

BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL

Nr. 13

Der Einfluß von Temperatur
und Salinität auf das
Wachstum und die Geschlechtsreife
von nutzbaren Knochenfischen

(Eine Literaturstudie)

HEYE RUMOHR

DOI 10.3289/IFMLBER_13

1975

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Nr. 13

DER EINFLUSS VON TEMPERATUR UND SALINITÄT
AUF DAS WACHSTUM UND DIE GESCHLECHTSREIFE
VON NUTZBAREN KNOCHENFISCHEN

(Eine Literaturstudie)

von

HEYE RUMOHR

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Heye Rumohr

Institut für Meereskunde

Abt. Fischereibiologie

23 K i e l

Düsternbrookerweg 20

Diese Studie ist Teil des vom Bundesminister für
Forschung und Technologie geförderten Programmes
zur Erfassung und Nutzung der Nahrungsquellen des
Meeres (Sektion Aquakultur-Forschung)

INHALTSVERZEICHNIS

	SEITE
ZUSAMMENFASSUNG	1
SUMMARY	2
1. EINLEITUNG	3
2. WIRKUNGSMECHANISMEN VON TEMPERATUR UND SALINITÄT AUF DAS WACHSTUM	5
2.1. Einfluß der Temperatur	5
2.1.1. Unmittelbare Wirkung	5
2.1.2. Mittelbare Wirkung	8
2.2. Einfluß der Salinität auf das Wachstum	10
2.3. Wechselwirkung von Wachstum und Geschlechtsreife	15
3. EINZELBETRACHTUNG WICHTIGER FISCHFAMILIEN	20
3.1. Cypriniden	20
3.2. Perciden	25
3.3. Salmoniden	27
3.3.1. Forellen	27
3.3.2. Atlantische Lachse	29
3.3.3. Pazifische Lachse	30
3.4. Anguilliden	31
3.5. Heterosomata	33
3.5.1. Scholle (<u>Pleuronectes platessa</u>)	33
3.5.2. Sonstige Heterosomata	34
3.6. Gadiden	36
3.7. Mugiliden	38:
4. SCHLUSSFOLGERUNGEN	39
BIBLIOGRAPHIE	44

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden die Wirkungsmechanismen von Temperatur und Salinität auf das Wachstum und die Geschlechtsreife kurz beschrieben. Auf den Einfluß der Temperatur auf qualitative und quantitative Aspekte der Ernährung wurde besonders eingegangen. Der Salinitätsfaktor kann aufgrund seiner energetischen Qualität keinen fördernden Einfluß auf das Wachstum haben. Seine Haupteinflußmöglichkeit liegt neben der Wirkung auf die biotische Umwelt des Fisches in seiner Stresswirkung (Osmoregulation).

Wachstum und Geschlechtsreife beeinflussen sich gegenseitig. Es konnte ein Modell aufgestellt werden, das unter Annahme fixierter Proportionen Wachstum - Reife - Lebensspanne den Einfluß der Temperatur und der Stoffwechselaktivität auf die absoluten Werte dieser Proportionen zeigt. Zuverlässige Angaben bezüglich des Einflusses von Temperatur und Salinität auf Wachstumsvorgänge gibt es fast nur für Süßwasserfische. Meeresfische konnten bis jetzt noch nicht in dem Maße untersucht werden, weil die Möglichkeiten der umfassenden experimentellen Handhabung fehlten. Eine mehrfaktorielle Analyse von biologischen Systemen muß an die Stelle von Einzeluntersuchungen der verschiedenen Umweltparameter treten. Denn das Gesamtoptimum einer Art wird durch die Einzeloptima bedingt, die mit unterschiedlicher Wertigkeit in dieses eingehen. Deutlich zeigt sich in der Literatur das Fehlen von Informationen über Lebensmöglichkeiten von Süßwasserfischen in Brackwasser. Bei Meeresfischen dagegen müssen noch mehr Untersuchungen zum Temperatureinfluß auf Ernährungsvorgänge durchgeführt werden.

SUMMARY

The influence of temperature and salinity on the growth and sexual maturity of commercial fishes. (literature survey)

A short review is given on the mechanisms of temperature and salinity acting on growth and maturity of fishes with special emphasis on the influence of temperature on qualitative and quantitative aspects of nutrition. Salinity per se cannot have any promoting effect on growth due to its energetic quality. The main possibility of influence besides its effect on the biotic environment of fish remains the stress of permanent osmoregulation.

Growth and maturity influence each other. A growth pattern with fixed proportions of growth - first maturity - longevity can be stated, this under the assumption that both longevity and age at first maturity are uniform within one species. Reliable data concerning the influence of temperature and salinity on growth processes are only available for freshwater fish. Marine fishes could not be investigated to the same extent because of the lack of extensive experimental methods. Multifactorial analysis of biological systems has to replace investigations of single environmental parameters. The general optimum of a species is conditioned by single optima each with a different valence. About freshwater fish there is a significant lack of information in the literature concerning the possibilities of their living in brackish water. Also there are few investigations of the influence of temperature on nutrition especially feeding, digestion and food conversion of marine fish.

1. EINLEITUNG

Mit der zunehmenden Anzahl von physiologischen Forschungsergebnissen an Fischen wächst auch die Notwendigkeit einer kritischen Durchsicht derselben auf Anwendbarkeit in der fischereibiologischen Praxis.

Temperatur und Salinität sind die Umweltfaktoren, die sowohl in fischereibiologischen Felduntersuchungen als auch in experimentellen Untersuchungen überwiegend behandelt worden sind, wobei der Anteil, der die Salinität betrifft, bei experimentellen Untersuchungen wesentlich geringer ist. Die herausragende Bedeutung dieser Faktoren liegt zum einen in ihrer unbestreitbaren biologisch - ökologischen Wirksamkeit, zum anderen aber sowohl auch in der relativ leichten Zugänglichkeit für Messungen und einfachen Handhabung im Experiment; dies mag manche Autoren verleitet haben, die Wirkung dieser Faktoren auf Verhaltensreaktionen von Fischen zu ungunsten von anderen, schwieriger zu messenden Faktoren zu überschätzen. Wachstum wird hier nach BERTALANFFY (1957) angesehen als Größenzunahme eines lebenden Systems, die daraus resultiert, daß der Aufbau von Baubestandteilen deren Abbau überwiegt.

In dieser Arbeit werden hauptsächlich Effekte langfristiger Einwirkungen von besonderen, d.h. vom natürlichen Biotop abweichenden Temperatur- und Salinitätsbedingungen besprochen, da deren kurzfristige Änderungen für das Wachstum von untergeordneter Bedeutung sind.

Das Problem sei zunächst dahin gestellt, ob die Fragen nach Wirkungen einzelner Faktoren - wie in der vorliegenden Arbeit - überhaupt biologisch sinnvoll sein kann. Hierauf soll in den Schlußfolgerungen prinzipiell eingegangen werden.

Obwohl schon zusammenfassende Werke über die Wirkung von abiotischen Umweltfaktoren auf Meeresorganismen existieren, D'ARCY (1942), HESSE - DOFLEIN (1943), FRY (1947, 1964, 1967),

SULLIVAN (1954), PRECHT et al. (1973), v. BUDDENBROCK (1956), GESSNER (1957), REMANE und SCHLIEPER (1958), HELA und LAEVASTU (1961), ALTMAN und DITTMER (1966), ROSE (1967), BRETT und GARSIDE (1970), KINNE (1963 a,b 1970), WEATHERLY (1972), schien es doch gerechtfertigt, die Literatur unter einem anderen, spezielleren Blickwinkel durchzusehen: während z.B. bei KINNE's "MARINE ECOLOGY" mehr die einzelnen Umweltfaktoren im Mittelpunkt stehen, ist in dieser Arbeit eine Beschränkung auf bestimmte systematische Fischgruppen vorgenommen worden, die momentan und in naher Zukunft für die Aquakultur von Bedeutung sind und sein können. Daten über deren Abhängigkeit des Wachstums und der ersten Geschlechtsreife von Temperatur und Salinität wurden gesammelt, um sie vergleichend zu interpretieren.

Aus Gründen der Übersicht und wegen der z.T. grundsätzlichen anderen Wirkungsmechanismen der Umweltfaktoren wird die Embryonal- und Larvenentwicklung der Fische nicht in die Betrachtung einbezogen, das müßte angesichts der Vielzahl von Arbeiten Inhalt einer besonderen Untersuchung sein und war bereits Gegenstand von mehreren, z.T. zusammenfassenden Arbeiten (APSTEIN 1909, LILLELUND 1965, LASKER 1964, ALDERDICE und FORRESTER 1971).

Die vorliegende Arbeit ist gegliedert in eine kurze Erörterung der Theorien über die physiologischen Grundlagen der Wirkungsmechanismen von Temperatur und Salinität auf den Organismus und in eine Zusammenfassung der aus der Literatur gesammelten Ergebnisse für einzelne systematische Gruppen von Fischen. Zum Abschluß soll versucht werden, neben mehr prinzipiell theoretischen Überlegungen zur Qualität von verschiedenen Umweltfaktoren, die Anwendung kontrollierter Temperatur- und Salinitätsbedingungen in der Aquakultur unter den Gesichtspunkten der technischen Durchführbarkeit und des erwarteten positiven produktionsbiologischen Effektes zu erörtern.

2. WIRKUNGSMECHANISMEN VON TEMPERATUR UND SALINITÄT AUF DAS WACHSTUM VON FISCHEN

2.1. Einfluß der Temperatur

Im Gegensatz zu homoiothermen Organismen, die von der Umgebungstemperatur in bestimmten Grenzen unabhängig sind, sind poikilotherme Organismen und so auch die Fische in ihren Lebensäußerungen in großem Maße von der Umgebungstemperatur bestimmt.

Andere Faktoren können die Wirkung der Temperatur modifizieren und umgekehrt beeinflusst die Temperatur Wirkungen von zahlreichen Umweltfaktoren auf den Organismus. Insbesondere KINNE (1956, 1960, 1962) hat sich mit der Interaktion der Temperatur mit anderen Umweltfaktoren befaßt. Da monofaktorielle Analysen oft zu ökologisch wertlosen Ergebnissen führen, fordert er mit Nachdruck multifaktorielle Analysen.

Wie kann nun die Temperatur auf einen Fisch einwirken? Der Übersicht halber sollte man die Einwirkungen der Temperatur auf das Wachstum in unmittelbare, die als Folge einer direkten Übertragung der Temperatur des Außenmediums auf das Innenmedium resultieren und mittelbare, deren Zustandekommen von einem oder mehreren Zwischenträgern abhängig ist, unterteilen.

2.1.1. Unmittelbare Wirkung

Die Temperatur beeinflusst die Geschwindigkeit und Dynamik aller Stoffwechselabläufe im Organismus. Es fehlt nicht an Versuchen, diese Beeinflussung mathematisch zu formulieren. LAUDIEN (1971) gibt eine gute Übersicht über die Formeln in Regeln über das Verhältnis von Temperatur und Geschwindigkeit einer biologisch - chemischen Reaktion. In dieses Verhältnis gehen so viele biologisch bedingte, einschränkende Umstände ein, daß z.B. die vielzitierte Van't Hoff'sche

Regel nicht oder nur in ganz engen Bereichen gilt (WINBERG 1960). Weitere Informationen über die quantitativen Relationen sind zu finden bei KROGH (1916), D'ARCY (1942), FLOERKE et al. (1954), WINBERG (1960), KINNE (1970), PRECHT et al. (1973).

Ähnliches gilt für die quantitativen Zusammenhänge von Stoffwechselaktivität und Wachstumserscheinungen. Auch hier gibt es viele z.T. widersprüchliche Versuche zur mathematischen Formulierung, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll (BERTALANFFY 1951, 1957, KRÜGER 1966, HOHENDORF 1966).

Dagegen soll der ganze Bereich der Ernährung Gegensatz der folgenden Betrachtung sein, den "Increase in size and weight is more a question of food than of anything else!" (BERTIN 1956). Ausgehend von der temperaturbedingten Stoffwechselrate, läßt sich ein komplexes Netz von Abhängigkeiten beobachten, was die Futteraufnahme, den Appetit, die Nahrungsverwertung und Darmentleerungsrate, bzw. den Futterdurchsatz betrifft: die Futteraufnahme steigt mit steigender Stoffwechselrate an, um dann schon vor der oberen letalen Grenze bis zur Futterverweigerung abzufallen. Entsprechend limitieren tiefe Temperaturen die Futteraufnahme und damit das Wachstum (EDWARDS et al. 1972). Ebenso ist die Stoffwechselrate abhängig von der Futteraufnahme. Ein Teil des Gesamtstoffwechsels, der Erhaltungsstoffwechsel (maintenance metabolism) sorgt dafür, daß die Lebensfunktionen des Fisches ungestört ablaufen können und daß der Fisch nicht an Substanz verliert. Obwohl diese Anforderungen zuerst befriedigt werden müssen, bevor Energie für andere Zwecke (z.B. Wachstum) frei wird, sind sie nicht fixiert, sondern u.a. abhängig von der Gesamtstoffwechselrate (PALOHEIMO und DICKIE 1966, KINNE 1963 b). Fische passen sich mit ihrem Erhaltungsstoffwechsel ihrer Umwelt an. (Eine zeitlich begrenzte Fischhaltung ohne Futter ist daher sinnvoller als eine

mit ungenügender Fütterung, da die Fische dann immer mehr suchen und unnötig Energie verbrauchen VALLET et al. 1970). Die ganze Problematik der unterschiedlichen Stoffwechsellniveaus wird ausführlich von WINBERG (1960) und PALOHEIMO und DICKIE (1966) diskutiert.

Wie die Futteraufnahme ist auch die Darmentleerungsrate temperaturabhängig. Sie steigt z.B. beim Dorsch bis 15°C an, bleibt eine zeitlang konstant und fällt dann mit steigender Temperatur im Bereich der letalen Grenze ab (TYLER 1970). BRETT und HIGGS (1970) bestimmten die Zeit der totalen Verdauung einer Nahrungsmenge bei Oncorhynchus nerka. Sie nahm ab von 147 Stunden bei 3°C auf 18 Stunden bei 23°C. Bei Temperaturen über 20°C sanken der Appetit und die Futterausnutzung. Bei Verdauungsuntersuchungen muß man unterscheiden zwischen der rein mechanischen Verarbeitung durch die Darmperistaltik, die in ihrer Intensität natürlich auch von der Temperatur bestimmt wird und der enzymatischen Verdauung. Denn nur die Menge der verarbeiteten und verdauten Nahrung bestimmt das Wachstum und damit die Produktionsrate (EDWARDS 1971). Veränderungen der Optimaltemperatur für verschiedene Verdauungsenzyme beschreibt TAKESUE (1955).

