1 \text{ SL s}^{-1}$  für Anschwimmen auf die Beute, bis  $3.9 \text{ SL s}^{-1}$  für Flucht) liegen im unteren Bereich der bisher für diese Fischfamilie ermittelten Werte, stimmen jedoch gut mit den Werten von BUSHNELL *et al.* (1994) überein: Diese Autoren bestimmten für *B. saida* eine maximale Dauergeschwindigkeit von  $2.24 \pm 0.21 \text{ TL s}^{-1}$ . Viele Gadiden unternehmen ausgedehnte Laichwanderungen, in deren Verlauf sie große Entfernungen mit hoher mittlerer Geschwindigkeit zurücklegen können (LINDSEY 1978). Für einen atlantischen Dorsch, *Gadus morhua*, wurde über eine Strecke von  $2100 \text{ km}$  in  $147$  Tagen eine Durchschnittsgeschwindigkeit von  $2 \text{ TL s}^{-1}$  ermittelt (MEYER 1965). Zum Zeitpunkt der vorliegenden Untersuchung (Juni-Aug.) waren die Laichwanderungen von *Boreogadus* bereits beendet (PONOMARENKO 1968). Es ist daher zu erwarten, daß die Schwimmgeschwindigkeiten im Freiland während der Wanderungen die im Labor bestimmten deutlich übertreffen können. Generell gilt für die Übertragbarkeit von Laboruntersuchungen auf Freilandbedingungen: Wie groß auch immer ein Becken zur Untersuchung des

Schwimmverhaltens gewählt wird und wie sorgfältig auf streßarme Bedingungen geachtet wird, allein das Vorhandensein von Grenzen und Beobachtern wird das Verhalten des Versuchstieres verändern (LINDSEY 1978). Es kann daraus jedoch nicht abgeleitet werden, daß die Geschwindigkeiten im Labor immer niedriger als in Freiheit sind: TRUDEL & BOISCLAIR (1996) ermittelten aus Videobeobachtungen im Freiland für Elritzen (*Phoxinus* sp.) weit geringere Bewegungshäufigkeiten und mittlere Geschwindigkeiten als im Labor.

Im Vergleich zur weiten Spanne der bisher ermittelten Geschwindigkeiten von Fischen (BEAMISH 1978; die Maximalgeschwindigkeit beträgt ca.  $20 \text{ TL s}^{-1}$  bzw.  $21 \text{ m s}^{-1}$  für Thunfische in tropischen Gewässern, WARDLE & VIDELER 1980) liegen die hier bestimmten im mittleren (Dauerschwimmen) bzw. unteren Bereich (*burst swimming*). Es ist jedoch zu beachten, daß die bisher untersuchten antarktischen Fische schnell ermüden (DAVISON *et al.* 1988) und keine großen Strecken zurücklegen - auch dies liegt eher an der stammesgeschichtlich begründeten Schwimmweise als an der Temperatur, wie der Vergleich mit *Boreogadus* zeigt.

Generell gilt also, daß es, wie oben für die Fortbewegungsweise postuliert, auch für Schwimmgeschwindigkeit und -rhythmus kaum Besonderheiten bei den untersuchten Fischen gibt, die als Spezialisierung auf Polarmeer-Bedingungen gedeutet werden könnten.

#### ***Besondere Verhaltensweisen, Reaktionsgeschwindigkeiten***

Hinweise für eine Anpassung von Polarmeerfischen an ihren Lebensraum lassen sich erst bei der detaillierten Analyse von Bewegungsabläufen feststellen, für die jedoch leider kaum Literaturdaten zum Vergleich mit Fischen anderer Klimate existieren.

Die cryopelagischen Arten, *Boreogadus saida* und *Pagothenia borchgrevinki*, waren ausgesprochen wendig (Winkelgeschwindigkeiten bis  $500^\circ \text{ s}^{-1}$  bei der Nahrungssuche, bis  $2300^\circ \text{ s}^{-1}$  bei der Flucht). Beim Fluchtverhalten wurde immer zuerst eine Drehbewegung, dann erst die geradlinige Beschleunigung ausgelöst. Die morphologischen Anpassungen von *P. borchgrevinki*, insbesondere die Vergrößerung der Pectoralflossen, wurden bereits oben erwähnt. Es ist zu vermuten, daß im stark strukturierten Untereis-habitat die Wendigkeit von größerer Bedeutung ist als die Schwimmgeschwindigkeit, und geringere Maximalgeschwindigkeit oder Ausdauer sich nicht negativ bemerkbar machen. Ähnliche Anpassungen müßten auch bei einigen Fischen der Korallenriffe zu finden sein.

Bei vielen Freßattacken reduzierte *Boreogadus saida* unmittelbar vor dem Einsaugen der Nahrung die Schwimmgeschwindigkeit. Dies könnte eine weitere Spezialisierung für das Leben unter dem Eis sein: Es ist bekannt, daß diese Art an der Eis-Unterseite wei-

dende Crustaceen „absammelt“ (LØNNE & GULLIKSEN 1989). Ein „Abbremsen“ unmittelbar vor dem Eis ist daher sinnvoll; durch den Saugmechanismus könnten zudem Organismen aus unzugänglichen Salzlaugenkanälen herausgesogen werden. Für die antarktische *Pagothenia borchgrevinki* konnten diese Befunde nicht verifiziert werden, weil die Anzahl der Versuche zu gering war und keine natürliche Nahrung zur Verfügung stand.

Die nach unten gerichtete Rotationsbewegung, die bei *Pagothenia borchgrevinki* und *B. saida* nach dem Einbringen in die Respirationskammer beobachtet wurde, könnte in Freiheit dem Entkommen aus engen Eishöhlen dienen. Zumindest für junge *Pagothenia* ist aus Tauchuntersuchungen beschrieben, daß sie sich zum Schutz vor Räubern in Spalten und Höhlen von Preßeisrücken und Eisbergen verbergen (ANDRIASHEV 1970). Für einen solchen Sinn des beobachteten Verhaltens spricht auch, daß in den Respirationsversuchen eine hohe Sensibilität dieser Art für größere Temperaturschwankungen ( $>0.4$  °C) festgestellt werden konnte. Wasser veränderter Temperatur könnte als Indikator für eine Öffnung dienen und das Finden eines Eishöhlenausgangs erleichtern. Das Rotationsverhalten wird offensichtlich - abgeleitet - auch bei der Zerkleinerung großer Nahrungsbrocken verwendet. JANSSEN *et al.* (1992) bezeichnen das Fütterungsverhalten kleiner Gruppen von *P. borchgrevinki*, die sich gemeinsam in ein Futterstück verbeißen und schnell um die Längsachse drehen, als „*social rotational feeding*“. Die Autoren mutmaßen, dies sei eine Anpassung an das massenhafte Vorkommen toter *Pleuragramma antarcticum* an der Meeresoberfläche, die wegen des Fehlens von Gefrierschutz zu Tode gefroren seien und nun als Nahrung dienen könnten. Nach meinen Beobachtungen ist dies jedoch eine Überinterpretation.