Verschiedene Lebensvorgänge im Fischkörper haben unterschiedliche Temperaturoptima, ebenso wie gleiche Lebensvorgänge in verschiedenen Entwicklungsstufen bei unterschiedlichen Temperaturen optimal ablaufen. So nimmt die optimale Temperatur für Futteraufnahme mit steigendem Körpergewicht ab. Das Gleiche gilt für die Futtermwertung. Die Effektivität der Nahrungsausnutzung nimmt mit steigender Temperatur früher ab als die Intensität der Futteraufnahme. Daher ist die Optimaltemperatur für Futtermwertung niedriger als die für Futteraufnahme. D.h. bei starker Fütterung bei unnötig hohen Temperaturen geht Energie verloren, die nicht für das Wachstum verwendet werden kann.

Diese Tatsache zeigte PANDAIN (1970) an der Klische Limanda limanda. Vieles deutet darauf hin, daß die eben besprochenen Muster auch für andere Fische Gültigkeit haben BROWN (1946 b, 1951, SALEH (1964), ISHIWATA (1970). WINBERG (1960) allerdings ist der Meinung, und glaubt sie in der Literatur bestätigt zu finden, daß die Temperatur zumindest im Bereich der Optimal-Temperatur keinen Einfluß auf die Futterausnutzung hat.

SERBENIUK und MANTEIFEL (1960) beobachteten Veränderungen des Atmungsstoffwechsels im Gehirn von Fischen und weisen in diesem Zusammenhang auf die wichtige Rolle des zentralen Nervensystems bei Temperatureinwirkungen auf Fische hin.

KINNE (1963 b) macht darauf aufmerksam, daß Schwankungen der Temperatur durchaus notwendig sein können für das Wohlbefinden besonders der Bewohner von Gebieten mit charakteristischen Temperaturschwankungen. Im Experiment zeigte sich dagegen bisher bei vielen Fischen ein besseres Wachstum bei konstanten Temperaturen (CUTLER 1918, DORFMAN und WHITWORTH 1969, MESKE mündl. Mitt.).

2.1.2. Mittelbare Wirkungen

Die mittelbare Wirkung der Temperatur äußert sich für den Fisch u.a. als Temperaturreiz, den er mit entsprechenden Rezeptoren (meist freien Nervenendigungen in der Epidermis; LAUDIEN 1971) wahrnimmt und mit bestimmten Verhaltensmustern beantwortet. Inwieweit diese Verhaltensweisen mit gesteigerter Lokomotionsaktivität und damit verbundener erhöhter Trefferwahrscheinlichkeit bei der Nahrungssuche verbunden ist, muß man im Einzelfall untersuchen.

Fische haben einen relativ hoch entwickelten Temperatursinn. So stellte BULL (1936) fest, daß Fische (im normalen Temperaturbereich) noch Temperaturunterschiede von $0,03^{\circ}\text{C}$ wahrnehmen. Gerade Temperaturunterschiede sind es, die Auswirkungen auf

das Verhalten bzw. Aktivität von Fischen haben (FRY 1947, HELA und LAEVASTU 1961). BERZINS (1949) beobachtete im Rigaer Meerbusen eine durch 1 - 4°C kaltes aufsteigendes Meerwasser verursachte Scheuchwirkung, welche die Heringe und Sprotten und zugleich deren Nährtiere (Gammariden) in Küstennähe drängte. Die so zustandegewonnene Nahrungskonzentration mag einen fördernden Einfluß auf das Wachstum gehabt haben.

Groß ist die Wirkung der Temperatur auf die biotische Umwelt des Fisches. Verbreitung und Verhalten, Anzahl und Wachstum der Nahrungsorganismen werden im Allgemeinen nach den unter 2.1.1. aufgeführten Grundsätzen beeinflusst. DEMENTYEVA und MANKEVICH (1965) haben eine derartige mittelbare Beziehung beschrieben: temperaturbedingte hohe Calanusproduktion erlaubte den Heringen, sich einen hohen Fettgehalt anzufressen. Das wiederum begünstigte die Bildung von bodennahen Heringskonzentrationen und verbesserte die Nahrungsbedingungen für den Dorsch beträchtlich. Am Ende dieser Kausalkette steht eine verbesserte Wachstumsrate für den Dorsch. Ähnliche Vorgänge beobachtete auch ARNTZ (1973) in der westlichen Ostsee.

Eine hemmende mittelbare Wirkung der Temperaturerhöhung kann auftreten, wenn diese mit einem starken Anstieg der Phytoplanktonproduktion verbunden ist, die die Lichtdurchlässigkeit des Wassers herabsetzt und dadurch die optische Nahrungssuche erschwert. Durch die herabgesetzte Lichtintensität wird die "Zugänglichkeit" der Beute herabgesetzt. Diesen Komplex behandelt RECK (1973) auch in seiner zusammenfassenden Darstellung der Verhaltensreaktionen in Bezug auf die Nahrungsökologie von Fischen. Ein weiterer wichtiger Hemmfaktor für das Wachstum ist die ansteigende Parasitierung mit steigender Temperatur (THORSLUND 1971). Dies ist ein Problem, mit dem besonders kommerzielle Aquakulturen zu kämpfen haben. Verstärkend mag hier noch

die Tatsache wirken, daß in derartigen Betrieben die Fische meist auf engerem Raum gehalten werden, als sie in der Natur zur Verfügung haben. Das unterstützt die Ansteckungsgefahr. SCHLOTFELD (1969) berichtet vom plötzlichem Auftreten von Furunkulose bei Brackwasser - Forellen ab 20°C. Ebenfalls bei Brackwasser - Forellen hat KOOPS (1972) schon ab 15°C Probleme mit Furunculidosis gehabt.

2.2. EINFLUSS DER SALINITÄT AUF DAS WACHSTUM

Fische weisen sehr unterschiedliche Fähigkeiten auf, den Salzgehalt des Wassers zu ertragen. Süßwasserfische können bis auf wenige Ausnahmen nur einem Salzgehalt von wenigen Promille, und das oft nur für kurze Zeit, standhalten. Meeresfische leben dauernd im für sie hyperosmotischen Medium und haben im Laufe der Evolution leistungsfähige Regulationsmechanismen entwickelt, die durch aktiven Transport der osmotisch wirksamen Komponenten den Konzentrationsunterschied der Körperflüssigkeit zum Außenmedium aufrecht erhalten.

Euryhaline Arten, zu denen die Wanderfische, die Mugiliden und andere Brackwasserfische gehören, können sowohl im Süßwasser als auch im Brackwasser verschiedener Konzentrationen gedeihen und leben in verschiedenen Abschnitten ihrer Entwicklung tatsächlich in Bereichen verschiedener Salinität. Andere, meist Bewohner der Hochsee, die nur in engen Salzgehaltsgrenzen leben, bzw. Süßwasserfische, die nur im Süßwasser existieren können und damit auch in ihrer Verbreitung begrenzt sind, werden als stenohalin bezeichnet. Aus der Vielzahl der Arbeiten über physiologische Reaktionen von Fischen gegenüber dem Salzgehalt seien nur einige zusammenfassende zitiert: REMANE (1940), HESSE - DOFLEIN (1943), REMANE und SCHLIEPER (1958), KINNE (1956, 1964 a).

Osmoregulation ist ein energieverbrauchender Vorgang, denn der Salzgehalt bringt keine Energie in den Energiehaushalt ein, wie die Temperatur der Umgebung (bzw. Wärme) und der Sauerstoff, sondern kostet nur Energie durch die Verschiebungsarbeit von Ionen entgegen einem osmotischen Gefälle. E. STYCZYNSKA - JUREWICZ (1970) bestimmte die thermodynamischen Kosten der Osmoregulation bei Invertebraten auf etwas über 1% des Gesamtstoffwechsels (s.a. POTTS und PARRY 1964). Wie hoch nun aber die Energiekosten dieser Austauschvorgänge bei Fischen sind, ist noch kaum gemessen worden, und die Notwendigkeit derartiger Untersuchungen liegt auf der Hand (HESSE - DOFLEIN 1943, HOLLIDAY 1972). Einen rechnerischen Ansatz gibt FLOREY (1970) in seinem "Lehrbuch der Tierphysiologie".

Betrachtet man die energetischen Zusammenhänge im Organismus, kann man das Wachstum auch als output der Energiebilanz ansehen, da in Körpersubstanz (insbesondere in Form von Reservestoffen) angelegte Energie aus dem aktuellen Stoffwechselgeschehen ausgeschieden ist und lediglich für akute Energiefragen zur Verfügung steht. Dessen ungeachtet, läuft bei adulten Fischen das jährliche Gonadenwachstum, was unter Umständen zu regelmäßigen Gewichtsverlusten beim Ablaihen führen kann. Dieses berührt aber das eigentliche Problem des langfristigen Wachstums nicht, ebenso wie die Wasseraufnahme bei Salzgehaltsschwankungen. Faktoren, die das Wachstum fördern sollen, müssen in irgendeiner Form Energie in den Stoffwechsel bringen oder zumindest die Energiezufuhr erhöhen. Nach dem oben Gesagten ist es verständlich, daß die Hauptwirkung des Faktors Salinität im physiologischen Stress besteht, und das wird umso deutlicher je mehr wir vom optimalen Bereich entfernt sind. (Stress: alle Bedrohungen und Belastungen aus dem inneren und äußeren Milieu, die den Organismus in akute Spannungen versetzt, SPOERRI 1970).

In seiner Klassifikation der Umweltfaktoren in "lethal, masking, directive, controlling, limiting und accessory factors" reiht FRY (1947) den Salinitätsfaktor u.a. als accessory factor ein, d.h. als einen Faktor, der eine zusätzliche Stoffwechselbelastung darstellt und in Verbindung mit dem Faktor, der die Stoffwechselrate bestimmt (over-all metabolic rate), tödlich für den Organismus wirken kann. Tiefe Temperaturen, die für sich allein von Fischen z.B. im Süßwasser noch toleriert werden, können die Fähigkeit zur Osmoregulation beeinflussen (DOUDORFF 1945 zit. nach FRY 1947), und eine geringe Stoffwechsellast durch zusätzlichen Salzgehalt des Wassers kann so zum Tode des Fisches führen. Aus diesem Grunde läßt man z.T. in halbkommerziellen Brackwasserkulturen von Forellen die Tiere in Brackwasser überwintern, um letale osmotische Störungen zu vermeiden (SCHLOTFELD 1969).

Der physiologische Einfluß des Salinitätsfaktors für sich ist ziemlich beschränkt (KINNE und KINNE 1962). Außerdem hängt die Qualität der Wirkung dieses Faktors sehr stark von der Entwicklungsphase des betroffenen Tieres ab. Besonders hervorzuheben in diesem Zusammenhang ist eine sensible Phase mit hoher Empfindlichkeit und Plastizität, in der möglicherweise das ökologische Potential im Sinne einer Prägung entscheidend beeinflusst wird. So kann es z.B. nur in Stadien der frühesten Entwicklung zu salinitätsbedingten Modifizierungen der meristischen Merkmale kommen (TANING 1952, SWEET und KINNE 1964, KINNE und SWEET 1965, HEMPEL und BLAXTER 1961). KINNE faßt dieses Problem, die bis in die frühe Ontogenie hineingehen unter dem Begriff nichtgenetische Adaption (non-genetic adaption) zusammen und hat umfassende theoretische Überlegungen zu diesem Bereich veröffentlicht (KINNE 1963 a,b, 1964 b, 1970).

Besondere Bedeutung kommt den Salzgehaltsänderungen zu, deren Wirkung auf die Lebensäußerungen der Fische (z.B. Schwimmgeschwindigkeit und geographische Verbreitung) oft größer ist, als die der absoluten Salzkonzentration selbst (PEREZ 1969). Setzt man die Fische abrupten Veränderungen des Salzgehaltes aus, so steigt der Stoffwechsel an, um dann nach einiger Zeit wieder auf ein normales Niveau zurückzusinken (WINBERG 1960; JOB 1969). Die Kausalität dieses Stoffwechselanstieges ist jedoch nicht immer klar. Es ist schwer zu bestimmen, ob die physiologische Wirkung der veränderten Salzgehaltskonzentration auslösendes Moment ist, oder z.B. der Fisch durch Steigerung seiner Bewegungsaktivität dem ungewohnten Milieu entkommen will und als Folge davon sein Stoffwechsel ansteigt. Wahrscheinlich trifft beides zu. Die Rückkehr auf ein normales Stoffwechsellniveau beruht auf der Fähigkeit der Fische, sich in bestimmten Grenzen an neue Bedingungen zu adaptieren. Werden diese Grenzen jedoch überschritten und wird dieser Stress zum Dauerzustand, dann kommt es z.B. zu der bekannten Erscheinung, daß Meeresfische in Brackwassergebieten kleiner sind als Fische gleicher Art in Gewässern mit normalem Salzgehalt (32 - 35 ‰).

Generell läßt sich sagen, daß Fische zu salinitätsbedingten Grenzen ihrer Verbeitungsgebiete hin kleiner werden. Dies ist natürlich nicht nur eine Frage des Salzgehaltes, sondern insbesondere auch des Nahrungsangebotes, das vom Salzgehalt über das Artenspektrum der Futtertiere mit beeinflußt wird (REMANE und SCHLIEPER 1958). Dies gilt auch für den Zusammenhang, daß euryhaline Arten grundsätzlich in salzreichem Wasser besser wachsen (CANAGARATNAM 1959).

Versuche verschiedener Autoren zur Abhängigkeit verschiedener physiologischer Reaktionen von unterschiedlichen Salzgehalten brachten übereinstimmende Ergebnisse (VALLET et al. 1971, OTTO 1971, BROCKSEN und COLE 1972, HOLLIDAY 1972). Durchgehend wurde eine Verminderung der Futteraufnahme und Futtermittelverwertung mit zunehmender Abweichung des Salzgehaltes

von einem Optimalbereich beobachtet. KINNE vermutet eine Beeinflussung des "Appetits" (appetite drive) durch den Salzgehalt.

Es wird vermutet, daß der Salzgehalt auch die hormonale Steuerung des Wachstums beeinflussen kann. Einzelheiten sind jedoch bisher nicht bekannt; insbesondere ist die Rolle des Thyroxins in Bezug auf das Wachstum noch nicht endgültig geklärt (GORBMAN 1969).

Fische sind oft mit Ektoparasiten befallen, die an ihren Kräften zehren und so auch das Wachstum behindern (AMLACHER 1972). Meist haben diese Parasiten andere Toleranzgrenzen bezüglich der Salinität als ihr Wirtsfisch. Das kann man sich in der Aquakultur zunutze machen und durch langfristig geringe Salzgehalteserhöhungen (IVANOV et al. 1971) bei der Aufzucht von Süßwasserfischen die Ausschaltung von Ektoparasiten begünstigen. FLÜCHTER (mündl. Mitteilung) machte bei Seezungen gute Erfahrungen mit einer kurzen, aber relativ großen Erhöhung des Salzgehaltes, um Ektoparasiten zu bekämpfen.

2.3. WECHSELWIRKUNG VON WACHSTUM UND GESCHLECHTSREIFE

Das Wachstum und die Geschlechtsreife bei Fischen beeinflussen sich gegenseitig. Mit Eintritt der ersten Geschlechtsreife wird das Wachstum langsamer was in den meisten Fällen deutlich wird am charakteristischen Knick in der Wachstumskurve (HAEMPEL 1953). Neben bedeutenden hormonellen Veränderungen wird für den Aufbau der Geschlechtsprodukte viel Energie benötigt, die für das Wachstum verloren geht. Parallel zur ersten Reife läuft auch ein Wechsel im Wachstumstyp des Fisches: das betonte Längenwachstum der Jugend wird abgelöst von einem stärkeren Dickenwachstum. NIKOLSKI (1969): "A rapid linear growth in immature fish leads to earlier maturity and less loss to predators. A species usually has a definite size (not age) for maturity, but dwarf forms represent an exception. Adult fish show more rapid increase in body mass, which provides increased fecundity of the population." NIKOLSKI deutet auch an, daß der Eintritt der ersten Geschlechtsreife von der Wachstumsgeschwindigkeit abhängt. Um einen Einblick in die u.a. auch terminologischen Unklarheiten über die Zusammenhänge zu geben, sind im folgenden einige Aussagen über den Zusammenhang von Wachstum und Geschlechtsreife aufgeführt:

schnelleres Wachstum	frühe Reife	DEMENTYEVA 1965
sehr gut wachs. Pop.	frühere Reife	TESCH 1955
Kümmernwachstum	vorzeitige Reife	TESCH 1955
besseres Wachstum	früher reif	ALM 1954, 1959
schlechtes Wachstum	Reife beschleun.	HAEMPEL 1953
schnelles Wachstum	Reife verzögert	HAEMPEL 1953
schnelles Wachstum	späte Reife	LASKAR 1943
schlechtes Wachstum	schnelle Reife	LASKAR 1943
schnelles Wachstum	frühere Reife	NIKOLSKI 1969
schnelleres Wachstum	frühere Reife	BERTIN 1965

Einigkeit besteht bei allen genannten Autoren in der Aussage, daß schlecht wachsende Fische im allgemeinen vorzeitig reifen.

Schwieriger ist es, die widersprüchlichen Aussagen über die Geschlechtsreife bei "schnellem" bzw. "schnellerem" Wachstum zu verstehen. Die Vergleichbarkeit dieser relativen Aussagen kann eingeschränkt sein durch den Bezug auf jeweils einen unterschiedlichen Standard: geht man z.B. von einer schlecht wachsenden Population aus, dann kann der Eindruck der "späteren" Reife bei "schneller" wachsenden Tieren bedingt sein durch die vorzeitige Reife von überwiegend in der Population vorhandenen Kümmerformen. Dies steht nicht in Widerspruch zur "früheren" Reife der "schneller" wachsenden Fische bezogen auf die normale Wachstumsgeschwindigkeit der Art.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit dieser Widersprüche kann man aus der Betrachtung von allgemeinen Wachstumsmustern (growth patterns) ziehen: die Entwicklung und somit auch das Altern bei Poikilothermen ist neben der endogenen Steuerung eine Funktion der stoffwechselbestimmenden Faktoren, d.h. hauptsächlich der Temperatur. Diese Abhängigkeit wird bei der üblichen Altersangabe in absoluten Zeiteinheiten nicht berücksichtigt. Das physiologische Alter eines Fisches kann nur als ein Quotient angegeben werden, der das jeweilige absolute Alter im Verhältnis bzw. als Teil der unter den gegebenen Umwelt- und Nahrungsverhältnissen zu erwartenden Lebensspanne (longevity) darstellt. Fische haben mehr oder weniger festgelegte Wachstumsmuster (ALM 1959, BEVERTON 1963, HOHENDORF 1970, MITANI 1970), d.h. die Dauer der einzelnen Lebensabschnitte in Einheiten des physiologischen Alters steht in einem genetisch festgelegten Verhältnis. Fische einer Art werden also alle im annähernd gleichen physiologischen Alter geschlechtsreif und sterben - abgesehen von geschlechtsbedingten Unterschieden (ALM 1959) - auch im durchschnittlichen gleichen physiologischen Alter eines natürlichen Todes, wenn sie nicht vorher einem Räuber zum Opfer fallen. Umweltbedingungen wie Bevölkerungsdichte, Nahrungsangebot und besonders die Temperatur beeinflussen die Geschwindigkeit der Alterungsprozesse und damit auch die

Dauer der einzelnen Lebensabschnitte in absoluten Zeiteinheiten. In diesem Zusammenhang wäre die herabgesetzte Lebenserwartung bei Fischen mit streßbedingtem kümmerlichem Wachstum verständlich, wenn man annimmt, daß diese Tiere schnell altern, bedingt z.B. durch die besondere Belastung des Stoffwechsellagerhaushaltes.

Die Frage ist, ob die endgültigen Werte der Proportionen des Entwicklungsschemas bereits zu einem relativ frühen Zeitpunkt festgelegt sind, z.B. bereits im Laufe der Larval- und Jugendentwicklung, oder erst mit dem Eintritt in die Geschlechtsreife. Dieser markiert z.B. für Clupeiden und Engrauliden das erste Drittel der Lebensspanne (BEVERTON 1963, HOHENDORF 1970). Diese Proportion mag für andere Arten etwas verschieden sein, der Zusammenhang scheint aber allgemein für Fische kennzeichnend zu sein.

Abb. 1 veranschaulicht das Verhältnis von l_m zu l_∞ , d.h. der Länge zur Zeit der ersten Geschlechtsreife und der größtmöglichen (asymptotischen) Endlänge. Es ist eine recht eindeutige Beziehung zu erkennen, deren errechneter Mittelwert für verschiedene Fischarten bei 0,58 liegt. HOLT (1959) hat ähnliche Überlegungen angestellt und gibt l_m als zwei Drittel von l_∞ an, was dem obigen entspricht. Die errechneten Werte von BEVERTON (1963) für Engrauliden und Clupeiden liegen etwas höher zwischen 0,62 und 0,80. Eine enge Proportionalität zeigen auch seine errechneten Werte für das Verhältnis von t_m zu T_{max} , das bedeutet das Verhältnis der Zeit bis zum Erreichen der Geschlechtsreife bezogen auf die maximale Lebensdauer; dieses lag durchweg bei ein Drittel. Ein anderer Versuch, nämlich l_m/l_∞ zum maximalen Alter T_{max} in Beziehung zu setzen ergab kein eindeutiges Bild, was unsere These unterstützt, daß l_m zu l_∞ ein annähernd fester Wert ist. Nur ein Hinweis ließ sich ableiten, daß möglicherweise die l_m/l_∞ Werte für kurzlebige Fische am höchsten sind (BEVERTON und HOLT 1959). Die Einwirkung der Temperatur bzw. der Stoff-

wechselaktivität auf das Wachstum bei gleichbleibenden Relationen $l_m/l_{\infty} = 2/3$, $t_m/T_{\max} = 1/3$ ist in einem Schema zusammengefaßt (Abb. 2). Bei steigender Stoffwechselaktivität nimmt die maximale Lebensdauer und auch die maximale Endlänge eines Fisches ab, bzw. ist bei geringerer Stoffwechselaktivität eine große Lebensspanne mit einer großen Endlänge zu beobachten (meist in kälteren Klimaten, z.B. beim Heilbutt und dem atlanto-scandischen Hering, ALM 1959, BEVERTON 1963, HOHENDORF 1970). Temperaturbedingte Wachstumsunterschiede sind sowohl innerhalb einer Art (z.B. Karpfen in Java und in Europa), als auch für die verschiedensten Fischarten in verschiedenen geographischen Breiten, d.h. in verschiedenen Klimaten zu beobachten (HICKLING 1933, BROCH 1933, MAY et al. 1965).

Es bleibt die Notwendigkeit einer gründlichen rechnerischen Bearbeitung dieses Komplexes, sowie weitere Bemühungen um mehr und bessere Wachstumsdaten sowohl aus der Literatur, als auch aus neuen Felduntersuchungen.

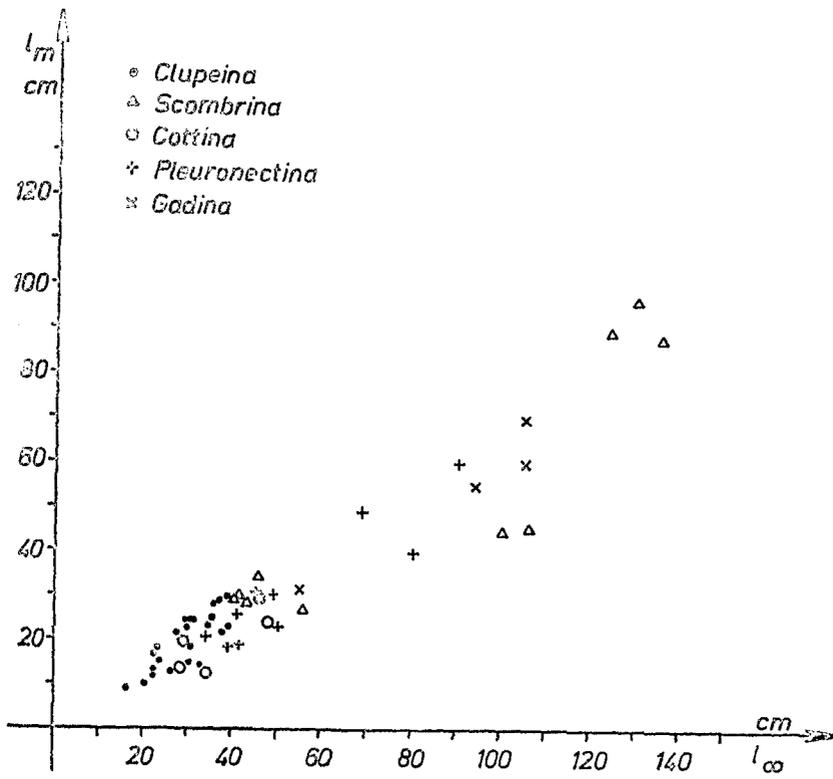


Abb. 1 (Werte n. Bull. Jap. Soc. Sci. Fisch. 36, 3: 259-261, (1970)
u. Beverton (1963))

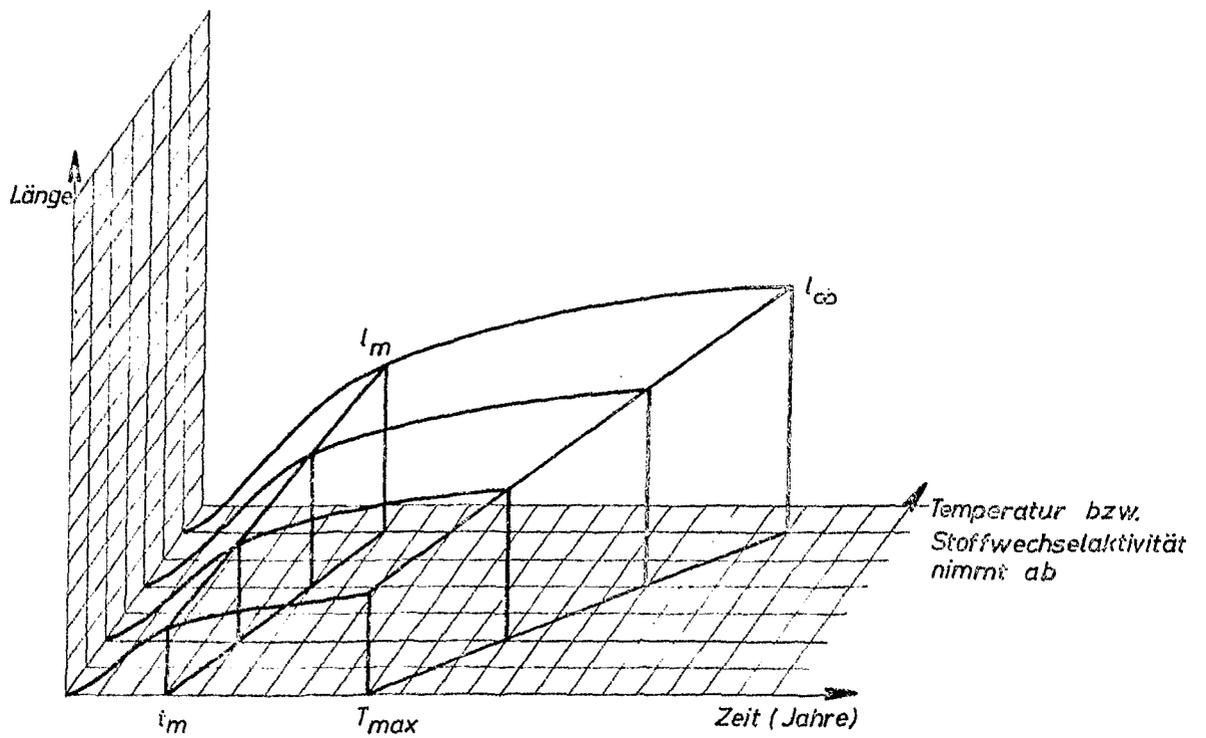


Abb. 2 Wachstumskurven in Abhängigkeit von Temperatur bzw. Stoffwechselaktivität

3. EINZELBETRACHTUNG WICHTIGER FISCHFAMILIEN

3.1. CYPRINIDEN

Der Karpfen, Cyprinus carpio, bekannt als ausgesprochen eurythermer Fisch, ist seit langer Zeit der wichtigste Wirtschaftsfisch des Süßwasser in Europa. Allerdings wird ihm jetzt seine Stellung durch die vermehrte Zucht von Salmoniden, insbesondere Forellen, streitig gemacht.