Ein gemeinsames Merkmal aller untersuchten Polarmeerfische sind die eher geringen Reaktionsgeschwindigkeiten. Während der Ablauf der eigentlichen Aufnahme der Nahrung selbst bei den trägsten Vertretern (*Pogonophryne* sp.) mit maximal 100 ms Dauer nicht langsamer als bei tropischen Fischen ist (z.B. 60-110 ms für den Schmetterlingsfisch *Chaetodon* sp., MOTTA 1982), kann es einige Sekunden dauern, bis nach der Reizung die Attacke auf die Beute ausgelöst wird. Ähnliches ist für das Fluchtverhalten festzustellen: Nach dem Angriff eines Artgenossen vergehen jeweils über 60 ms bis zum Beginn des Abdrehens. Diese „Verzögerung“ der Auslösung einer dann nicht ungewöhnlich langsamen Reaktion könnte tatsächlich ein Effekt der niedrigen Lebensraumtemperatur und der damit verbundenen geringen Reizleitungsgeschwindigkeit sein (trotz der besonderen Anpassungen der Nerven, MACDONALD 1981). Wie oben für die verzögerte Reaktion auf die Gabe eines künstlichen Reizes diskutiert, fallen einige bodenlebende Fische offensichtlich in eine Art Ruhestadium. Dieser Zustand bietet energetische Vorteile, sie können so sehr lange Perioden ohne Nahrungszufuhr überdauern (HUBOLD 1992). Die Ergebnisse der Langzeitbeobachtung belegen jedoch, daß selbst während dieser Ruhephasen der Stoffwechsel durch sehr regelmäßig durchgeführte geringe Bewegungen (ca. alle 15 min bei *Pogonophryne* sp.) auf einem leicht erhöhten Niveau gehalten wird, was das „Erwachen“ aus einer Ruhephase beschleunigen könnte.

Die verlängerten Reaktionszeiten wirken sich auf den Beutefang nicht negativ aus. Erstens reagiert die Beute ebenfalls langsamer (vergl. die Reaktion der Garnele in den Fütterungsversuchen mit *Myoxocephalus scorpius* - Ostsee-Mysidaceen reagieren dagegen in einem Bruchteil der Zeit auf den Angriff eines Seestichlings (RADEMACHER & KILS 1996)). Zweitens haben zumindest die trägsten Antarktische, Vertreter der Artedidraconidae, eine als Lockrute ausgebildete und sich rhythmisch bewegende Barbel ausgebildet, die die potentielle Beute so lange „beschäftigen“ könnte, bis der Fisch aus dem Ruhezustand erwacht. Bei der Vermeidung des Gefressenwerdens durch warmblütige Räuber spielen diese Mechanismen natürlich keine Rolle. So beschreibt ANDRIASHEV (1970), daß *Pagothenia borchgrevinki* unter dem Eis von Robben regelrecht „abgesammelt“ würde. Wie erwähnt scheint der Fraßdruck jedoch, zumindest in der Antarktis, keine bedeutende Rolle bei der Entwicklung spezifischer Verhaltensweisen gespielt zu haben (*sensu* HUBOLD 1992). Ferner könnte es sein, daß spezielle Mechanismen zur Räuberortung entwickelt wurden, wie von JANSSEN (1996) wegen der Empfindlichkeit des mechanosensorischen Seitenlinienorgans von *P. borchgrevinki* gegenüber tieffrequenten Schwingungen diskutiert wird.

Die eingehende Analyse von Verhaltensweisen hat also einige Muster hervortreten lassen, die als Spezialisierungen auf Polarmeerbedingungen gewertet werden können. Es handelt sich hierbei jedoch eher um Anpassungen an ökologische Bedingungen, wie das Leben in einem sehr strukturierten Habitat (cryopelagische Fische), ein sporadisches und geringes Nahrungsangebot (Fische des tiefen Schelfs und Kontinentalhangs) oder geringen Fraßdruck, als um Temperaturadaptationen.

#### **4.4 Zusammenfassende Beschreibung der Ökotypen: Gibt es den typischen Polarmeerfisch?**

Die etwas vereinfachende Frage nach der Existenz eines typischen Polarmeerfisches ist nach den oben getroffenen Aussagen leicht zu verneinen: In Bezug auf Aktivität, Sinnesleistung und Verhalten gibt es ihn nicht. In dem Lebensraum Polarmeer läßt sich ein fast ebenso breites Spektrum von Aktivitäts- und Lebensformtypen finden wie in anderen Meeren auch. In diesem abschließenden Abschnitt sollen die wesentlichen Erkenntnisse, die mit dieser Arbeit für die untersuchten Repräsentanten des Spektrums gewonnen werden konnten, für jede einzelne Art im Überblick dargestellt werden.

In Abb. 4.2 wird versucht, die Fischarten einerseits nach dem Grad ihrer Assoziation mit dem Meeresboden, andererseits nach dem für jeden Einzelversuch ermittelten Quotienten aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit anzuordnen. Dieser Parameter wurde in der Faktorenanalyse als mögliches Maß für die Aktivität ermittelt: Träge Fische haben einen hohen Quotienten, aktive einen niedrigen. Trotz der oben gemachten Einschränkung für die Übertragbarkeit von Labor-Aktivitätsdaten auf Freilandbedingungen ist anzunehmen, daß die Befunde die natürlichen Gegebenheiten tendenziell widerspie-

geln. Dies bestätigt ein Vergleich mit den bisherigen Kenntnissen zum Ökotyp der untersuchten Arten.

Die antarktischen Gattung *Pogonophryne* sp. umfaßt die immobilsten der hier betrachteten Versuchstiere. Sie verbringen lange Zeiträume nahezu bewegungslos und flach auf dem Boden liegend und bewegen sich auf dem Bauch kriechend fort, indem sie sich mit den Bauchflossen langsam vorwärtsschieben. Die Ventralflossen sind dementsprechend kräftig entwickelt. *Pogonophryne* entspricht dem Typ des sehr trägen Lauerjägers, eine prominente Barbel dient wahrscheinlich dem Anlocken von Beute. Diese wird nach Berührung der Barbel durch eine schnelle Bewegung eingesogen, ohne daß sich der Fisch dabei von der Stelle bewegen muß. Der Ruhestoffwechsel ist stark reduziert, was zur effizienten Überdauerung langer Hungerperioden dienen kann. Die Aktivierung aus solchen Ruhephasen kann - z.B. bei einer Reizung - mehrere Sekunden dauern, bei schwachen Reizen sogar einige Minuten, obwohl der Fisch regelmäßig alle 15 min kleinere Bewegungen ausführt.

*Myoxocephalus scorpius* ist die einzige untersuchte Art, deren Lebensraum nicht auf eines der Polarmeere begrenzt ist. Ihre Lebensweise entspricht nur sehr entfernt der der Gattung *Pogonophryne*. Sie lebt wie diese strikt benthisch, ist aber ein Ansitzjäger, der schnell auf in der Nähe befindliche Beute zuschwimmt. Ein großes Tier war sehr mobil, was zu einem weiten Aktivitätsbereich dieser Art in Abb. 4.2 führt. *M. scorpius* ist bei weitem nicht der trägste Fisch im Nordpolarmeer, wie z.B. Untersuchungen von DORRIENS (1993) und eigene Beobachtungen an Zoarciden und weiteren Cottiden (*Arctediellus*, *Cottunculus*) zeigen. Die Standard-Stoffwechselrate ist für ein 50g schweres Tier mehr als doppelt so hoch wie für eine gleichschwere *Pogonophryne*. Wie diese zeigte *M. scorpius* mit zunehmender Stärke eines künstlichen Reizes eine abnehmende Reaktion, was darauf hindeutet, daß unnatürlich starke Reize keine adäquate Antwort hervorrufen. Grundsätzlich war die Reaktion auf verschiedene Reize individuell sehr variabel.

Die antarktischen Arten *Trematomus bernacchii* und *Gymnodraco acuticeps* weisen eine Reihe von Gemeinsamkeiten auf. Beide sind im Aktivitäts- und Ernährungstyp dem arktischen *Myoxocephalus* ähnlich, unternehmen jedoch Streifzüge in das Pelagial. In der Ruheposition stehen beide erhoben auf den Pectoralflossen. *T. bernacchii* lebt eher im Flachwasser und frißt eine große Vielfalt benthischer und epibenthischer Organismen, *G. acuticeps* hält sich dagegen tiefer als 400 m auf und ernährt sich eher von Fisch. Bei den Reizungsversuchen sprach *T. bernacchii* auf jeden gegebenen optischen und chemischen Stimulus an, er ist gleichzeitig sehr empfindlich für mechanische Reize (JANSSEN 1996), sicherlich ein Vorteil bei seinem breiten Nahrungsspektrum. *T. bernacchii* wird oft als Musterbeispiel für einen erhöhten Stoffwechsel durch *Metabolic Cold Adaptation* angeführt, seine SOC lag jedoch nur unwesentlich höher als die von *Pogonophryne* sp. Der Ruhesauerstoffverbrauch für *G. acuticeps* ist dagegen fast dreimal höher und entspricht damit der Rate der folgenden Fischart *Anarhichas minor*.

Das einzige untersuchte Tier des arktischen gefleckten Seewolfes *Anarhichas minor* war verhältnismäßig klein (Standardlänge 15.5 cm). Es zeigte trotz seiner benthischen Lebensweise Phasen mit ausgesprochen hoher Aktivität. Der Seewolf versuchte jedoch nicht im Gegensatz zu allen anderen Fische sofort nach dem Einsetzen in die Respirationkammer durch heftige Schwimmbewegungen zu entkommen, sondern folgte dem Untersucher mit den Augen und dem Kopf, wobei es sich auf die Pectoralflossen stützte. *A. minor* frisst als Adulter vor allem Mollusken und Seeigel, die Nahrung sehr junger Tiere ist noch unbekannt. Da sich die Larven und Juvenilen dieser Art im Pelagial ernähren, ist zu vermuten, daß auch der hier untersuchte Fisch vagile Nahrung jagt. Dies würde seine hohe Mobilität und die mittlere Position auf der Aktivitätsachse in Abb. 4.2 erklären, ebenso wie den vergleichsweise hohen Ruhestoffwechsel.

Die antarktische *Pagothenia borchgrevinki* und der arktische *Boreogadus saida* zeigten die größte Vielfalt von Verhaltensweisen und Aktivitätsmustern aller Fischarten dieser

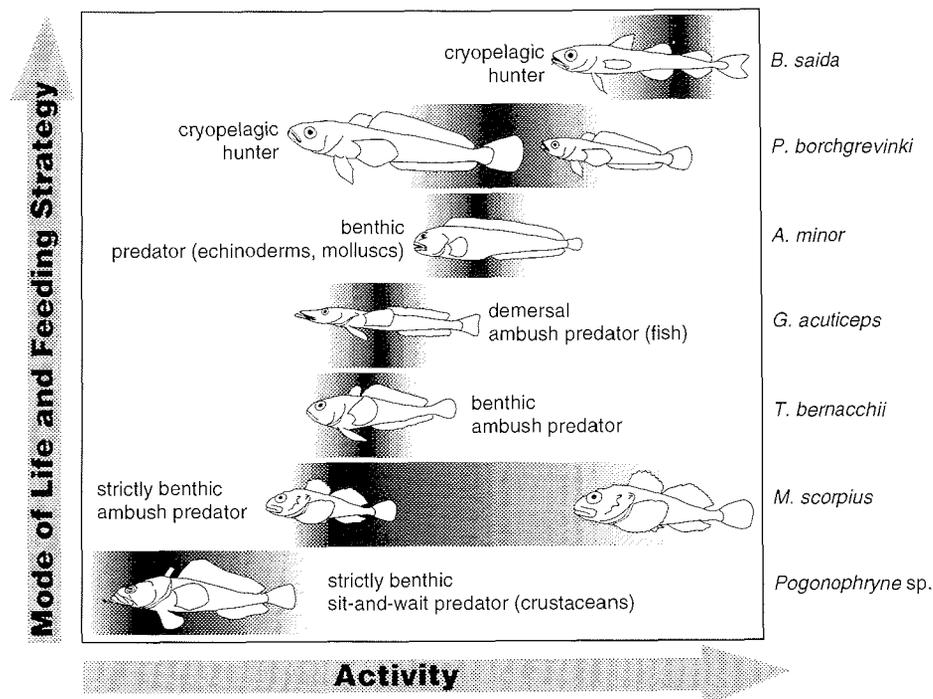


Abb. 4.2: Schematische Darstellung der Ökotypen untersuchter Polarmeer-Fischarten nach eigenen Ergebnissen und Literaturdaten. Die Fische sind von oben nach unten nach dem Grad der Assoziation mit dem Meeresboden und von links nach rechts nach abnehmendem Quotienten aus maximaler und mittlerer Bewegungshäufigkeit angeordnet. Gerasterte Felder geben den ermittelten Bereich dieses Quotienten an, die dunkelste Tönung entspricht dem Mittelwert. Nähere Erläuterungen im Text.