Über den Einfluß der Temperatur auf Wachstums- und Reifungsvorgänge liegen eine Anzahl eingehender Arbeiten vor, (BACKIEL und STEGMAN 1968), die sich u.a. auch mit der Zucht von Karpfen in wärmeren Klimaten wie im vorderen Orient (SALEH 1964), Asien (BUSCHKIEL 1932, 1938) und in der Sowjetunion (GRIBANOV et al. 1968) beschäftigen. Generell läßt sich sagen, daß das Temperaturoptimum für Karpfen, abhängig von anderen Faktoren, zwischen 20° und 28°C liegt. BUSCHKIEL (1938) gibt noch einen genaueren Wert von 23°C an, doch angesichts der großen Plastizität des Karpfens gegenüber Umwelteinflüssen und der vielen herangezüchteten Rassen hat es wenig Sinn, sich auf exakte Temperaturwerte zu versteifen.

In einer Studie über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum von Karpfen in Syrien, verglichen mit deutschen Verhältnissen, kommt der Autor (SALEH 1964) zu dem Schluß, daß im Bereich von 10 - 14°C nur natürliche Nahrung verdaut wird, von 15 - 20°C erst die volle Ausnutzung von Kunstfutter erfolgt, bei Temperaturen über 20°C gutes bis optimales Wachstum erfolgt. Zeiten mit Lufttemperaturen über 20°C (die Wassertemperaturen weichen etwa 3 - 5° nach unten von den Lufttemperaturen ab) bezeichnet er als Zeiten guten Wachstums. Sie sind in Deutschland im Durchschnitt 3 Monate, in Syrien hingegen 8 Monate lang. Aus dieser verlängerten Wachs-

tumsperiode erklärt sich dann der Wachstumsunterschied. Ein Unterschied im jährlichen Zuwachs gibt er nicht an, nur den Maximalertrag von 1500kg/ha in 5 Monaten.

Ein groß angelegtes Experiment wurde von Wissenschaftlern des Instituts für Binnenfischerei in Berlin - Friedrichshagen durchgeführt. Hier wurden einsömmerige Karpfen und nachfolgend Satzkarpfen in Netzkäfigen im Kühlwasserlauf eines Kraftwerkes gehalten und das Wachstum gemessen (STEFFENS 1969, 1970), Untersuchungen des physiologischen Zustandes vorgenommen (ALBRECHT 1969, 1970) und, was meistens zu kurz kommt, die ökonomischen Verhältnisse der Warmwasserzucht analysiert (MENZEL 1969, 1970). In den Versuchen mit einsömmerigen Karpfen wurde bei einer mittleren Temperatur von $24,2^{\circ}\text{C}$ folgender Zuwachs in 116 Tagen gemessen:

kleine K_1 (einsömmerig	28g,	nach 116 Tagen	216g
große K_1	"	50g,	" 268g

Die tägliche Futtermenge war im optimalen Fall 2,05% des Körpergewichtes mit einem Futterquotienten von 1,45, im ungünstigsten Fall 2,76% mit einem Futterquotienten von 2,30, d.h. im Durchschnitt 1,81. Gefüttert wurde mit Trockenfutter - pellets mit einem Rohproteingehalt von 33,7%.

Im Versuch mit Satzkarpfen (200 - 300g) konnte ein Stückzuwachs von 652 - 1015g in 75 - 118 Tagen erzielt werden. Die Temperatur war anfangs 27°C und sank im Laufe der Zeit auf 17°C ab. Der Futterquotient war mit 1,61 - 2,25 (Durchschnitt 1,86) ähnlich wie bei dem vorhergehenden Versuch. Das Optimum der Futtermittelverwertung und daraus folgend schneller Zuwachs konnte nur bei Temperaturen über $23 - 24^{\circ}\text{C}$ erreicht werden.

Im Gegensatz zu anderen Teichfischen waren die Keimdrüsen bei den im Warmwasser gehaltenen Fischen sehr weit ent-

wickelt. ALBRECHT nimmt an, daß die Keimdrüsenentwicklung durch Stress und damit verbundene Ausschüttung von A C T H und Cortisol stimuliert wird. "Je größer die Wärmesumme und je dichter der Fischbestand, um so stärker das relative Gonandenwachstum". Temperaturen über 25°C und zu hohe Bestandsdichten müssen aber als Stressfaktoren und als Beeinträchtigung der Gesundheit angesehen werden.

Doch auch weniger an der Praxis ausgerichtete Versuche zur Ermittlung einer Vorzugstemperatur wurden gemacht. Prinzipiell setzt man die Fische einem Temperaturgradienten aus, in dem sie sich an Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur charakteristisch anordnen. MANTELMAN (1960 b) nimmt an, daß die Zone mit der größten Häufigkeit von Fischen der optimalen Temperaturzone entspricht. Die Präferenztemperatur verschiebt sich in Richtung der Hälterungstemperatur, d.h. sind die Tiere an hohe Temperaturen gewöhnt, ist auch ihr Temperaturoptimum entsprechend höher als bei Tieren aus niedrigeren Temperaturen (MANTELMAN 1960 a). MANTELMAN fand die Präferenztemperatur für Karpfen in verschiedenen Temperaturbereichen wie folgt:

Temperatur d. Hälterung	Präferenztemperatur
5°C	9 - 11°C
6 - 7°C	16 - 17°C
11 - 12°C	17 - 23°C

Die Verschiebungen konnten schon nach einer relativ kurzen Adaptationszeit von 10 Stunden beobachtet werden. IVLEV (1960) fand das Temperaturoptimum für Karpfen bei 20,4°C. Er beobachtete auch, daß der Temperaturbereich mit der geringsten Bewegungsaktivität der Fische relativ gut mit dem größter Individuenkonzentration im Präferenz-

versuch übereinstimmte. MANTELMAN (1960) gibt die Zone der Präferenztemperatur für Jungfische von Karpfen mit $23 - 27^{\circ}\text{C}$ an. SCHMEING - ENGBERDING (1953) ermittelte eine Vorzugstemperatur für Karpfen in seiner "Temperaturorgel" von $21,3^{\circ}\text{C}$ (Hälterungstemperatur $18 - 20^{\circ}\text{C}$). Er gibt eine interessante Erklärung für die größere Empfindlichkeit der Fischbrut gegenüber Temperaturschwankungen: Die Körpertemperatur folgt der Außentemperatur schneller als bei Adulten, weil der Körper kleiner ist (und relativ zum Volumen eine größere Oberfläche hat). HIRANO&MATSUI (1955) untersuchten das Verhältnis zwischen Körpertemperatur und Wassertemperatur bei Karpfen und konnte feststellen, daß sich die Körpertemperatur nach einem plötzlichen Temperaturabfall von 10°C in 20 min. völlig angeglichen hatte. Bei einem langsamen Absinken der Wassertemperatur um 10°C folgte die Körpertemperatur der Karpfen in 6 - 10 min., wurde aber noch über die Umgebungstemperatur hinaus abgesenkt.

Grundlegende Arbeiten zur Warmwasserfischzucht, insbesondere des Karpfens, wurden im Max-Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung in Ahrensburg gemacht. Hier wurden Karpfen auf engstem Raum bei ständigem Wasseraustausch mit temperiertem Wasser aufgezogen und erreichten Zuwachsraten, die weit über mitteleuropäischen Freilandwerten liegen. Die hemmende "Raumfaktor" - Wirkung konnte durch den verstärkten Wasseraustausch aufgehoben werden, so daß ganzjährige Warmwasserhaltung, welche ganzjährigen Zuwachs und früheren Eintritt der Geschlechtsreife zur Folge hat, uneingeschränkt wirken konnte. Als günstiger Temperaturwert hat sich 23°C ergeben, und 1 Liter Wasser je Minute pro Kg Fisch wurde als notwendige Durchflußmenge angenommen (MESKE 1971).

Es gelang, Karpfen vom Ei an in einem Jahr zu maximal 2 kg schweren Exemplaren heranzuziehen (Freiwassertiere

benötigen dazu etwa 3,5 Jahre). Männliche Tiere wurden in drei Monaten geschlechtsreif, weibliche in 15 Monaten. Mittels Injektion von aufgeschwemmten Fischhypophysen konnte die Abgabe von Geschlechtsprodukten eingeleitet werden, und damit war die Möglichkeit zu planmäßiger Warmwasserzucht vom Ei an eröffnet.

Auch vom züchterischen Standpunkt ergeben sich aus der Warmwasserzucht durch die großen Nachkommenzahl, der raschen Generationsfolge, der Unabhängigkeit von jahreszeitlichen Rhythmen und der Befruchtung in vitro neue Aspekte für umfangreiche Züchtungsvorhaben, insbesondere in Hinblick auf genetische Manipulationen am Karpfen und daraus resultierenden besseren Besatzmaterial.

Im gleichen Rahmen wurde auch der herbivore Graskarpfen Ctenopharyngodon idella aufgezogen zu Stückgewichten von 246 - 1470g im Zeitraum von neun Monaten (MESKE 1968 a). Bei einer kombinierten Intensiv- und Teichhaltung von Karpfen ermöglicht die "Überwinterung" im Aquarium bei Fütterung mit hochwertigem Trockenfutter eine bessere Startkondition für den Sommer. Die Umstellung auf Naturfutter ist dabei problemlos (MESKE 1968 a).

Angaben über physiologische Reaktionen von Karpfen auf einen erhöhten Salzgehalt des Wassers sind rar. In israelischen Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie von Fischen in Brackwasserteichen wird angegeben, daß der Karpfen zwar Salinität aushalten kann, aber im Wachstum gehemmt wird. Der Knick in der Wachstumskurve wird bereits bei 2 - 3 ‰ festgestellt. (Untersucht wurde der Bereich von 2 - 7 ‰ LOYA et al. 1969). Untersuchungen an indischen Cypriniden (indian major carps) gaben ähnliche Ergebnisse. Jungfische können Salzgehalte bis 3 ‰ tolerieren. Die größte Überlebensrate wurde bei 0,5 - 1,0 ‰ gefunden. Es wird daraus gefolgert, daß Cyprinidenbrut bei genügender Adaptation in Brackwasser aufgezogen werden kann (SAHA et al. 1964)

3.2 PERCIDEN

Beim Barsch Perca fluviatilis zeigen sich ähnliche Wachstumsverhältnisse wie bei den Cypriniden. In einer umfassenden Arbeit über das Wachstum des Barsches in verschiedenen Gewässern kam TESCH (1955) u.a. zu folgenden Ergebnissen: innerhalb der Brackwassergebiete überwiegt in den Hafften der Zander Lucioperca lucioperca, während zum salzreicheren Wasser hin der Barsch in stärkerem Maße vorkommt. Hier weist der Barsch infolge mittlerer bis geringer Bestandsdichte und bei sehr guten Nahrungsverhältnissen gutes bis sehr gutes Wachstum auf (7,9-13; 7-20,1; 1-25cm jeweils mittlere Längenzuwachswerte im 1., 2. und 3. Jahr). Der Geschlechtsunterschied in der Länge ist wie bei Perca flavescens. (TESCH nimmt an, daß man P. flavescens und P. fluviatilis bezüglich ihrer Wachstumsverhältnisse vergleichen kann.) Männchen wachsen in den ersten Jahren besser, dann werden sie von den Weibchen überholt. ALM (1954) fand hauptsächlich größere Exemplare weiblichen Geschlechts. Je schneller das Wachstum war, um so größer war der Unterschied in der Körpergröße bei Männchen und Weibchen zum Zeitpunkt der ersten Geschlechtsreife. Für Perca flavescens wird ein Wert von 16°C angegeben für die Wassertemperatur bei der das höchste Schuppenwachstum und damit wohl auch das größte Gesamtwachstum auftritt (COBLE 1966). Mit fallenden Temperaturen beginnt die Spermatogenese bei P. flavescens, steigende Temperaturen regen dann das Abbläuen an (ORTON 1920).

Polnische Untersuchungen über den Einfluß von erwärmtem Kühlwasser auf das Wachstum von Teichfischen ergaben generell ein höheres Längenwachstum; beim Zander vergleichbar dem in wärmeren Klimaten. (Die größten Temperaturunterschiede zu ungeheizten Seen waren im Winter bis April 13°C, im Sommer 9°C an der Oberfläche, am Boden im Winter 9°C, im Sommer 20°C).

Von großer wirtschaftlicher Bedeutung sind die Tilapia-Arten (Cichlidae, Percoidei), tropische herbivore Fische, die eine große Salztoleranz aufweisen. Dazu besitzen sie die Fähigkeit, unterschiedlichste Temperaturen zu ertragen. Ihre Präferenztemperatur liegt in Süßwasser und Meerwasser von 30 °/oo bei 30°C, für Brackwasser (15 °/oo) etwas niedriger bei 28°C (BEAMISH 1970). Doch können sie auch noch bei Temperaturen von 6 - 12°C leben. Es ist ein unmögliches Unterfangen, hier die zahlreiche Literatur aufzuführen, die über viele Aspekte der Zucht von Tilapia veröffentlicht wurden. Eine zusammenfassende Darstellung der Entwicklungen in der Tilapia-Kultur, mit besonderem Hinblick auf die Zucht in erwärmten Kühlwassern, gibt KIRK (1972).

3.3. SALMONIDEN

Experimentell am besten untersucht von allen Nutzfischen des Süßwassers sind die Salmoniden. Entsprechend ihrer relativ leicht zu handhabenden Fortpflanzungsbiologie und ihres überall hohen Marktwertes stieg die Zahl der Untersuchungen in den letzten zwanzig Jahren enorm an.

3.3.1. Forellen

Die Bachforelle (Salmo trutta) war das Objekt für ausgedehnte und intensive Wachstumsuntersuchungen von M.E. BROWN (1946 a,b; 1951, 1957). Sie beobachteten, daß sich in einer Gemeinschaft von Forellen in jedem Fall eine Größenhierarchie etabliert, die unabhängig von der absoluten Höhe der Wachstumsraten ist und vielleicht in Beziehung zur sozialen Struktur steht (BROWN 1946a).

In einer späteren Arbeit (FROST und BROWN 1967) gibt sie allgemein für ein gutes Wachstum von Forellen den Temperaturbereich von 7 - 19°C an.