Untersuchung. Sie bewohnen den stark strukturierten Untereislebensraum und weisen möglicherweise deshalb eine große innerartliche Variabilität in Bezug auf die beobachteten Parameter Aktivität, Verhalten und Wahrnehmungsfähigkeit auf. Beide Fische reagierten auf die geringsten gegebenen Reize, zeigten Aggressions- und Territorial- (*P. borchgrevinki*) bzw. Schwarmverhalten (*B. saida*). Für *Pagothenia* konnte eine Veränderung der Lebensweise mit der Größe (bzw. dem Alter) festgestellt werden, wie sie für *Boreogadus*, aber auch für *Notothenia rossi* (MORRIS & NORTH 1984) bekannt ist: Junge Tiere sind deutlich aktiver und wendiger als alte. Für *B. saida* wird diskutiert, daß alte Tiere das Cryopelagial verlassen und eher hyperbenthisch leben (GULLIKSEN & LØNNE 1989). Im Unterschied zu *Boreogadus*, der an zentraler Stelle im Nahrungsnetz des arktischen Ozeans steht, ist der Fraßdruck auf *P. borchgrevinki* wahrscheinlich eher gering. Der Standard-Sauerstoffverbrauch beträgt für *P. borchgrevinki* annähernd das Doppelte des Wertes eines im Gewicht etwa vergleichbaren Polardorschs. Dies deutet auf den Einfluß weiterer Parameter neben der Aktivität auf die Ruherate hin. So könnte z.B. die Produktion von Gefrierschutzsubstanzen bei *P. borchgrevinki*, die in deutlich kälterem Wasser untersucht wurde als *B. saida*, eine Rolle spielen.

Die hier untersuchten Fische gehören also einem weiten Bereich von Lebensformtypen an, von strikt benthischen Lauerjägern bis zu hochaktiven pelagischen Jägern, von trägen Vertretern, die lange Zeit bewegungslos in einer Art Ruhestarre verbringen bis zu rastlosen Dauerschwimmern. Die mittleren Bewegungshäufigkeiten variieren um den Faktor 225 (die maximalen dagegen nur um den Faktor 8). Die maximale Routinestoffwechselrate liegt fast 11 mal höher als die des Individuums mit der geringsten Rate, das Verhältnis beträgt bei den Standardraten 1:8.5. Erstaunlicherweise wurden sowohl der Minimal- wie auch der Maximalwert an benthischen Tieren gemessen, was darauf hindeutet, daß der Betrag der SOC eher art- oder strategiespezifisch ist (*sensu* STEFFENSEN *et al.* 1994). Der Wert kann aber auch stark abhängig von der individuellen Verfassung des untersuchten Fisches sein (in Bezug auf Hormonstatus, Notwendigkeit der Produktion von Gefrierschutzsubstanzen etc.).

Es ist anzunehmen, daß mit der Auswahl der hier charakterisierten Arten die Grenzen des bei Polarmeerfischen vorhandenen Aktivitäts- und Stoffwechselspektrums weitgehend erfaßt wurden und so trotz der geringen Anzahl untersuchter Arten ein guter Überblick über die in diesem Lebensraum vorhandenen Fisch-Ökotypen gewonnen werden konnte.

#### 4.5 Ausblick

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß es keine spezifischen oder einmaligen Anpassungen von Fischen der Polarmeere in Bezug auf Aktivität, Sinnesleistungen oder Verhalten gibt. Abgesehen von schnellschwimmenden Hochseefischen (analog zu den Scombriden) ist eine breite Vielfalt von Lebensformen in dieser Klimazone zu finden.

Die Charakterisierung der Ökotypen war im Rahmen der vorliegenden Untersuchung auf wenige Arten begrenzt, die jedoch einen möglichst weiten Aktivitätsbereich abdecken sollten. Zukünftige Forschungen sollten die Lücken zwischen diesen Extrema füllen. Dabei ist anzustreben, die bisherigen Befunde zum Stoffwechsel von Fischen der Polar-meere mit der hier vorgestellten optimierten Methode zu überprüfen, da sie erstmals die simultane Messung verschiedener Stoffwechselraten in einem Versuch erlaubt.

Auch die Ergebnisse zur Wahrnehmungsfähigkeit konnten die Bedeutung und Funktion der untersuchten Sinne nur exemplarisch demonstrieren. Weitere Untersuchungen mit ausgefeilteren Protokollen sollten folgen, um den ökologischen Zweck dieser Befunde zu klären. Es wurde gezeigt, daß die Bestimmung von Reiz-Schwellenwerten für die Auslösung einer Reaktion mit der vorgestellten Methode möglich ist, nun sollten die Reizmengen reduziert und die Reizqualität diversifiziert werden. Mit geeigneten Versuchsanordnungen ließe sich z.B. prüfen, welche Rolle die Biolumineszenz für tieferlebende Formen oder die Perzeption von Temperaturänderungen für die cryopelagischen Fische spielt.

Einen großen Erkenntnisgewinn verspricht die Anwendung der selben Methoden auf tropische und boreale Fische, für die - wie in Kap. 5.1 gezeigt wurde - bislang kaum verwertbare Vergleichsdaten vorliegen. Die Kombination gleichzeitiger Aktivitäts- und Stoffwechselbestimmung erlaubt nicht nur eine sorgfältigere Abgrenzung des Ökotyps, die für Vergleiche zwischen Arten oder Klimazonen unabdingbar ist. Sie könnte auch wesentliche Beiträge zur Stoffwechselphysiologie (einschließlich des Energiebedarfs von Aktivität und Verdauung), zum Verständnis von Anpassungsmechanismen an stabile oder variable Umweltbedingungen und zur Existenz einer *Metabolic Cold-* oder *-Heat Adaptation* liefern. Nur mit solchen Untersuchungen könnte belegt werden, daß, wie CLARKE (1991) postuliert, an ein Leben in den - aus menschlicher Sicht so lebensfeindlichen - Polar-meeren in der Summe weit geringere Anforderungen gestellt werden als in den Tropen mit ihren hohen Umsatzraten oder in unseren Klimaten mit den sehr variablen Umweltbedingungen.