Grundlegend für ihre Untersuchungen war die Arbeit von PENTELOW (1939), der das Verhältnis von Nahrungsaufnahme und Wachstum bei der Bachforelle untersuchte. Er fand das beste Längenwachstum bei 10 - 15,5°C, wenn auch mit großer Variationsbreite. Um das Gewicht konstant zu halten, mußte bei erhöhter Temperatur auch die Futterration (Gammarus pulex) erhöht werden, und umgekehrt verloren hungrige Fische bei höheren Temperaturen mehr an Gewicht als bei niedrigeren. Bei kleinen Temperaturunterschieden kommt die fördernde Wirkung der erhöhten Temperatur nur zum Vorschein, wenn vollwertige Nahrung verabreicht wird. Im anderen Fall wird der Temperatureffekt von anderen Faktoren maskiert (BROWN 1951). Bei schwankenden Temperaturen machte sich, wie auch bei anderen Fischen, ein wachstumshemmender Effekt bemerkbar (DORFMAN and WHITWORTH 1969).

HASKELL et al. (1956) konnten bei jeder Temperatur eine lineare Beziehung zwischen dem Längenzuwachs und der Kubikwurzel des Gewichtszuwachses nachweisen. Sie bestimmten die untere Grenze des Wachstums bei $3,7^{\circ}\text{C}$. Experimente zur Ermittlung der Vorzugstemperatur von Forellen in Temperaturgradienten ergaben für S. irideus ein Konzentrationsmaximum der Fische bei $13 - 19^{\circ}$ (MANTELMAN 1960 b) und eine Vermeidungsreaktion bei $8 - 9^{\circ}\text{C}$ und $21 - 22^{\circ}\text{C}$, für S. trutta lag die Vorzugstemperatur bei $10,4^{\circ}\text{C}$ (Hälterungstemperatur $10 - 12^{\circ}\text{C}$) SCHMEING-ENGBENDING 1953). MANTELMAN bezeichnet die stenothermen Regenbogenforellen aufgrund seiner Befunde als relativ thermophil (siehe auch SCHLIEPER 1951). Dem entsprechen auch die Ergebnisse von Versuchen, die CALDERON (1965) mit Forellen (S. trutta und S. gairdneri) bei sehr hohen Temperaturen bis 29°C gemacht hat. Das Problem der Sauerstoffversorgung wurde gelöst durch submerse Vegetation, die 40% des Teichbodens bedeckte. So war es möglich, bei einer durchschnittlichen Temperatur von 20°C (Monatsmaximum $26,9^{\circ}$, mittleres Tagesmaximum 29°) noch einen Wert von $17,4 \text{ ml O}_2/1$ zu erhalten.

Die Männchen waren in 10 - 20 Monaten reif, die Weibchen in 20 Monaten. Die Schnelligkeit des Wachstums ist hier in positiver Korrelation mit der Wassertemperatur.

Veröffentlichungen über das Verhältnis vom Salzgehalt zum Wachstum und der Geschlechtsreife sind wesentlich geringer in ihrer Zahl, obwohl Forellen schon seit einiger Zeit in Brackwasser kommerziell aufgezogen werden. CANAGARATNAM (1959) schreibt den Größenunterschied verschiedener Species in Brackwasser und Süßwasser dem höheren osmotischen Wert des Brackwassers zu und sagt generell, daß die Salmoniden in Salzwasser besser wachsen. Etwas vorsichtiger drückt sich CAMPPELL (1971) aus. Er sagt, daß Brackwasser das Wachstum positiv beeinflussen kann und daß Wachstumsverzögerungen von früheren Süßwasserforellen in Brackwasser ausgeglichen werden. KOOPS

(1972) fand in seinen Versuchen zur Netzkäfighälterung in der westlichen Ostsee (16 - 20 ‰) keinen Unterschied der Wachstumsraten bei gleicher Fütterung und vergleichbaren Temperaturen (4 - 16°C) zu Forellen, die ständig in Süßwasser lebten. Regenbogenforellen wuchsen schneller als Bachforellen (vorl. Ergebnisse). Erstaunlich war, daß seine Forellen im Seewasser bei extrem niedrigen Temperaturen nahe dem Gefrierpunkt noch Futter aufnahmen.

Im Gegensatz zu Ergebnissen anderer Autoren (IVANOV et al. 1971) wurden junge steelheads (anadrome Form S. gairdneri) bei Aufzuchtversuchen in Norwegen durch Schwankungen im Salzgehalt stark beeinflusst. Sank der Salzgehalt unter 30 ‰ (normal sind 30 - 34 ‰), hörten sie auf zu fressen, und einige starben sogar (JENSEN 1967).

3.3.2. Atlantische Lachse

Beim atlantischen Lachs Salmo solar sind die Verhältnisse im Prinzip wie bei den Forellen. In Versuchen wurden die Präferenztemperaturen mit 17.0°C (IVLEV 1960) und mit 9 - 15°C (MANTELMAN 1960 a) bestimmt.

Versuche zur Aufzucht des Lachses in Teichen ergaben, daß sich Lachse in ihrer Atmungsintensität dem ruhigen Teichleben anpassen und bei 22 - 25°C eine geringere Atmung hatten, als Flußlachse bei 20°C in einem schnell fließenden Fluß. Jene hatten eine niedrigere O₂-Schwelle und eine höhere Hämoglobinkonzentration im Blut, konnten das relative O₂-Defizit ohne Reduktion der Freßrate überstehen und wuchsen sehr viel schneller als Flußlachse (PRIVOLNEV 1952).

Durch Aufzucht der Brut in Brackwasser konnten IVANOV et al. (1971) sehr gute Wachstumsergebnisse erzielen. 50 - 210 Tage nach dem Schlüpfen wurde die Brut in 1 - 2 ‰ überführt,

was die Ausschaltung von Ektoparasiten begünstigt und damit die Sterblichkeit senkt. Die Tiere nahmen das Futter besser auf und verdauten es auch besser. Einjährige Fische wurden in 5 - 6 ‰ gehalten, was geringeren Parasitenbefall, höhere Überlebensrate und eine bessere Gewichtszunahme zur Folge hatte. In beiden Fällen wurden Süßwasserfische zur Kontrolle gehalten.

3.3.3. Pazifische Lachse

Pazifische Lachse der Gattung Oncorhynchus sind gemäß ihrer Verbreitung vorwiegend Untersuchungsobjekte kanadischer und amerikanischer Biologen. BRETT (1952) beschäftigte sich eingehend mit der Temperaturtoleranz verschiedener Oncorhynchus-Arten und später mit der Futteraufnahme und -verwertung bei O. nerka (sockeye salmon). Die größte Präferenz liegt bei allen Arten zwischen 12 und 14°C, auch bei verschiedener Akklimatisierungstemperatur. In einer späteren Arbeit gibt er auf Grundlage von Wachstums- und Ernährungsuntersuchungen den Bereich günstiger Temperatur für O. nerka mit 5 - 17°C an, wobei das allgemeine physiologische Optimum bei 15°C liegt (BRETT et al. 1969).

Die Zeit für vollständige Verdauung einer bestimmten Nahrungsmenge nimmt von 147 Stunden bei 3°C auf 18 Stunden bei 23°C ab. Das schließt aber nicht aus, daß die Tiere schon lange vor Beendigung der "vollständigen" Verdauung wieder Nahrung zu sich nehmen. Es wird der Vorschlag gemacht, die Tiere bei 20°C zu halten, da bei Temperaturen unter 20°C der Katabolismus überhandnimmt und die Futterausnutzung sowie der "Appetit" und damit das Wachstum abnimmt (BRETT und HIGGS 1970, siehe auch TYLER 1970). Süßwasseradaptierte smolts vom coho salmon (O. kisutch) weisen eine bimodale Präferenz sowohl für Süßwasser als auch für Brackwasser auf. Der Wert der bevorzugten Salzkonzentration stieg mit zunehmendem

Alter allmählich von 7 auf 13 ‰. Oberhalb von 14 ‰ waren keine Tiere anzutreffen (OTTO und McINERNEY 1970).

Die besten Wachstumsraten und Fraßraten wurden für dieselbe Art bei 10 ‰ und 10°C beobachtet. Über 10 ‰ ergab sich eine Hemmung derselben. Für pre-smolts war der optimale Salzgehalt etwas geringer (5 - 10 ‰, OTTO 1971).

3.4. ANGUILLIDEN

Man begann in Europa spät damit, sich um die Kultur des Aals (Anguilla anguilla) zu bemühen. Das kann an den Schwierigkeiten bei der Erforschung seiner Fortpflanzungsbiologie gelegen haben. MESKE (Ahrensburg) ist meines Wissens der einzige, der neben ausgedehnten Wachstumsuntersuchungen an warmwassergehälterten Karpfen (siehe 3.1) auch den Einfluß von Warmwasserhaltung auf Aale untersucht hat. Seine spektakulären Ergebnisse zeigen, daß man durch Ausdehnung der Fraßphase auf das ganze Jahr, Wahl eines geeigneten Futters (das in diesem Fall noch nicht einmal optimal war) und durch relativ hohe Temperaturen (23°C) zusammen mit einem dadurch erhöhten Stoffwechsel (JANKOWSKI 1968) die große Wachstumspotenz des Aales zur Wirkung bringen kann (MESKE 1968 b, 1969 a,b). Diese deutet sich schon an im starken Auseinanderwachsen der Aale, wie es von vielen Untersuchern beobachtet wurde. Nach siebenmonatiger Intensivhaltung konnte aus Glasaalen (0,4g) marktfähige Bundaale (~100g) gewonnen werden. Das ist knapp das zehnfache Gewicht, welches in unseren Breiten in Freilandhaltung mit Zufütterung erreicht wird. TESCH (1973) zitiert in seiner Monographie über den Aal Beobachtungen aus dem Wörther See, wo eingesetzte Glasaale in vier Jahren ein Stückgewicht von 400 - 800g (65 - 75 cm) erreichten, was für eine natürliche Umgebung erstaunlich hoch ist. Grund dafür können die bekanntlich hohen Temperaturen der Kärtner Seen sein, verbunden mit einer starken Produktion von Nahrungsorganismen.

Von intensiven Teichkulturen bei erhöhter Wassertemperatur berichtet MATSUI (1952) aus Japan, wo man auf eine fast hundertjährige Erfahrung in der Kultur des Aales zurückblicken kann. Der Aal (Anquilla japonica) wird dort schon seit 1916 in steigendem Maße in industriellen Maßstab produziert.

Die Literatur über Anguilliden ist im Vergleich zu anderen Fischgruppen relativ gut erschlossen durch die "Aalbibliographie" (MEYER - WAARDEN 1966). Hinzu kommen die monographischen Werke von BERTIN (1956), DEELDER (1970) und neuerdings TESCH (1973). Zusammen mit der umfassenden Darstellung von MATSUI (1952) über die japanischen Verhältnisse kann man aus ihnen ein gutes Bild über die biologischen Möglichkeiten einer ökonomischen Nutzung der Anguilliden erhalten. Zu unserem Thema der Temperatur- und Salzgehaltseinwirkung ist aber bisher relativ wenig veröffentlicht.

3.5. HETEROSOMATA

3.5.1. Scholle (Pleuronectes platessa)

Zahlreiche Felduntersuchungen beschäftigen sich mit der Wachstumspotenz oder dem "Wachstumspotential" (STROTHMANN 1935 a,b) der Scholle. In Verpflanzungsexperimenten wollte man zum einen den Einfluß der Umwelt auf das Wachstum erforschen, zum anderen schnellwüchsige und langsamwüchsige Rassen in der Nordsee bzw. Ostsee nachweisen (HEINCKE 1916). Beides ist nicht überzeugend gelungen und auch heute noch gibt es unterschiedliche Meinungen zur Frage der Rassen bei der Scholle der Nord- und Ostsee. Die Schnelligkeit des Wachstums von Schollen ist mehr umweltabhängig als genetisch fixiert (STROTHMANN 1935 a,b, POULSEN 1938 a, MOLANDER 1955). Ausschlaggebend für Wachstumsunterschiede sind hier also hauptsächlich Unterschiede im Nahrungsangebot und in temperatur- und salinitätsbedingten Änderungen der Stoffwechselrate (s.a. BRÜCKMANN 1952). So erreichen Scholle und Flunder in der Kieler Bucht eine Länge von 22 - 25 cm in 20 Monaten, die der Nordsee im gleichen Zeitraum nur 10 - 15 cm, erreichen jedoch eine wesentlich größere Endlänge. Der Grund hierfür beruht auf Mechanismen, die unter 2.2 besprochen wurden. Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit beruht auf der Tatsache, daß es sich um stark befischte Bestände handelt; d.h., daß beispielsweise für die Schollen der Ostsee wegen der Nahrungskonkurrenz die Dichte des Bestandes als limitierender Faktor für das Längenwachstum wirksam ist (SAEGER mündl. Mitteilung).

Als optimaler Temperaturbereich wird von verschiedenen Autoren 10°C (DAWES 1931), 13 - 15°C (JENSEN 1938, KÄNDLER 1956) angegeben. Die Versuche von CUTLER (1918) zum temperaturbedingten Wachstum der Scholle und Flunder brachten deshalb schlechte Ergebnisse, weil seine "Kaltwasserfische" (10,3 - 13,9°C) fast genau im o.a. Optimalbereich waren, während seine "Warmwasserfische" (18,6 - 19,8°C) schlecht wuchsen

und z.T. starben. Bei ihnen machte sich der hemmende und teilweise letale Effekt der hohen Temperatur bemerkbar und möglicherweise auch der einer fehlenden Adaptation. Wechselnde Temperaturen hatten ebenfalls einen wachstumshemmenden Einfluß.

DANNEVIG (1950) untersuchte den Einfluß der Umwelt auf die Wirbelzahl der Scholle. Er macht u.a. folgende Wachstumsangaben für Jungfische, die bei gleichen Schlupfbedingungen, gleicher Fütterung (erst Artemia, dann Mytilus) und verschiedenen Temperaturen aufgezogen wurden. Es zeigt sich deutlich, daß Jungfische bei höheren Temperaturen wesentlich schneller abwachsen:

Probe	Alter/Tage	Durchschnittstemp.	Länge
9	81	6,21°C	13,3 cm
10	81	10,11°C	21,3 cm
9	162	10,43°C	37,2 cm
10	162	12,4 °C	57,8 cm

3.5.2 Sonstige Heterosomata

Über die übrigen Plattfische ist wenig bekannt in Bezug auf den Einfluß von Temperatur und Salinität auf das Wachstum. KÄNDLER (1944) gibt Wachstumsdaten über den Steinbutt Scophthalmus maximus in der Ostsee und schreibt, daß das Wachstum deutlich geringer als das der Nordseesteinbutts ist; daß die Tiere wesentlich früher geschlechtsreif werden (Männchen ab 3. Jahr mit 14 cm, Weibchen ab 5. Jahr mit 20cm) und daß die Endlänge mit 32 cm für Männchen und etwa 50 cm für Weibchen fast halb so groß ist wie die der Nordseetiere. Er bezeichnet die Steinbutts der Ostsee als typische Zwergformen, stellt aber keine Verbindung mit dem Salzgehalt her. Andere Arbeiten über das Wachstum des Steinbutts (KYLE 1926,

KÄNDLER und MENGI 1962, MENGI 1963) widersprechen dem nicht.

Eine umfassende Studie der Ernährungsverhältnisse bei der Killesche Limanda limanda führte PANDIAN (1970) durch. Die Ergebnisse sind schon unter 2.1.1 zitiert. Wichtigster Punkt aus anwendungsbezogener Sicht ist wohl, daß die optimale Temperatur für die Futtermittelverwertung niedriger ist, als die für maximale Futteraufnahme.

Für die Flunder gilt im allgemeinen das gleiche wie für die Scholle (FULTON 1904, CUTLER 1918, GROSS 1947, v. WESTERNHAGEN 1970). Genaue Angaben für die Präferenztemperatur liegen auch hier nicht vor.

Erfolgsversprechende Versuche wurden mit der Seezunge Solea solea und der Scholle in Verbindung mit dem Kernkraftwerk in Hunterston/Clyde gemacht (10 - 23°C). Man hat hier ein ganzjähriges Wachstum erreicht und in 20 Monaten aus juvenilen Exemplaren (3,5 cm) marktfähige Fische (20 cm) erhalten. Das ist etwa doppelt so schnell wie in natürlicher Umgebung. Die höchsten Temperaturen, die von Scholle und Zunge noch toleriert werden, sind hier mit 20°C bzw. 23°C angegeben, während die optimale Temperatur für eine Kultur noch nicht bekannt ist (BARDACH et al. 1972).

3.6. GADIDEN

Die Gadiden sind die für die menschliche Ernährung wichtigste Gruppe der marinen Nutzfische. Als typische Kaltwasserfische (ihre Verbreitung ist in vielen Fällen auf Gebiete mit Wassertemperaturen unter 10°C beschränkt) zeigen sie auch bei Temperaturen nahe und sogar unter dem Gefrierpunkt noch Bereitschaft zur Nahrungsaufnahme, wobei jüngere Dorsche noch bei tieferen Temperaturen ($-1,38^{\circ}\text{C}$) Nahrung aufnehmen als adulte ($1,4^{\circ}\text{C}$) (TEMPLEMAN und FLEMING 1965).

HANNERZ (1964) untersuchte den Temperatureinfluß auf das Wachstum des Wittlings (Merlangius merlangius) in der Nordsee. Er fand, daß die Länge der Altersklassen der Variation der Bodenwassertemperaturen folgte, ebenso wie die Wachstumsraten. Das stimmt überein mit Untersuchungen von JONSSON (1965) in verschiedenen Gebieten um Island. Auch hier war die Länge der Altersgruppen, in diesem Fall für Dorsche (Gadus morhua), mit der Temperatur streng korreliert. Welcher Art nun aber der Einfluß der Temperatur war, bleibt wie bei fast allen Felduntersuchungen unsicher.

Nach HERMAN und HANSEN (1965) entspricht eine Temperaturerhöhung um 1°C beim Dorsch einem Längenunterschied von 15 cm innerhalb einer Altersklasse. Unterstützt wird dies durch die Beobachtung von DEMENTYEVA und MANKEWICH (1965), daß die mittlere Länge der Altersklassen von Dorschen in der Barentssee um 11 - 15 cm schwankt. Das gilt natürlich nur unter der Voraussetzung, daß die mittleren Temperaturen am Boden von Jahr zu Jahr nicht mehr als 1°C schwanken. Dies kann man annehmen, wenn auch direkte Daten fehlen. Nach BRUNS (1958) schwanken die Temperaturen am Boden zwischen 0°C und $+2^{\circ}\text{C}$ innerhalb eines Jahres und langfristige Schwankungen bewegen sich in der Größenordnung von $0,7^{\circ}\text{C}$ in 10 Jahren (LEE 1963).

Das alles läßt jedoch keine direkten kausalen Verknüpfungen des Wachstums mit der Temperatur zu. Aus allen experimentellen Arbeiten am Dorsch lassen sich allenfalls Hinweise ableiten, wie eine Beziehung von Temperatur und Wachstum aussehen könnte.

So stellte TYLER (1970) im Experiment fest, daß die Darmentleerraten als Maß für die Verdauungsgeschwindigkeit bei jungen Dorschen bis 15°C anstiegen (im Bereich 2 - 21°C). Bei 21°C wurde keine Nahrung mehr aufgenommen. KOHLER (1964) zeigte, daß beim Dorsch - genügend Futter vorausgesetzt - die Futteraufnahme mit steigender Temperatur anstieg. Ebenso stieg der Sauerstoffverbrauch sowohl bei hungernden als auch bei gefütterten Dorschen an (SAUNDERS 1963). Eine Zunahme des Gewichtswachstums und weniger des Längenwachstums stellten JONES und HISLOP (1972) beim Wittling und Schellfisch in ähnlichen Experimenten fest. Dieses Dickenwachstum äußert sich nicht in einer starken Verfettung, sondern mehr in einer Vergrößerung der Leber und Zunahme der Seiten- und Schwanzmuskulatur. Der Fettgehalt dieser Fische ist also relativ unabhängig von der Futterrate und auch der kalorische Wert bleibt konstant (EDWARDS et al. 1972).

3.7. MUGILIDEN

Die Mugiliden, verbreitete Bewohner der tropischen und subtropischen Region, sind außerordentlich anpassungsfähige Fische, die in unterschiedlichsten Salzgehalten vorkommen, vom Süßwasser bis zu einem Salzgehalt von 40 ‰. BRUNELLI (in D'ARCY 1942) gibt folgende Salzgehaltsgrenzen für verschiedene Mugiliden-Arten an:

<u>Mugil auratus</u>	24 - 25 ‰
<u>Mugil saliens</u>	16 - 40 "
<u>Mugil chelo</u>	10 - 41 "
<u>Mugil capito</u>	5 - 40 "
<u>Mugil cephalus</u>	4 - 40 "

Obwohl sie Warmwasserfische sind, können sie im Temperaturbereich von 3 - 35°C leben (NIKOLSKI 1959). Bezüglich des Einflusses der Temperatur auf das Wachstum konnten keine Arbeiten gefunden werden. VALLET et al. (1970) untersuchten in Nahrungsexperimenten u.a. auch den Einfluß des Salzgehaltes auf Nahrungsausnutzung bei Jungfischen von M. auratus. Bei einer Temperatur von 16°C hielten sie die Fische elf Tage in 5, 12, 20 und 37,5 ‰. Sie fanden die beste Wachstumsrate bei einem mittleren Salzgehalt von 20 ‰, begleitet von einer erhöhten Schilddrüsenaktivität. (Siehe hierzu auch GORBMAN 1969 und unter 2.2). Ausgehend von der Tatsache, daß mediterrane Mugiliden während ihrer Freßphase in solchen Salzgehalten gefunden werden, schlagen sie vor, M. auratus in einem Medium von der halben Konzentration von Meerwasser zu züchten.

4. SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. Im Verlauf der Studien zu vorliegender Arbeit zeigte sich, daß man die Wirkung der Temperatur und der Salinität auf Wachstumsvorgänge nicht ohne weiteres vergleichen kann bzw. in gleicher Weise behandeln kann. Grund dafür ist die unterschiedliche energetische Qualität dieser beiden Umweltfaktoren. Unter 2.2 wurde ausgeführt, daß die Temperatur (wie auch Sauerstoff, Nahrung u.a.) zu der Gruppe von Umweltfaktoren gehört, die Energie in den Stoffwechsel bringen und somit auch Wachstumsvorgänge positiv beeinflussen können. Der Umweltfaktor Salinität kann dies nicht, weil er grundsätzlich vom Organismus Energieaufwendungen zur osmotischen Regulation verlangt (auch im isotonischen Medium, weil die Salzausscheidung in den Kiemen ein echter Sekretionsvorgang ist, SCHLIEPER 1933, STYCZYNSKA-JUREWICZ 1970). Seine Stresswirkung kommt in Bereichen zur Geltung, an die die Fische nicht adaptiert sind oder aufgrund ihrer genetischen Disposition sich nicht adaptieren können. Prüft man nun im Experiment das Ernährungsverhalten von Fischen bei verschiedenen Salzgehalten, findet man meist eine Verbesserung der Nahrungsaufnahme, d.h. eine Zunahme des Appetits zum optimalen Salzgehalt hin, was als positiver Effekt der verminderten Stresswirkung verstanden werden muß. Daß z.B. bei Salmoniden eine bimodale Salzgehaltspräferenz für Süßwasser und Salzwasser einer bestimmten Konzentration auftreten kann, berührt dies nicht (OTTO & McINERNEY 1970). Offen bleibt, in wieweit die Salinität möglicherweise die Verteilung der Energie im Organismus beeinflusst. Ein mittelbarer Einfluß über das Nahrungsspektrum, wie ihn FLEMING & LAEVASTU (1956) sehen, ist so komplex, daß man ihn kaum kausal auf den einen Faktor Salinität zurückführen kann.

2. Auf der Suche nach dem "Optimum" von verschiedenen Umweltfaktoren kommt man immer mehr zu der Überzeugung,

daß es biologisch sinnlos ist, einen Faktor zu optimieren, wenn nicht auch die anderen optimiert werden. Denn Umweltfaktoren stehen in ihrer Wirkung nicht isoliert da, sondern beeinflussen sich alle untereinander in unterschiedlichster Weise.

Das ökologische Gesamtoptimum einer Species ist von den verschiedenen Einzeloptima bestimmt, die in diese mit unterschiedlicher Wertigkeit eingehen (BUSCHKIEL 1932, LAUDIEN 1971).

Die Leistungen der Fische ändern sich innerhalb eines mehr oder minder großen, von Art zu Art verschiedenen Optimalbereiches nur unwesentlich. Im Falle einer solchen unscharfen Beziehung sollte man daher besser von "Optimalbereich" sprechen, denn die genaue Festlegung des "Optimalwertes" kann sich aufgrund der Anpassungsfähigkeit des Fisches als widersinnig erweisen, ganz abgesehen vom methodischen Aufwand. In der angewandten Aquakultur wird daher größerer Wert darauf gelegt, alle bestimmenden Umweltparameter ungefähr im günstigen Bereich zu halten, als einzelne Faktoren am mehr oder weniger fiktiven Optimalwert.

3. In der Einleitung wurde das Problem angesprochen, ob die Frage nach Wirkungen einzelner Umweltfaktoren überhaupt sinnvoll sein kann. Im Verlauf dieser Arbeit zeigte sich, daß man z.B. Temperatureinflüsse auf Wachstumsvorgänge gar nicht vom großen Komplex der Ernährung trennen kann; und angesichts der vielfältigen Interaktionsmöglichkeiten von biotischen und abiotischen Umweltfaktoren untereinander kann die isolierte Betrachtung der Wirkung eines einzelnen Faktors auf ein biologisches System kaum ein ökologisch sinnvolles Resultat erbringen (s.o.). Das gilt besonders

für fischereibiologische Felduntersuchungen. Hier müssen die Bemühungen entscheidend verstärkt werden, an ein und demselben Material die Wirkung von möglichst vielen Umweltfaktoren, besonders in Verbindung mit der Ernährung zu analysieren. Dazu gehört auch die Aufklärung von möglichen Verhaltensreaktionen auf Temperatur- und Salinitätsänderungen.

Wenn es auch experimentell wesentlich schwieriger und aufwendiger ist, Wirkungen von Faktoren - Kombinationen zu analysieren, muß man hier dennoch versuchen, u.U. mit neuen Methoden der Gruppenarbeit, das deutliche Defizit an derartigen Informationen auszugleichen. Anstatt der monofaktoriellen Analyse muß die multifaktorielle Analyse weit mehr vorangetrieben werden. (s.a. unter 2.1)

4. Die Ergebnisse und Daten aus der gesammelten Literatur lassen mehrere deutliche Tendenzen erkennen: Zuverlässige Daten bezüglich der Wirkung von Temperatur und Salinität auf das Wachstum sind bis auf wenige Ausnahmen nur für Süßwasserfische vorhanden. Der Grund dafür liegt in der besseren experimentellen Beherrschung derselben. Während für viele Süßwasserfischarten die Zucht vom Ei an durch mehrere Generationen möglich ist, konnte noch keine Zucht von Seefischen überzeugend durchgeführt werden. Das aber ist die Grundlage für exakte Untersuchungen von Umwelteinflüssen auf die Fische. Erst wenn es gelingt, den Lebenszyklus von Seefischen in Gefangenschaft zu schließen, kann auch die Forderung nach genetischer Einheitlichkeit der untersuchten Tiere erfüllt werden (KINNE 1970, LAUDIEN 1971). Im Zuge des vermehrten Aufbaues von Kernkraftwerken gewinnt die Fischzucht in erwärmten Abwässern sowohl für Süßwasserfische als auch für Meeresfische zunehmend an Bedeutung (GRIBANOV et al. 1968, GAUCHER 1970, BARDACH et al. 1972).

Die Reaktion der meisten Nutzfische des Süßwassers auf erwärmtes Wasser ist bekannt. Bisher war der Karpfen hervorragendes Objekt für derartige Untersuchungen. Die Förderung liegt nahe, die gewonnenen biologischen und technologischen Erfahrungen auch auf andere Nutzfische anzuwenden, wie es z.B. schon bei Plattfischen gemacht wurde (s.3.5).