## 5. Literatur

- ANDRIASHEV, A.P. (1954): Fishes of the northern seas of the USSR. Keys to the fauna of the USSR **53**. Akademiya Nauk SSSR, Zoological Institute, Leningrad, 566 pp. [Translated from the Russian by Israel Program for Scientific Translations, 1964].
- ANDRIASHEV, A.P. (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, A.P. (1970): Cryopelagic fishes of the Arctic and Antarctic and their significance in polar ecosystems. In: HOLDGATE, M.W. (ed.): Antarctic ecology I. Academic Press, London, New York, p 297-304.
- BEAMISH, F.W.H. (1978): Swimming capacity. In: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.): Fish physiology **7**. Academic Press, New York, p 101-187.
- BEAMISH, F.W.H. (1980): Swimming performance and oxygen consumption of the charrs. In: BALON, E.K. (ed.): Perspectives in vertebrate science **1**: Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. •, •, p 739-748.
- BEAMISH, F.W.H. & MOOKHERJII, P.S. (1964): Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. Can. J. Zool. **42**: 161-175.
- BRADSTREET, M.S.W. & CROSS, W.E. (1982): Trophic relationships at high Arctic ice edges. Arctic **35** (1): 1-12.
- BRETT, J.R. & GROVES, T.D.D. (1979): Physiological energetics. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. & BRETT, J.R. (eds.): Fish physiology **9**. Academic Press, New York, p 279-352.
- BUSHNELL, P.G.; STEFFENSEN, J.F.; SCHURMANN, H. & JONES, D.R. (1994): Exercise metabolism in two species of cod in Arctic waters. Polar Biol. **14** (1): 43-48.
- CHEKUNOVA, V.I. (1983): Ecological groups of cold-water fishes and their energy metabolism. J. Ichthyol. **23**: 111-121.
- CLARKE, A. (1980): A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. Biol. J. Linn. Soc. **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** (3): 461-473.
- CLARKE, A. (1991): What is cold adaptation and how should we measure it? Am. Zool. **31** (1): 81-92.
- CLARKE, A. & CRAME, J.A. (1989): The origin of the Southern Ocean marine fauna. In: CRAME, J.A. (ed.): Origins and evolution of the Antarctic biota. Geol. Soc. Spec. Publ. **47**, p 253-268.
- CLARKE, A. & JOHNSTON, I.A. (1996): Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes. Trends Ecol. Evol. **11** (5): 212-220.
- COWLES, D.L. & CHILDRESS, J.J. (1995): Aerobic metabolism of the anglerfish *Melanocetus johnsonii*, a deep-pelagic marine sit-and-wait predator. Deep-Sea Res **1** **42** (9): 1631-1638.
- CRAIG, P.C.; GRIFFITHS, W.B.; HALDORSON, L. & McELDERRY, H. (1982): Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters. Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **39**: 395-406.
- CRAWFORD, R.E. & JORGENSEN, J.K. (1993): Schooling behaviour of Arctic cod, *Boreogadus saida*, in relation to drifting pack ice. Environm. Biol. Fish. **36** (4): 345-357.
- DANIELS, R.A. (1982): Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish. Bull. **80** (3): 575-588.

- DAVISON, W.; FORSTER, M.E.; FRANKLIN, C.E. & TAYLOR, H.H. (1988): Recovery from exhausting exercise in an Antarctic fish, *Pagothenia borchgrevinki*. *Polar Biol.* **8**: 167-171.
- DEVRIES, A.L. (1970): Freezing resistance in Antarctic fishes. In: HOLDGATE, M.W. (ed.): *Antarctic ecology 1*. Academic Press, London, 320 pp.
- DEVRIES, A.L. & LIN, Y. (1977): The role of glycoprotein antifreezes in the survival of Antarctic fishes. In: LLANO, G.A. (ed.): *Adaptations within Antarctic ecosystems*. Gulf Publ. Co., Houston, p 439-458.
- DEWITT, H.H.; HEEMSTRA, P.C. & GON, O. (1990): Nototheniidae. In: GON, O. & HEEMSTRA, P.C. (eds.): *Fishes of the Southern Ocean*. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahams-town, p 279-331.
- DÖRNER, K. (Hrsg.) (1989): *Klinische Chemie*. Enke, Stuttgart, S. 47.
- DORRIEN, C.F. VON (1993): *Ökologie und Respiration ausgewählter arktischer Bodenfischarten*. *Ber. Polarforsch.* **125**, 104 S.
- EAKIN, R.R. (1990): Artedidraconidae. In: GON, O. & HEEMSTRA, P.C. (eds.): *Fishes of the Southern Ocean*. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, p 332-356.
- EASTMAN, J.T. (1985): The evolution of neutrally buoyant Notothenioid fishes: Their specialisations and potential interactions in the Antarctic marine food web. In: SIEGFRIED, R.W., CONDY, P.R. & LAWS, R.M. (eds.): *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer, Berlin, Heidelberg, p 430-436.
- EASTMAN, J.T. (1988): Ocular morphology in Antarctic notothenioid fishes. *J. Morphol.* **196**: 283-306.
- EASTMAN, J.T. (1993): *Antarctic fish biology: Evolution in a unique environment*. Academic Press, San Diego, 322 pp.
- EASTMAN, J.T. & DEVRIES, A.L. (1985): Adaptations for cryopelagic life in Antarctic notothenioid fish. *Polar Biol.* **4** (1): 45-52.
- EASTMAN, J.T. & GRANDE, L. (1989): Evolution of the Antarctic fish fauna with emphasis on the recent notothenioids. In: CRAME, J.A. (ed.): *Ori-gins and evolution of the Antarctic biota*. *Geol. Soc. Spec. Publ.* **47**, p 241-252.
- EKAU, W. (1988): *Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis*. *Ber. Polarforsch.* **51**, 140 S.
- EKAU, W.; HUBOLD, G. & WÖHRMANN, A. (1987): Fish and fish larvae. In: SCHNACK-SCHIEL, S. (ed.): *The winter expedition of RV „Polarstern“ to the Antarctic (ANT V/1-3)*. *Ber. Polarforsch.* **39**, p 210-218.
- EKAU, W. & GUTT, J. (1991): Notothenioid fishes from the Weddell Sea and their habitat, observed by underwater photography and television. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* **4**: 36-49.
- FANTA, E.; LUCCHIARI, P.H. & BACILA, M. (1989): The effect of temperature increase on the behavior of Antarctic fish. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* **2**: 123-130.
- FIEDLER, K. (1991): Fische. In: STARCK, D. (Hrsg.): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von ALFRED KAESTNER. Band II: Wirbeltiere*. Fischer, Jena, 498 S.
- FLETCHER, G.L., IDLER, D.R., VAISIUS, A. & HEW, C.L. (1989): Hormonal regulation of antifreeze gene expression in winter flounder. *Fish Physiol. Biochem.* **7**: 387-393.
- FLETCHER, G.L.; KING, M.J. & KAO, M.H. (1987): Low temperature regulation of antifreeze glycopeptide levels in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Zool.* **65**: 227-233.
- FLURY, B. & RIDWYL, H. (1983): *Angewandte multivariate Statistik*. Fischer, Stuttgart, 187 S.
- FORSTNER, H. (1983): An automated multiple-chamber intermittent-flow respirometer. In: GNAIGER, E. & FORSTNER, H. (eds.): *Polarographic oxygen sensors*. Springer, Berlin, p 111-126.
- FORSTER, M.E.; FRANKLIN, C.E.; TAYLOR, H.H. & DAVISON, W. (1987): The aerobic scope of an Antarctic fish, *Pagothenia borchgrevinki*, and its significance for metabolic cold adaptation. *Polar Biol.* **8**: 155-159.
- FRY, F.E.J. (1947): Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.* **55**: 1-62.