5. Ständig an Bedeutung gewinnt die Zucht sowohl von Süßwasserfischen als auch von Meersfischen in küstennahen und binnenländischen Gewässern (SALAH und FAHMY 1968). FISHELSON & POPPER 1968, FALK 1970). Es gibt insbesondere bei den Süßwasserfischen noch einen Mangel an Informationen über ihre Salztoleranz, die Hemmung ihres Wachstums in verschiedenen Salinitätsstufen und die Möglichkeit, durch geeignete Erbrütungs- und Aufzuchtmethoden bereits im Brackwasser das ökologische Potential in diese Richtung entweder zu erweitern oder doch zumindest mehr zu nutzen. Das gilt ganz besonders für Gebiete, in denen sonst keine Möglichkeit zur Fischproduktion besteht. Brackwasserzucht zusammen mit erwärmten Abwässern gibt auch die Möglichkeit, in unseren Breiten nicht oder nur selten vorkommende Arten wie Tilapia und Mugiliden, deren Hauptzuchtgebiete die tropischen bzw. mediterranen Länder sind, zu nutzen. Neue Aspekte der Aquakultur in dieser Richtung werden von HEMPEL (1970) und BARDACH et al. (1972) beschrieben und diskutiert.

6. Besondere Aufmerksamkeit verdienen Fehlermöglichkeiten, die besonders bei gehälterten Fischen die Untersuchungsergebnisse verfälschen. Die Einengung des Lebensraumes und ihre Wirkung auf den Fisch mit allen Lebensäußerungen ist viel zu wenig untersucht worden. Außerdem wird meist mit Stillschweigen übergangen, welchen Einfluß die Manipulationen des Untersuchers z.B. beim Wiegen und Messen auf die Fähigkeit des Fisches haben, extreme Bedingungen zu ertra-

gen. SAUNDERS (1963) und HOROSCEWICZ (1973) machten auf diesem Gebiet erste Untersuchungen. Weit mehr Beachtung bei Wachstums- experimenten verdienen soziale Verhaltensmuster von Fischen. BROWN (1946a) und HEMPEL (1962) beobachteten bei Forellen bzw. bei Schollen, daß sich im Aquarium eine Rangordnung aus- bildet, die sich durch die Konkurrenz bei der Nahrungsaufnahme auch im Wachstum äußerte. Meist lassen sich dadurch auftretende Wachstumsverzögerungen bei geeigneter Hälterung kompensieren (ZAMANKAEV 1965, CAMPBELL 1971). Weil bei Wachstums- untersuchungen, die die auf eine Steigerung der Produktivität ausgerichtet sind, meist viel und hochwertiges Futter verwen- det wird, muß dem Gewichtswachstum wesentlich mehr Beachtung gewidmet werden (s.a. JENSEN 1938a). Fütterung, die das natürliche Maß überschreitet, erhöht den Konditionsfaktor (EDWARDS et al. 1972), u.a. durch Bildung von Reservestoffen (BUDDENBROCK 1936) ist aber unökonomisch. Ziel von Zucht- unternehmen ist neben einer Erhöhung des Wachstums und Erniedrigung des Futterquotienten oft auch die Überkonditio- nierung. Welche Kräfte besonders das Längenwachstum und welche das Gewichtswachstum fördern, ist aus der vorliegenden Literatur nicht zu entnehmen.

- BERTIN, L., 1956: Eels - A biological study. Cleaver - Hume Press 192 pp.
- BERZINS, B., 1949: Über temperaturbedingte Tierwanderungen in der Ostsee. Oikos, 1, 30-33
- BEVERTON, R.J.H., 1963: Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. Rapp.P.-v.Réun.Cons.perm.int.Explor.Mer 154, 44-67
- , HOLT, S.J., 1959: A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. Ciba Found.Colloq.Ageing 5, 142-77
- BLAXTER, J.H.S., 1956: Herring rearing. II. The effect of temperature and other factors on development. Mar.Res. 5,
- , 1969: Experimental rearing of pilchard larvae, Sardina pilchardus. J.mar.biol.Ass.UK 49, 557-575
- BRETT, J.R., 1952: Temperature tolerance in young pacific salmon, genus Oncorhynchus. J.Fish.Res.Bd.Can 9, 265-323
- , SHELBURN, J.E., SHOOP, C.T., 1969: Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon Oncorhynchus nerka, in relation to temperature and ration size. J.Fish.Res.Bd.Can., 26, 2363-2394
- , GARSIDE, E.T., 1970: Temperature (Fishes) in: O.KINNE (Ed.) Marine Ecology Vol.1(1) Wiley - Interscience
- , HIGGS, D.A., 1970: Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka. J.Fish.Res.Bd.Can. 27, 1767-1779
- BROCH, H., 1933: Die Größe der Meerestiere und Temperatur ihres Lebensraumes. Naturwiss., 21, 844-845
- BROCKSEN, R.W., COLE, R.E., 1972: Physiological responses of three species of fishes in various salinities. J.Fish.Res.Bd.Can., 29, 339-405
- BROWN, M.E., 1946a: The growth of brown trout (Salmo trutta L.) I. Factors influencing the growth of trout fry. J.exp.Biol., 22, 118-129
- 1946b: The growth of brown trout (Salmo trutta L.) III. The effect of temperature on the growth of two - year - old trout. J.exp.Biol., 22, 145-155
- 1951: The growth of brown trout (Salmo trutta L.) The effect of food and temperature on the survival and growth of fry. J.exp.Biol., 28, 473-491

- 1957: Experimental studies on growth. In: M.E. BROWN (Ed.) The physiology of fishes Vol.1 Academic Press
- BRUNS, E., 1958: Ozeanologie Bd I, 420 S., VEB dt. Verl. d. Wissenschaften
- BUDDENBROCK, W. von, 1936: What physiological problems are of interest to the marine biologist in his studies of the most important species of fish. Rapp. P.-V. Reun., 101, 4-14
- 1956: Vergleichende Physiologie Bd. III: Ernährung Wasserhaushalt und Mineralhaushalt der Tiere. Birkhäuser Verl. Basel u. Stuttgart
- BÜCKMANN, A., 1952: Vorläufige Mitteilung über Fütterungs- und Wachstumsversuche mit Schollen im Aquarium. Mitt. Fisch. biol., 1, 8-20
- BULL, H. O., 1936: Studies on the conditioned responses in fishes. 7. Temperature perception in teleosts. J. mar. biol. Ass. UK, 21, 1-27
- BUSCHKIEL, A. L., 1932: Studien über das Wachstum von Fischen in den Tropen. Int. Rev. Hydrobiol., 27, 1-35
- 1938: Grenzen der Vererblichkeit von Karpfeneigenschaften. Z. Fisch., 36, 1-22
- CALDERON, E. G., 1965: The raising of brown trout and rainbow trout in water at high temperatures. Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Medit., 30
- CANAGARATNAM, P., 1959: Growth of fishes in different salinities. J. Fish. Res. Bd. Can., 16, 121-130
- CAMPBELL, R. N., 1971: The growth of brown trout, Salmo trutta L. in northern Scottish Lochs with special reference to the improvement of fisheries. J. Fish Biol., 3 1-28
- COBLE, D. W., 1966: Dependence of total annual growth in yellow perch on temperature. J. Fish. Res. Bd. Can., 23, 15-20
- CUTLER, D. W., 1918: A preliminary account of the production of annual rings in the scales of plaice and flounder. J. mar. biol. Ass. UK, 11, 470-496
- DANNEVIG, A., 1950: The influence of the environment on number of vertebrae in plaice. Rep. norweg. Fish. Invest. 9, 1-16
- DAWES, B., 1931: Growth and maintenance in plaice. Part I-III J. mar. biol. Ass. UK, 17,

- DEELDER, C.L., 1970: Synopsis of biological data on the eel Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758. FAO Fish. Synop. 80
- DEMENTYEVA, T.F., MANKEVICH, E.M., 1965: Changes in the growth of the Barents sea cod as affected by environmental factors. ICNAF No.6
- DORFMAN, D., WHITWORTH, W.R., 1969: Effects of fluctuations of lead, temperature, and dissolved oxygen on the growth of brook trout. J.Fish.Res.Bd.Can., 26, 2493-3501
- EDWARDS, D.J., 1971: Effect of temperature on rate of passage of food through the alimentary canal of the plaice Pleuronectes platessa L. J.Fish.Biol., 3, 433-439
- EDWARDS, R.R.C., FINLAYSON, D.M., STEELE, J.H., 1972: An experimental study of the oxygen consumption, growth and metabolism of the cod (Gadus macrocephalus L.) J.exp.mar.biol.ecol., 8, 299-309
- FALK, K., 1970: Neue Arten für die Brackwasser - Fischzucht an der Ostseeküste. Fischereiforsch., 8, 77-85
- FISHELSON, L., POPPER, D., 1968: Experiments of rearing fish in salt waters near the Dead sea, Israel. FAO Fish. Rep., 44/5
- FLEMING, H., LAEVASTU, T., 1956: The influence of hydrographic conditions on the behaviour of fish. FAO Fish. Bull., 9, 1-16
- FLÖRKE, M., KEIZ, G., WANGORSCH, G., 1954: Über die Temperatur - Stoffwechsel - Relation und die Wärmeresistenz einiger Süßwasserfische und des Flußkrebse. Z.Fisch., 3, 241-310
- FLOREY, E., 1970: Lehrbuch der Tierphysiologie. Thieme Verlag Stuttgart 574 S.
- FROST, W.E., BROWN, M.E., 1967: The Trout. Collins London
- FRY, F.E., 1947: Effects of the environment on animal activity. Univ.Toronto Stud.Biol.Ser., 55, 1-55
- 1964: Animals in aquatic environments: Fishes In:Handb.of Physiol. Sec.4: Adaption to the environment. Amer.Physiol.Soc. Washington
- 1967: Responses of vertebrate Poikilotherms to temperature. In: A.H.ROSE (Ed.) Thermobiology Academic Press London New York, 375-409

- FULTON, T., 1904: The rate of growth in fishes. Rep. Fish. Bd. Scot., 22
- GAUCHER, T.A., 1970: Thermal enrichment and marine aquaculture. In: W.J. McNEIL (Ed.) Marine Aquaculture Oregon State Univ. Press
- GESSNER, F., 1957: Meer und Strand. VEB Dt. Verl. d. Wiss. Berlin 426 S.
- GORBMAN, A., 1969: Thyroid function and its control in fishes. In: W.S. HOAR and D.J. RANDALL (Eds.) Fish Physiology 2, Academic Press London New York, 241-274
- GRIBANOV, L.V., KORNEEV, A.N., KORNEEVA, L.A., 1968: Use of thermal waters for commercial production of carps in the USSR. FAO Fish. Rep. 44/5
- GROSS, F., 1947: An experiment in marine fish cultivation: V. Fish growth in an fertilized sea-loch (Loch Craiglin) Proc. roy. Soc. Edinb., 63, 56-95
- HAEMPEL, O., 1953: Der Einfluß von Hormonen auf das Wachstum und die Geschlechtsreife von Fischen. Arch. Hydrobiol., 48, 97-104
- HANNERZ, L., 1964: Regional and annual variations in the growth of whiting. Inst. mar. res. Lysekil, Ser. Biol., Rep. 14
- HASKELL, D.C., WOLF, L.E., BOUCHARD, L., 1956: The effect of temperature on the growth of brook trout. Fish Game News N.Y. St. 3, 103-113
- HEINCKE, F., 1916: Neue Forschungen über Alter und Wachstum der Schollen. Fischerbote 7/8,
- HELA, I., LAEVASTU, T., 1961: The influence of temperature on the behaviour of fish. Fish. arch. soc. zool.-bot. fenn. VANAMO, 15, 83-103
- HEMPEL, G., 1962: Das Experiment in der marinen Fischereibiologie. Kieler Meeresforsch., 18, 74-88
- 1970: Fish farming - including farming of other organisms of economic importance. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 21, 445-465
- , BLAXTER, J.H.S., 1961: The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.) J. Cons. perm. int Explor. Mer., 26, 336-347

- HERMAN, F., HANSEN, P.M., 1965: Possible influence of water temperature on the growth of the West Greenland cod. ICNAF Publ., 6
- HESSE - DOFLEIN, 1943: Tierbau und Tierleben. G.Fischer Verl. Jena, 2. Aufl. 828 S.
- HICKLING, C.F., 1933: The natural history of the hake (Merluccius merluccius) Fish. Invst. Lond. 1930-1933
- HIRANO, O., MATSUI, I., 1955: Notes on the body temperature of fish. 1. Relation between body temperature and water temperature. J. Shimonoseki Coll. Fish., 4 79-82 (engl. summary)
- HOHENDORF, K., 1966: Eine Diskussion der BERTALANFFY - Funktion und ihre Anwendung zur Charakterisierung des Wachstums von Fischen. Kieler Meeresforsch., 22, 70-97
- , 1970: Vergleich der Wachstumspotenz in Wildpopulationen mariner Nutzfische. Votr. II. ungar. biometr. Konf. (Budapest 1968) Akademia Kiado
- HOLLIDAY, F.G.T., 1969: The effects of salinity on the eggs and larvae of teleosts. In: W.S. HOAR and D.J. RANDALL (Eds.) Fish Physiology Vol. I
- , 1972: Salinity (Fishes) In: O. KINNE (Ed.) Marine Ecology, Vol. 1/2 Wiley - Interscience
- HOLT, S.J., 1959: Water temperature and cod growth rate. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 24, 374-376
- HOROSZEWICZ, L., 1973: The influence of parasites, handling of fish and the methods of investigations on the evaluation of their tolerance and thermal resistance. Roczn. Nauk. rol. (B) 94, 35-52
- ISHIWATA, N., 1970: Food consumption (engl. abstrakt in: Symposium on growth of fishes) Bull. Jap. Soc. sci. Fish., 36,
- IVANOV, A.P., KOSYREVA, R., JUSATOV, A.P., NECAEVA, N.L., 1971: Wirksame Lachszucht durch Aufzucht der Brut in Meerwasser. Trudy VNIRO 79, 90-93 (Deutsche Übers. D.K. 639.32:639.371.1)
- IVLEY, V.S., 1960: An analysis of the mechanism of distribution of fish in a temperature gradient. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 364
- JANKOWSKY, H.-D., 1968: Versuche zur Adaptation der Fische im normalen Temperaturbereich. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 18, 317-362