- FRY, F.E.J. (1971): The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.): Fish physiology **6**. Academic Press, New York, p 1-98.
- GAGE, J.D. (1991): Biological rates in the deep sea: A perspective from studies on processes in the benthic boundary layer. *Rev. Aquat. Sci.* **5** (1): 49-100.
- GON, O. (1990): Bathypodidae. In: GON, O. & HEEMSTRA, P.C. (eds.): Fishes of the Southern Ocean. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, p 364-380.
- GON, O. & HEEMSTRA, P.C. (eds.) (1990): Fishes of the Southern Ocean. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, 462 pp.
- HARA, T.J.; KITADA, Y. & EVANS, R.E. (1994): Distribution patterns of palatal taste buds and their responses to amino acids in salmonids. *J. Fish Biol.* **45** (3): 453-465.
- HEMPEL, G. (1987): Die Polarmeere — ein biologischer Vergleich. *Polarforsch.* **57** (3): 173-189.
- HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.) (1978): Fish physiology **7**: Locomotion. Academic Press, New York, 576 pp.
- HOEKSTRA, D. & JANSSEN, J. (1985): Non-visual feeding behaviour of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Env. Biol. Fish.* **12**: 111-117.
- HOEKSTRA, D. & JANSSEN, J. (1986): Receptive field of the mottled sculpin lateral line for *Daphnia* and a vibrating inert stimulus. *Copeia* 1986: 91-96.
- HOGNESTAD, P.T. (1968): Observations on polar cod in the Barents Sea. *Rapp. Proc. Verb.* **158**: 126-130.
- HOLETON, G.F. (1974): Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artefact? *Physiol. Zool.* **47** (3): 137-152.
- HOP, H. & GRAHAM, M. (1995): Respiration of juvenile Arctic cod (*Boreogadus saida*): Effects of acclimation, temperature, and food intake. *Polar Biol.* **15** (5): 359-367.
- 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**, 157 S.
- JANSSEN, J. (1996): Use of the lateral line and tactile senses in feeding in four Antarctic nototheniid fishes. *Environ. Biol. Fish.* **47** (1): 51-64.
- JANSSEN, J.; COOMBS, S.; MONTGOMERY, J. & SIDELEVA, V. (1990): Comparison in the use of the lateral line for detecting prey by notothenioids and sculpins. *Antarct. J. U.S.* **15**: 214-215.
- JANSSEN, J.; SIDELEVA, V. & MONTGOMERY, J. (1991): Under-ice observations of fish behavior at McMurdo Sound. *Antarct. J. U.S.* **26**: 174-175.
- JANSSEN, J.; MONTGOMERY, J.C. & TIEN, R. (1992): Social rotational feeding in *Pagothenia borchgrevinki* (Pisces: Nototheniidae). *Copeia* **2**: 559-562.
- JANSSEN, J.; JONES, W. & SLATTERY, M. (1993): Locomotion and feeding responses to mechanical stimuli in *Histiadraco velifer* (Artedidraconidae). *Copeia* **3**: 885-889.
- JOBLING, M. (1983): Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J. Fish Biol.* **23**: 549-555.
- JOHNSTON, I.A. (1989): Antarctic fish muscles — structure, function and physiology. *Antarct. Sci.* **1** (2): 97-108.
- JOHNSTON, I.A. (1993): Phenotypic plasticity of fish muscle to temperature change. In: RANKIN, J.C. & JENSEN, F.B. (eds.): Fish ecophysiology. Fish and Fisheries Series 9. Chapman & Hall, London, p 322-340.
- JOHNSTON, I.A.; CLARKE, A. & WARD, P. (1991a): Temperature and metabolic rate in sedentary fish from the Antarctic, North Sea and Indo-West Pacific Ocean. *Mar. Biol.* **109** (2): 191-195.
- JOHNSTON, I.A.; JOHNSON, T.P. & BATTRAM, J.C. (1991b): Low temperature limits burst swimming performance in Antarctic fish. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B. & TOTA, B. (eds.): Biology of Antarctic fish. Springer, Berlin, p 179-190.

- JOHNSTON, I.A. & BATTRAM, J. (1993): Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments. *Mar. Biol.* **115** (1): 7-14.
- JOHNSTONE, A.D.F.; WARDLE, C.S. & ALMATAR, S.M. (1993): Routine respiration rates of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L., and herring, *Clupea harengus* L., at low activity levels. *J. Fish Biol.* **42** (1): 149-151.
- KAUFMANN, R. (1983): VAMP: A video activity monitoring processor for the registration of animal locomotor activity. *J. Exp. Biol.* **104**: 295-298.
- KAUFMANN, R.; FORSTNER, H. & WIESER, W. (1989): Respirometry — methods and approaches. In: BRIDGES, C.R. & BUTTLER, P.J. (eds.): Techniques in comparative respiratory and physiology. Society for Experimental Biology Seminar Series, Cambridge University Press, Cambridge, p 51-76.
- KAUFMANN, R. & WIESER, W. (1992): Influence of temperature and ambient oxygen on the swimming energetics of cyprinid larvae and juveniles. *Environ. Biol. Fish.* **33** (1-2): 87-95.
- KOCH, F. & WIESER, W. (1983): Partitioning of energy in fish: can reduction of swimming activity compensate for the cost of production? *J. Exp. Biol.* **107**: 141-146.
- KROGH, A. (1914): The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. *Internationale Zeitschrift für Physikalisch-Chemische Biologie* **1**: 491-508.
- KUNZMANN, A. (1991): Blood physiology and ecological consequences in Weddell Sea fishes. *Ber. Polarforsch.* **91**, 79 pp.
- LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen. UTB Ulmer, Stuttgart, 402 S.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1983): Numerical ecology. Developments in environmental modelling **3**. Elsevier, Amsterdam, 419 pp.
- LINDSEY, C.C. (1978): Form, function, and locomotory habits in fish. In: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.): Fish physiology **7**, Locomotion. Academic Press, New York, p 1-100.
- LITTLEPAGE, J.L. (1965): Oceanographic investigations in McMurdo Sound, Antarctica. *Antarct. Res. Ser.* **5**: 1-37.
- LØNNE, O.J. & GULLIKSEN, B. (1989): Occurrence and ecological importance of sympagic fauna in the Fram Strait, Svalbard area, and western Barents Sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* **188**: 170.
- LYNDON, A.R.; HOULIHAN, D.F. & HALL, S.J. (1992): The effect of short-term fasting and a single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod, *Gadus morhua*. *J. Comp. Physiol.* **162B** (3): 209-215.
- MACDONALD, J.A. (1981): Temperature compensation in the peripheral nervous system: Antarctic vs. temperate poikilotherms. *J. Comp. Physiol.* **142**: 411-418.
- MACDONALD, J.A. & MONTGOMERY, J.C. (1991): The sensory biology of notothenioid fishes. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B. & TOTA, B. (eds.): Biology of Antarctic fishes. Springer, Berlin, p 145-162.
- MACDONALD, J.A.; MONTGOMERY, J.C. & WELLS, R.M.G. (1987): Comparative physiology of Antarctic fishes. *Adv. Mar. Biol.* **24**: 321-388.
- MEYER, A. (1965): Results of cod tagging by the Federal Republic of Germany in the Greenland area from 1959 to 1964. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Redbook Part III*: 148-152.
- MONTGOMERY, J.C. & MACDONALD, J.A. (1984): Performance of motor systems in Antarctic fishes. *J. Comp. Physiol.* **154A**: 241-248.
- MONTGOMERY, J.C.; PANKHURST, N.W. & FOSTER, B.A. (1989): Limitations on visual food-location in the planktivorous Antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki*. *Experientia* **45** (4): 395-397.
- MORENO, C.A. (1980): Observations on food and reproduction in *Trematomus bernacchii* from the Palmer Archipelago. *Copeia* **1**: 171-173.
- MORRIS, D.J. & NORTH, A.W. (1984): Oxygen consumption of five species of fish from South Georgia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **78**: 75-86.
- MOTTA, P.J. (1982): Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish,

- Chaetodon miliaris* (Perciformes, Chaetodontidae). J. Morph. **174**: 283-312.
- MUUS, B.J. & DAHLSTRÖM, P. (1978): Meeresfische. Bayerischer Landwirtschaftsverlag (BLV), München: 244 S.
- NIKOLSKII, G.W. (1957): Spezielle Fischkunde. VEB Verlag der Wissenschaften, Berlin, 632 S.
- NORTH, A.W. (1996): Locomotory activity and behaviour of the Antarctic teleost *Notothenia coriiceps*. Mar. Biol. **126** (1): 125-132.
- PANKHURST, N.W. & MONTGOMERY, J.C. (1989): Visual function in four Antarctic nototheniid fishes. J. Exp. Biol. **142**: 311-324.
- PETERSON, M.S. (1990): Hypoxia-induced physiological changes in two mangrove swamp fishes: Sheephead minnow, *Cyprinodon variegatus* Lacepede and sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Lesueur). Comp. Biochem. Physiol. **97A** (1): 17-21.
- PONOMARENKO, V.P. (1968): Some data on the distribution and migrations of polar cod in the seas of the Soviet Arctic. Rapp. Proc. Verb. **158**: 131-135.
- RADEMACHER, K. & KILS, U. (1996): Predator/prey dynamics of fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia*) and the mysid (*Neomysis integer*). Arch. Fish. Mar. Res. **43** (2): 171-181.
- RASS, T.S. (1968): Spawning and development of polar cod. Rapp. Proc. Verb. **158**: 135-145.
- REMANE, A.; STORCH, V. & WELSCH, U. (1985): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Fischer, Stuttgart, 561 S.
- SAINT-PAUL, U.; HUBOLD, G. & EKAU, W. (1988): Acclimation effects on routine oxygen consumption of the Ant-arctic fish *Pogonophryne scotti* (Artedidraconidae). Polar Biol. **9**: 125-128.
- SCHMID, M.K. (1996): Zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern um Svalbard (Arktis). Ber. Polarforsch. **202**, 92 S.
- SCHOLANDER, P.F.; VAN DAM, L.; KANWI-SHER, J.W. & HAMMEL, H.T. (1957): Supercooling and osmoregulation in Arctic fish. J. Cell. Comp. Physiol. **49**: 5-24.
- SCHUETT, F. (1933): Studies in mass physiology: The effects of numbers upon the oxygen consumption of fishes. Ecology **14** (2): 106-122.
- SCHWARZBACH, W. (1988): Die Fischfauna des östlichen und südlichen Weddellmeeres: geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten. Ber. Polarforsch. **54**, 94 S.
- SOOFIANI, N.M. & HAWKINS, A.D. (1982): Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. J. Fish Biol. **21**: 577-592.
- SPOOR, W.A. (1946): A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the Goldfish, and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes. Biol. Bull. (Woods Hole) **91**: 312-325.
- STEFFENSEN, J.F. (1989): Some errors in respirometry of aquatic breathers: How to avoid and correct for them. Fish Physiol. Biochem. **6** (1): 49-59.
- STEFFENSEN, J.F.; JOHANSEN, K. & BU-SHNELL, P.G. (1984): An automated swimming respirometer. Comp. Biochem. Physiol. **79A**: 437-440.
- STEFFENSEN, J.F.; BUSHNELL, P.G. & SCHURMANN, H. (1994): Oxygen consumption in four species of teleosts from Greenland: No evidence of metabolic cold adaptation. Polar Biol. **14** (1): 49-54.
- SULLIVAN, K.M. & SOMERO, G.N. (1980): Enzyme activities of fish skeletal muscle and brain as influenced by depth of occurrence and habits of feeding and locomotion. Mar. Biol. **60**: 91-99.
- TORRES, J.J. & SOMERO, G.N. (1988): Metabolism, enzymic activities and cold adaptation in Antarctic mesopelagic fishes. Mar. Biol. **98** (2): 169-180.
- TRUDEL, M. & BOISCLAIR, D. (1996): Estimation of fish activity costs using underwater video cameras. J. Fish Biol. **48** (1): 40-53.
- WALLER, U. (1989): Respiration and low oxygen tolerance of two fish species from the Arabian Sea, *Cubiceps whiteleggi* and *Coryphaena hippurus*. J. Appl. Ichthyol. **5** (3): 141-150.
- WARDLE, C.S. (1980): Effects of temperature on the maximum swimming speed of fishes. In: ALI,