- JENSEN, A.J.C., 1938a: Factors determining the apparent and real growth. Cons.perm.int.Explor.Mer 108, 109-114
- , 1938b: The growth of the plaice in the transition area. *ibid*, 103-108
- JENSEN, K.W., 1967: Saltwater rearing of rainbow trout in Norway. EIFAC Techn.Pap. No.3 Rom
- JOB, S., 1969: The respiratory metabolism of Tilapia mossambica (Teleostei). 1. The effect of size, temperature and salinity. Mar.Biol.2, 121-126
- JONES, R., HISLOP, J.R.G., 1972: Investigations into the growth of haddock Melanogrammus aeglefinus and whiting Merlangius merlangus in aquaria. J.Cons.perm.int. Explor.Mer 34, 174-189
- JONSSON, J., 1965: Temperature and growth of cod in Icelandic waters. ICNAF Publ.6
- KÄNDLER, R., 1941: Die Fortpflanzung der Meeresfische in der Ostsee und ihre Beziehungen zum Fischereiertrag. Monatshefte f. Fischerei 9, 158-163
- 1944: Über den Steinbutt in der Ostsee. Ber.dt. wiss.Komm.Meeresforsch.11, 73-136
- 1956: Response of the plaice to environmental factors. Pap.int.techn.conf.cons.living resources sea, Rome May 1955, 102-108
- , MENGI, T., 1962: The growth of the turbot in the North Sea. ICES North, Seas Comm.62
- KINNE, O., 1956: Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch - biologische Bedeutung. Biol.Zentralbl.75, 314-327
- , 1960: Growth, food intake and food conversion in an euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. Physiol.Zool.33, 288-317
- 1963a: Adaption, a primary mechanism of evolution. in: Phylogeny and evolution of crustacea. Museum of comp.Zool.Spec.Publ. Toronto, 27-50
- , 1963b: The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature Oceanogr.mar.Biol.ann.Rev.1, 301-340
- , 1964a: The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature - salinity combinations. Oceanogr.mar.Biol.ann.Rev.2, 281-339

- KINNE, O., 1964b: Non - genetic adaption to temperature and salinity. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 9, 433-458
- , (Ed.) 1970: *Marine Ecology Vol. I (1+2)* Wiley Interscience
- , KINNE, E.A., 1962: Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations. *Can. J. Zool.*, 40, 231-253
- , SWEET, J.G., 1965: Die Umweltabhängigkeit der Körperform frischgeschlüpfter Cyprinodon macularius (Teleostei). *Naturwiss.* 3, 69-70
- KIRK, R.G., 1972: A review of recent developments in Tilapia-culture with special reference to fish farming in the heated effluents of power stations. *Aquaculture* 1, 45-59
- KOHLER, A.C., 1964: Changes in growth, feeding and density of Gulf of St Lawrence cod. Abstract in ICNAF Publ. 6 *J. Fish. Res. Bd. Can.* 21, 57-100
- KOOPS, H., 1972: Experiments on the cage farming of trouts in the Western Baltic. ICES Anadr.+Catadr. Fish Comm M:7
- KROGH, A., 1916: *Respiratory exchange of animals and man.* Longmans and Green & Co London
- KRÜGER, F., 1966: Zur mathematischen Struktur der lebenden Substanz, dargelegt am Problem der biologischen Temperatur und Wachstums - Funktion. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 14, 302-323
- KYLE, H.M., 1926: Beobachtungen über das Wachstum des Steinbutts (Rhombus maximus L.). *Fischerbote* 18, 209-212
- LASKAR, K., 1943: Wachstum und Geschlechtsreife bei Süßwasserfischen. *Biologia generalis* 17, 230-242
- LASKER, R., 1964: An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development and growth of the pacific sardine embryos and larvae. *Copeia*, 2, 399-405
- LAUDIEN, H., 1971: Über die Wirkung des Umweltfaktors Temperatur auf Farbe, Form, Entwicklung und Verhalten poikilothermer Tiere. Habilitationsschrift Kiel Math. Nat. Fak.
- LEE, A., 1963: The hydrography of the european arctic and subarctic seas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1, 47-76
- LILLELUND, K., 1965: Effect of abiotic factors in young stages of marine fish. ICNAF Publ. 6

- LOYA, Y., FISHELSON, L., 1969: Ecology of fish breeding in
in brackish water ponds near the Dead Sea
Israel. J.Fish Biol. 1, 261-278
- MANTELMAN, I. I., 1960a: Temperatures selected by the young
of certain species of commercial fishes.
Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 312
- 1960b: Distribution of the young of certain
species of fish in a temperature gradient.
Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 257
- MATSUI, I., 1952: Studies on the morphology, ecology and
the pond-culture of the Japanese eel
(Anguilla japonica Temminck & Schlegel)
J. Shimonoseki Coll. Fish. 2, 227-245 (engl. summary)
- MAY, A. W., PINHORN, A. T., WELLS, R., FLEMING, A. M., 1965: Cod growth
and temperature in the Newfoundland area. ICNAF 6
- MENGI, T., 1963: Über das Wachstum des Steinbutts (Scophthalmus
maximus L.) in der Nordsee. Ber. dt. Wiss. Komm.
Meeresforsch. 17, 119-132
- MENZEL, H. U. 1969: Ökonomische Ergebnisse der Warmwasserzucht
von Satzkarpfen (Cyprinus carpio) in Netzkäfigen.
Z. Fisch. 17, 387-399
- .1970: Ökonomische Ergebnisse der Warmwasser-
zucht von Speisekarpfen (Cyprinus carpio L.)
in Netzkäfigen. ibid. 18, 35-53
- MESKE, Ch., 1968a: Ein Versuch zur kombinierten Intensiv- und
Teichhaltung von Karpfen im jahreszeitlichen
Wechsel. Fischwirt 18, 1-5
- ,1968b: Warmwasseraufzucht von Glasaalen
Fischwirt 18, 297-298
- ,1969a: Die Gewichtsentwicklung von Aalen bei
Warmwasserhaltung. Fischwirt 19, 266-272
- ,196b: Aufzucht von Aalbrut in Aquarien. Arch.
Fischwiss. 20, 26-32
- ,1971: Warmwasserfischzucht, neue Verfahren
der Aquakultur. Naturwiss. 58. Jhrg., 312-317
- MEYER - WAARDEN, P. F., 1966: Aalbibliographie. Inst. f.
Küsten u. Binnenfisch., Veröff. Nr. 39 (1-3)
- MITANI, F., 1970: A comparative study on growth patterns of
marine fishes. Bull. Jap. Soc. sci. Fish. 36
(engl. abstract)

- MOLANDER, A.R., 1955: Some marginal notes on the question of growth and size of plaice and flounder in the southern Baltic. Inst.Mar.Res. Lysekil, Ser.Biol., Rep.4
- NIKOLSKI, G.V., 1969: Fish Population Dynamics. Oliver & Boyd Edinburgh 323 pp
- ORTON, J.H., 1920: Sea-temperature, breeding and distribution of marine animals. J.Mar.Ass.U.K. 12, 339-366
- OTTO, R.G., 1971: Effects of salinity on the survival and growth of pre-smolt coho salmon (Oncorhynchus kisutch). J.Fish.Res.Bd.Can. 28, 343-349
- , McINERNEY, J.E., 1970: The development of salinity preference in pre-smolt coho salmon Oncorhynchus kisutch. J.Fish.Res.Bd.Can. 27, 793-800
- PALOHAIMO, J.E., DICKIE, L.M., 1966: Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. J.Fish.Res.Bd.Can. 23, 869-908
- PANDIAN, T.J., 1970: Intake and food conversion in the fish Limanda limanda exposed to different temperatures. Mar.Biol. 5, 1-17
- PENTELOW, F.T.K., 1939: The relation between growth and food consumption in the brown trout (Salmo trutta). J.exp.Biol. 16, 446-473
- PEREZ, K.T., 1969: An orthokinetic response to rates of salinity change in two estuarine fishes. Ecology 50, 454-457
- POTTS, W.T.W., PARRY, G., 1964: Osmotic and ionic regulation in animals. New York-London Pergamon press
- POULSEN, E.M., 1938: On the growth of the baltic plaice. Rapp.P.-V-Reun.Cons.perm.int. 108, 53-56
- PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J., HENSEL, H., LARCHER, W., 1973: Temperature and life. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York 770 pp.
- PRIVOLNEV, T.I., 1952: Physiological adaptations of fishes to new conditions of existence. Fish.Res.Bd. Can.Transl.Ser. 422 (1963)
- RECK, K.G., 1973: Aspekte der Morphologie, der Sinnesphysiologie und des Lernverhaltens in ihrer Bedeutung für die Nahrungssuche und Nahrungswahl bei jungen Bodenfischen (Literaturstudie) Diplomarbeit Kiel Math.Nat.Fak.

- REICHENBACH - KLINKE, R., 1966: Krankheiten und Schädigungen der Fische. G. Fischer Verl. Stuttgart 389 S.
- REMANE, A., 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. in: GRIMPE & WAGLER (Eds.) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Teil 1A, 1-238
- , SCHLIEPER, C., 1958: Die Biologie des Brackwassers in: A. THIENEMANN (Ed.) Die Binnengewässer Bd 17 Schweizerbart'sche Verlagsb. Stuttgart 348 S.
- ROSE, A. H., 1967: Thermobiology. Academic Press London New York
- SAHA, K. C., CHAKRABORTY, D. N., DE, B., CHAKRABORTY, S., 1964: Studies on the salinity tolerance of fry of indian major carps in captivity. Ind. J. Fish. 11, 247-248
- SALAH EL DIN ZARKA, FAHMY, K., 1968: Experiments in the culture of grey mullet, Mugil cephalus in brackish water ponds in the U.A.R. FAO Fish. Rep. 44 Vol. 5
- SALEH, K., 1964: Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Fische - Vergleich zwischen Deutschland und Syrien. Fischwirt 14, 131-135
- SAUNDERS, R. L., 1963: Respiration of the atlantic cod. J. Fish. Res. Bd. Can. 20, 373-386
- SCHÄPERCLAUS, W., 1961: Lehrbuch der Teichwirtschaft. Parey Verl. Berlin Hamburg 2. Aufl.
- SCHLIEPER, C., 1933: Über die osmoregulatorische Funktion der Aalkiemer. Z. vergl. Physiol. 18
- , 1951: Über die Temperatur - Stoffwechsel Relation einiger eurythermer Wassertiere. Verh. d. dtsh. Zool. 267-272
- , 1952: Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zbl. 71, 449-461
- SCHLOTTFELD, H. I., 1969: Ein erfolgreich - praktisches Beispiel von Forellenmast in im Brackwasser. Fischwirt 19, 1-7
- SCHMEING - ENGBERDING, F., 1953: Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung. Z. Fisch. 2, 125-155
- SERBENIUK, T. V., MANTEIFEL, Yu. B., 1960: The problem of the physiological mechanism of the action of temperature on fishes. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 311
- SPOERRI, 1970: Kompendium der Psychatrie. 6. Aufl. S. Karger Basel München New York 224 S.

- STEFFENS, W., 1969: Warmwasserzucht von Satzkarpfen (Cyprinus carpio) in Netzkäfigen bei unterschiedlicher Besatzdichte. Z.Fisch. 17, 353-366
- , 1970: Warmwasseraufzucht von Speisekarpfen (Cyprinus carpio) in Netzkäfigen. Z.Fisch. 18, 1-13
- STRODTMANN, S., 1935a: Über das Wachstum der Schollen in der Ostsee. Ber.dt.wiss.Komm.Meeresforsch 7
- , 1935b: Das potentielle Wachstum der Fische. Forsch.u.Fortschr. 11, 401-402
- STYCZYNSKA - JUREWICZ, H., 1970: Bioenergetics of osmoregulation in aquatic animals. Pol.Arch.Hydrobiol. 17, 295-302
- SULLIVAN, C.M., 1954: Temperature reception and responses in fish. J.Fish.Res.Bd.Can. 11, 153-170
- SWEET, J.G., KINNE, O., 1964: The effects of various temperature-salinity combinations on the body form of newly hatched Cyprinodon macularius (Teleostei) Helgoländer wiss.Meeresunters. 11, 49-69
- TAKESUE, K., 1955: Studies on optimum Temperature of the enzyme of the fish.- (1) The adaptation of optimum temperature of the digestive enzyme (mackerel) on the surrounding water temperature. J.Shimonoseki Coll. Fish. 5 (engl.abstract), 107-113
- TANING, A.V., 1952: Experimental study of meristic characters in fishes. Biol.Rev. 27, 169-193
- TEMPLEMAN, W., FLEMING, A.M., 1965: Cod and low temperature in St.Mary's Bay, Newfoundland. ICNAF Publ. 6
- TESCH, F.W., 1955: Das Wachstum des Barsches (Perca fluviatilis) in verschiedenen Gewässern. Z.Fisch. 4, 321-420
- , 1956: Kritische Betrachtungen über allgemeine und spezielle Resistenz von wechselwarmen Wassertieren. Biol.Zbl. 75, 397-407
- , 1973: Der Aal - Biologie und Fischerei. Parey Verl. Hamburg Berlin 306 S.
- THORSLUND, A.E., 1971: Potential uses of waste waters and heated effluents. EIFAC occ.pap. 5 23pp Rom
- TYLER, A.V., 1970: Rate of gastric emptying in young cod. J.Fish.Res.Bd.Can. 27, 1177-1189
- VALLET, F., BERHAUT, J., LERAY, C., BONNET, B., PIC, C., 1970: Preliminary experiments on the artificial feeding of mugilidae. Helgoländer wiss.Meeresunters. 20, 610-619

WEATHERLY, A.H., 1972: Growth and ecology of fish populations.
Academic Press London New York 293pp.

WESTERNHAGEN, H. von, 1970: Erbrütung der Eier von Dorsch
(Gadus morhua), Flunder (Pleuronectes flesus)
und Scholle (Pleuronectes platessa) unter kombi-
nierten Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen.
Helgoländer wiss. Meeresunters. 21, 21-102

WINBERG, G.G., 1960: Rate of metabolism and food requirements
of fishes. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 194

ZAMAHKAEV, D.F., 1965: On the question of the effect of growth
during the first years of a fish's life on its
subsequent growth. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. 549

E R R A T A

- Seite 3,4.Absatz, 1. Zeile lies: Frage
" 5,4. " 5. " " : und Regel
" 6,3. " 1. " " : Gegenstand
" 7,2. " 4. " " : der oberen letalen
" 10,1. " 7. " " : Furunculosis
" 13,3. " 2. " " : Reaktionen in
" 18,1. " 12. " " : geographischen
" ,2. " 2. " " : weiterer Bemühungen
" 20,2. " 16. " " : doch angesichts
" 22,2. " 4. " " : in Abhängigkeit
" 27,2. " 3. " " : sie beobachtete
" 36,2. " 2. " " : Merlangius merlangus
" 40,2. " 2. " " : in dieses mit
" 4. " 7. " " : untereinander
" 44 ergänze

ARNTZ,W.,1973: The food of adult cod (gadus morhua L.)
in the Western Baltic. ICES C.M. 1973/F:20