- M.A. (ed.): Environmental physiology of fishes. Plenum Press, New York, p 519-531.
- WARDLE, C.S. & VIDELER, J.J. (1980): How do fish break the speed limit? *Nature* **284**: 445-447.
- WEISS, R.F. (1970): The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep-Sea Res.* **17**: 721-735.
- WELLS, R.M.G. (1987): Respiration of Antarctic fishes from McMurdo Sound. *Comp. Biochem. Physiol.* **88A**: 417-424.
- 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, G.G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. Beloruss State University Minsk (Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. No. 194, 1960), 253 pp.
- WOHLSCHLAG, D.E. (1963): An Antarctic fish with unusually low metabolism. *Ecol.* **44**: 557-564.
- WOHLSCHLAG, D.E. (1964a): Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. In: LEE, M.O. (ed.): *Biology of the Antarctic seas, I* American Geophysical Union, Washington D.C., p 33-62.
- WOHLSCHLAG, D.E. (1964b): Respiratory metabolism and growth of some Antarctic fishes. Scientific Committee on Antarctic Research Proc. 1st Symp. Antarct. Biol. Paris, 2-8 September 1962. Hermann, Paris, p 489-502.
- WÖHRMANN, A.P.A. (1993): Gefrierschutz bei Fischen der Polarmeere. *Ber. Polarforsch.* **119**, 98 S.
- WÖHRMANN, A.P.A. (1996): Antifreeze glycopeptides and peptides in Ant-arctic fish species from the Weddell Sea and the Lazarev Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**: 47-59.

### Mein besonder Dank gilt

- Prof. Dr. Gerd Hubold für die Betreuung dieser Arbeit (buchstäblich bis zur letzten Minute), für kritische Diskussion und die Unterstützung bei der Stationsplatzsuche; Prof. Dr. Michael Spindler für die Stellung eines Arbeitsplatzes mit samt Finanzierung und sein stets offenes Ohr für meine Probleme sowie Prof. Dr. Dr. h.c. Gotthilf Hempel, der die Betreuung in der Startphase übernahm
- meiner Familie, insbesondere Lasse, Laura, Anne sowie Stephan und Bodil, für ihre Geduld, liebevolle Unterstützung und das Ertragen langer Abwesenheiten
- Dr. Michael K. Schmid für zahllose Stunden gemeinsamer Arbeit am Respirometer, vor Aquarien und an Computern (und nicht nur da) in Kiel und Ny-Ålesund sowie für das erste Endlayout (*und das mir!*)
- den Arbeits-, Zimmer- und Fischefangkollegen während der Stationsaufenthalte, insbesondere Dr. Slawomir Kwasniewski, Michael Kuiper, Dr. Hans Ramløv und Dr. Joseph T. Eastman
- Dr. Katrin Knickmeier und Kirsten Tuschling für die unschätzbare Hilfe bei Literatursuche und -eingabe, den Dres. Rolf Gradinger, Wilhelm Hagen, Dieter Piepenburg, Andreas Wöhrmann und Andreas Kunzmann für Aufmunterung, Beratung, akribisches Korrekturlesen, sowie den noch nicht erwähnten Mitgliedern des „Teams der letzten Nacht“: Dr. Karen von Juterzenka und Silke Lischka
- Florian Schulz für die Neuprogrammierung der Respirationssteuerung und die Lösung des Temperaturkompensationsproblems, Dieko Jacobi für die Programmierung des Videoauswerteprogramms VCP und Frank-Peter Rapp für die Umsetzung unserer manchmal etwas abwegigen Ideen in funktionierende Geräte
- den Dres. Michael Klages, Andreas Wöhrmann, Christian von Dorrien, Kapitän und Crew des FS „Polarstern“ sowie Till Stempel vom Westdeutschen Rundfunk für die Überlassung von Fischen, unausgewertetem Videomaterial und Ideen
- der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung von Reisen und Material (DFG Hu 461/2-1), dem Bundesministerium für Bildung und Forschung für die Übernahme von Transportkosten (im Rahmen des Projektes 03PL009A) und der National Science Foundation, Office for Polar Programs, Dr. Polly Penhale und Prof. Dr. Arthur L. DeVries für die Ermöglichung eines Aufenthaltes auf der amerikanischen McMurdo Station/Antarktis (im Rahmen des U.S. Antarctic Program Grant S-005)
- den genannten und ungenannten Mitarbeitern (und einigen Ehemaligen) des Instituts für Polarökologie für eine außergewöhnliche Arbeitsatmosphäre, ohne die diese Arbeit kaum möglich geworden wäre - vor allem aber nicht so viel Spaß gemacht hätte!



## 6. Anhang

**Abb. A1 bis A21:** Übersicht über jeden einzelnen Respiationsversuch. Die Reihenfolge entspricht der in Tab. 2.1 angegebenen. Dargestellt ist der Verlauf der Respiration (im oberen Teil jeder Halbgrafik) und der Aktivität (im unteren Teil) gegen die Laufzeit des Versuchs. Der obere Plot gibt die Rohdaten wieder (Blindwert- und ggfs. Aminosäure- und Temperatur-korrigiert), der untere die über 12, 15 oder 24 Werte geglätteten Daten. Angegeben sind das Ein- und Aussetzen der Videobeobachtung und Phasen der Reizung mit Licht und Aminosäurelösung (AAc) und Filextrakt (Mawsoni-Extr.) sowie die eingesetzten Lichtintensitäten (in lux) bzw. Konzentrationen (in mg l<sup>-1</sup> bzw. ml l<sup>-1</sup>); die Höhe der Markierung ist nicht proportional zur Reizmenge bzw. -intensität. Für den Versuch Borch B wurde keine Bestimmung der Aktivität durchgeführt, statt dessen wurde die Temperatur angegeben — man beachte die regelmäßigen Schwankungen, die wahrscheinlich auf den Einfluß der Gezeiten zurückzuführen sind. Der Versuch Pogo B wurde wegen der sehr langen Versuchsdauer auf zwei getrennten Seiten dargestellt.

